



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

SISTEMÁTICA

**ANATOMÍA Y ARQUITECTURA FOLIAR DEL GÉNERO *Cuphea* P. Browne
(Lythraceae) EN MÉXICO**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

FÁTIMA GARCÍA SÁNCHEZ

**TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. SILVIA AGUILAR RODRÍGUEZ
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA**

**COMITÉ TUTOR: DRA. TERESA MARGARITA TERRAZAS SALGADO
INSTITUTO DE BIOLOGÍA
DR. ÁNGEL SALVADOR ARIAS MONTES
INSTITUTO DE BIOLOGÍA**

México, D.F. 2015



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

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

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 29 de septiembre de 2014, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS de la alumna GARCÍA SÁNCHEZ FÁTIMA, con número de cuenta 405044052, con la tesis titulada "Anatomía y arquitectura foliar del género *Cuphea* P. Browne (Lythraceae) en México.", realizada bajo la dirección de la DRA. SILVIA AGUILAR RODRÍGUEZ:

Presidente: DRA. TERESA MARGARITA TERRAZAS SALGADO
Vocal: DRA. AGUSTINA ROSA ANDRÉS HERNÁNDEZ
Secretario: DRA. SONIA VÁZQUEZ SANTANA
Suplente: DRA. SUSANA VALENCIA ÁVALOS
Suplente: DR. JOSÉ DANIEL TEJERO DÍEZ

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 30 de enero de 2015.

M. del Coro Arizmendi Arriaga
DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA



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

AGRADECIMIENTOS

- Al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM.
- Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo económico otorgado al CVU/ Becario: 440711/270091
- A la Dra. Silvia Aguilar Rodríguez por la dirección de ésta tesis
- A los miembros del Comité Tutor: Dra. Teresa Margarita Terrazas Salgado y Dr. Salvador Arias Montes, por la guía, revisión y comentarios durante la elaboración de éste proyecto.

ÍNDICE

RESUMEN.....	i
ABSTRACT.....	iii
INTRODUCCIÓN.....	1
ANTECEDENTES.....	3
Taxonomía.....	3
Estudios anatómicos.....	12
OBJETIVOS.....	14
MÉTODO.....	15
Anatomía.....	16
Arquitectura.....	16
Análisis fenético.....	17
RESULTADOS.....	18
Anatomía.....	18
Lamina foliar.....	22
Vena media.....	24
Arquitectura foliar.....	32
Análisis Fenético.....	39
DISCUSIÓN.....	41
Comentarios sobre la sistemática del <i>Cuphea</i>	50
CONCLUSIONES.....	52
LITERATURA CITADA.....	54
APÉNDICE 1. CARACTERES USADOS EN EL ANÁLISIS FENÉTICO.....	60

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura.1. características florales en <i>Cuphea</i>	3
Figura.2. Cladograma del género <i>Cuphea</i> obtenido mediante inferencia bayesiana	5
Figura.3. caracteres florales distintivos de las secciones de <i>Cuphea</i>	7
Figura.4. Tipos de tricomas en <i>Cuphea</i>	21
Figura.5. Vista superficial de células epidérmicas y tipos de estomas	23
Figura.6. Anatomía de la vena media de <i>Cuphea</i>	25
Figura.7. Contenidos celulares y cordón vascular anficribal.....	26
Figura.8. Células de esclerénquima	27
Figura.9. Células mucilaginosas	28
Figura.10. Formas y venación de hojas de <i>Cuphea</i>	33
Figura.11. Características de la venación en <i>Cuphea</i>	34
Figura.12. Venación y márgenes de <i>Cuphea</i>	35
Figura.13. Fenograma por el método de agrupamiento UPGMA.....	40

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro.1. Clasificación del género <i>Cuphea</i> de acuerdo a Graham	8
Cuadro.2. Características epidérmicas y tipos de tricomas	19
Cuadro.3. Caracteres anatómicos cualitativos de las secciones del género <i>Cuphea</i>	29
Cuadro.4. Algunos caracteres de la arquitectura foliar del género <i>Cuphea</i>	36

RESUMEN

El género *Cuphea* (Lythraceae), comprende alrededor de 260 especies distribuidas en el continente Americano. En México se registran 79 especies, de las cuales 56 se consideran endémicas del país, con un elevado número de especies en las sierras oeste y sur. Análisis sistemáticos revelan que el género es monofilético, pero sus relaciones inter-específicas no están bien esclarecidas. Adicionalmente se sigue empleando una clasificación basada principalmente en características florales, la cual difiere de las filogenias moleculares propuestas para el género. En cualquier caso las clasificaciones no incluyen datos sobre caracteres estructurales de hojas. Debido a ello en este trabajo se describe la anatomía y arquitectura foliar de 37 especies de *Cuphea* endémicas de México. Se comparan los caracteres obtenidos mediante un análisis de similitud, para aportar evidencia adicional a las relaciones infra-genéricas de *Cuphea*. Los resultados muestran que diferentes caracteres anatómicos y de arquitectura foliar forman un solo grupo de *Cuphea*, reconociéndose para todas las especies la presencia de drusas en la vena media y lámina foliar, cordón vascular anficribal, venación pinnada camptodroma, ángulo de divergencia de las venas secundarias moderado, venas intersecundarias compuestas y venación última marginal cerrada. Dentro del grupo dos separan a las especies por la cantidad de drusas, la presencia de células de esclerénquima y células mucilaginosas. Otros caracteres como tipo de estomas, paredes anticlinales de las células epidérmicas y la venación superior de las hojas contribuyen a formar grupos más pequeños. Sin embargo, no hay una correspondencia evidente con la filogenia del género. El análisis fenético tampoco apoya alguna de las secciones artificiales propuestas. Sin embargo, se presenta una combinación única de caracteres que separa a las especies. Posiblemente los caracteres anatómicos y de arquitectura foliar estudiados están relacionados con paralelismos y reversiones asociados con el ambiente en donde los taxa crecen.

Caracteres como la presencia de células mucilaginosas y de esclerénquima, tipo de estomas, paredes anticlinales y venas terciarias mostraron un alto valor taxonómico en *Cuphea*, pero para poder establecer una posible relación entre los resultados obtenidos en este trabajo y la filogenia del género, es necesario que se incluyan más representantes de distribución mexicana en estudios cladísticos.

ABSTRACT

The genus *Cuphea* (Lythraceae) includes around 260 species distributed along the American continent. In México, almost 79 species has been registered, of which 56 are considered endemic, with a high number of species found along the western and southern mountain chains. Systematic analysis reveals this genus as a monophyletic group, but its inter-specific relationships are not clearly known. Additionally, a floral based classification is still used, which differs from the molecular phylogeny currently proposed to the genus. In any case, the current classification does not include information about the structural characters of the leaves. Therefore, this study describes the anatomy and foliar architecture of 37 endemic species of *Cuphea* in México. Obtained characters were compared using a similarity analysis to provide additional evidence towards the infra-generic relationships of *Cuphea*. Our results show that different anatomic and leaf architectural characters form a single group of *Cuphea*, recognizing the presence of druses in the mid vein and foliar lamina, anficribal vascular bundle, camptodromus pinnate venation, moderated secondary venation in the angle of divergence, composite inter secondary veins, and closed marginal ultimate venation. Two sub-groups separate the species due to druses quantity, and the presence of sclerenchyma cells and mucilaginous cells. Other characters, like types of stoma, anticlinal walls of epidermal cells, and superior venation of the leaves contribute to form smaller groups. However, there's no evident correspondence with the genus' phylogeny. Phenetic analysis doesn't support any of the proposed artificial sections either. Nonetheless, a unique combination of characters can separate the species. Anatomical characters and leaf architectural characters of the studied species can possibly be related with parallelisms and reversions associated with the environment where the taxa are present. Some characters like the presence of mucilaginous cells and sclerenchyma cells, types of stoma, anticlinal walls, and tertiary

venations, showed a high taxonomic value in *Cuphea*; however, to establish a possible relationship between our results and the genus' phylogeny, it's necessary to include more individuals of Mexican distribution in cladistic studies.

INTRODUCCIÓN

La familia Lythraceae comprende alrededor de 30 géneros y entre 500-600 especies ampliamente distribuidas a nivel mundial. Son abundantes en regiones tropicales y subtropicales de América, África y Asia (Rzedowski, 2001); algunas son representantes de zonas templadas en el hemisferio norte. En América *Cuphea* P. Browne es uno de los géneros más numerosos; con 260 especies, habitan desde Estados Unidos hasta Argentina (Elgindi *et al.*, 2011). En México se registran 79 especies, de las cuales 56 se consideran endémicas del país (Rzedowski, 2001). El género tiene dos centros principales de diversificación, el primero se encuentra en Brasil y el otro en México, principalmente en las sierras del oeste (con un número elevado de especies en las montañas de Jalisco y Michoacán) y del sur (Graham, 1988).

En México *Cuphea* está representado por plantas herbáceas, subarborescentes y arbustivas (Elgindi *et al.*, 2011) que crecen en una gran variedad de hábitats, excepto en las zonas del desierto (Rzedowski, 2001). Varias especies se utilizan en la medicina tradicional del continente americano para contrarrestar trastornos relacionados con el aparato digestivo. Asimismo se emplean para tratar el cáncer, la hipertensión, disminuir los niveles de colesterol, infecciones y la anemia, entre otros (Rzedowski, 2001; Waizel-Bucay *et al.*, 2003; Aguilar-Rodríguez *et al.*, 2012). Diversas especies de *Cuphea* tienen importancia económica debido a que contienen ácidos grasos de cadena corta y media, demandados por la industria química y alimentaria. Éstos se utilizan en la fabricación de jabones, detergentes, lubricantes y productos dietéticos y nutricionales (Wilson *et al.*, 1960; Miller *et al.*, 1964; Martínez *et al.*, 2009; Cardinalli *et al.*, 2010; Graham *et al.*, 2011). En algunas especies se han identificado compuestos fenólicos como posibles antioxidantes naturales (Cárdenas-Sandoval *et al.*, 2012).

Cuphea como parte de Lythraceae tiene flores hermafroditas; tubo floral campanulado a tubular, lóbulos del cáliz valvados; pétalos a menudo insertos sobre el borde interno del tubo floral tempranamente deciduos; estambres por lo general del mismo número o del doble de los lóbulos del cáliz, a menudo alternadamente de largo desigual, fijos cerca de la base o en la parte media del tubo; ovario súpero, libre del tubo floral, rodeado en la base por tejido nectarífero o por un nectario, placentación axilar; frutos en forma de cápsulas secas y dehiscentes, encerradas en el tubo floral persistente (Rzedowski y Rzedowski, 2001). Se diferencia de otros géneros por la presencia de pétalos zigomorfos, insertados en la garganta de un tubo calicino alargado (hipantio), que puede estar giboso hasta notablemente espolonado en la base debido a la presencia de un nectario; presenta 11 estambres generalmente a diferentes alturas del hipantio (Fig. 1A,B). Mecanismo único de dispersión, donde la cápsula y el hipantio persisten en la madurez y exponen la placenta junto con las semillas por una abertura longitudinal (Graham, 1988, 1994, Fig. 1C,D). Diferentes tipos de datos han aportado información sobre la sistemática del género (Santos *et al.*, 1995; Graham *et al.*, 2006, 2011; Amarasinghe *et al.*, 2011); sin embargo, las relaciones filogenéticas de *Cuphea* continúan modificándose y siguen siendo cuestionadas (Amarasinghe *et al.*, 2011) En este sentido, los caracteres anatómicos y los de arquitectura foliar pueden aportar datos que contribuyan a la mejor comprensión de las relaciones entre las especies del género *Cuphea*, principalmente entre aquellas endémicas de México.

ANTECEDENTES

TAXONOMÍA

Las primeras aproximaciones sobre *Cuphea* las hizo Koehne (1903) donde validó cerca del 23% de las especies hasta entonces conocidas; desde entonces se han descrito más de 60 nuevos taxa. Kohene (1903) propuso una clasificación infragenérica registrando dos subgéneros (*Lythrocuphea* y *Eucuphea*) y 13 secciones (*Archocuphea*, *Brachyandra*, *Cuphea*, *Diploptychia*, *Euandra*, *Heteranthus*, *Heterodon*, *Leptocalix*, *Melicyathium*, *Melvilla*, *Ornithocuphea*, *Psedocircaea* y *Trispermum*), cada una con varias subsecciones. Posteriormente Graham (1988, 1989, 1990, 1998), además de incorporar nuevas especies, reestructuró dichas secciones, basándose principalmente en caracteres morfológicos de la flor.

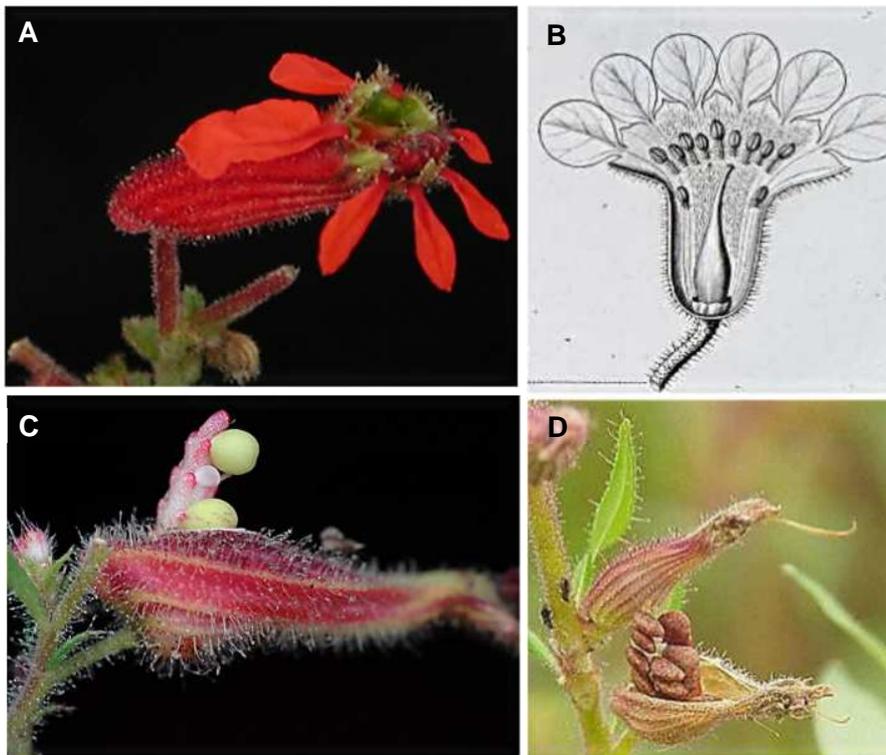


Figura 1. Características florales en *Cuphea*. **A.** Hipantio espolonado en la base y pétalos zigomorfos. **B.** Hipantio mostrando once estambres. **C** y **D.** Mecanismo único de dispersión, la cápsula y el hipantio persisten en la madurez y exponen la placenta junto con las semillas.

Con base en esto adicionó una nueva sección, *Amazonia* y cambió los nombres de los subgéneros *Lythrocuphea* y *Eucuphea* a *Cuphea* y *Bracteolatae* respectivamente (cuadro 1). Estudios recientes discuten la monofilia de las secciones, reportando la artificialidad de las mismas. Graham *et al.* (2006) en su estudio filogenético de *Cuphea* con base en la morfología y en secuencias de ITS de rADN nuclear de 260 especies, encontraron que Sudamérica es el principal centro de diversificación del género. Su estudio permite reconocer que las especies norteamericanas conforman un solo clado; además, de que se confirma el origen monofilético del género, con *Pleurofora* como grupo hermano. Asimismo, Barber *et al.*, (2010), realizaron una nueva filogenia, la cual incluyó un mayor número de especies y se basó tanto en secuencias de ITS de rADN como de cloroplastos. Con ello estos autores confirman lo expuesto por Graham *et al.* (2006) con respecto a la monofilia de *Cuphea*, así como la separación entre las especies de Norteamérica y Sudamérica. También se reporta una divergencia basal que apoya la subdivisión actual del género en dos subgéneros (*Cuphea* y *Bracteolatae*) y como sinapomorfia del género la pérdida de bractéolas. El trabajo de Barber *et al.* (2010) muestra además, que la única sección monofilética es *Trispermun*, donde los representantes incluidos son fuertemente apoyados por evidencia molecular y morfológica (Figura 2).

En México el género *Cuphea* se organiza en nueve secciones dentro de dos subgéneros, *Cuphea* y *Bracteolatae*. Los representantes endémicos están incluidos en cinco secciones. La sección *Cuphea*, del subgénero *Cuphea*, contiene una especie (*C. salicifolia*), mientras que las otras cuatro pertenecen al subgénero *Bracteolatae*, esto es, *Heterodon* (con 18 especies endémicas), *Melvilla* (16) *Diploptychia* (8) y *Leptocalix* (5) (Cuadro 1).

En la sección *Heterodon* se encuentra la mayoría de las especies perennes. Se caracterizan por tener el lóbulo dorsal del cáliz más amplio y conspicuo que los otros (Fig. 3A), un carácter que ha surgido más de una vez en la evolución de las especies endémicas de México. En este sentido, los lóbulos se revelan como un carácter homoplásico que se puede presentar en otras secciones del género *Cuphea*. Las especies de la sección *Heterodon* están distribuidas del sur de Arizona al suroeste de México, a lo largo de la Sierra Madre Occidental y a través del Faja Volcánica Transmexicana hacia Veracruz (Graham, 1988).

La sección *Leptocalix* se caracteriza únicamente por la presencia de un tubo floral delgado (Fig. 3D) que a menudo es de color rojo; los límites de esta sección no están claramente establecidos y tienden a sobreponerse a otras secciones como *Melvilla*, *Diploptychia* y *Heterodon*. Estudios referidos a la flor, tricomas y polen, entre otros, no han apoyado dicha separación. La presencia del tubo floral delgado en *Leptocalix* como único carácter taxonómico, refleja la pobre asociación del grupo. *Leptocalix* se encuentra distribuida desde Sinaloa hasta el Estado de México y llega a Panamá, a través del este y centro sur de las cadenas montañosas; habitan la zona montañosa templada. Todas sus especies presentan un hábito perenne (Graham, 1989).

En la sección *Melvilla* se incluyen especies con colores llamativos, caracterizadas por un hipantio grueso y dorsalmente convexo que puede ir de 15 a 33 mm de largo (Fig. 3E), suele ser de color rojo o amarillo. Su distribución va desde el norte de México hasta Argentina teniendo una amplia variedad de hábitats (Graham, 1990).

La sección *Diploptychia* se distingue principalmente por la presencia de dos alas estrechas extendidas a lo largo de la pared dorsal interna (de un tubo floral zigomórfico que típicamente exceden los 14 mm de longitud (Fig. 3B), y presentan un intenso color rojo o púrpura, o si llega a ser verde los pétalos son rojo oscuro o púrpuras. En muchas especies de esta sección el tubo floral presenta seis lóbulos del cáliz de igual tamaño y la base del ovario o disco es más amplia

que en otras secciones. Los miembros de esta sección son comúnmente perennes y ocurren en el oeste y sur de las montañas de México, Nicaragua y regiones andinas de América del sur (Graham, 1998).

Pocas aproximaciones basadas en caracteres morfológicos se han realizado en la sección *Cuphea*, por lo que sus características distintivas solo son referidas a sus pedicelos florales, que se organizan en pares y tienden ser opuestos, además, sus pétalos dorsales son más pequeños que los demás (Fig. 3C) (Graham *et al.*, 2006).

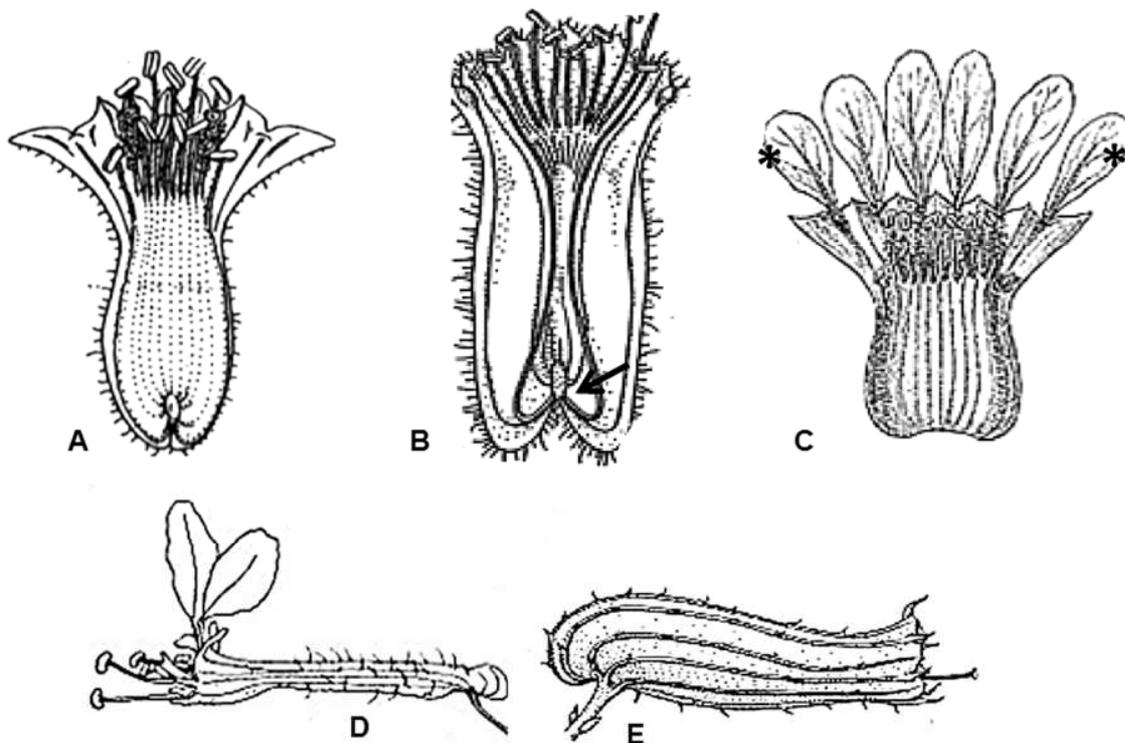


Figura 3. Caracteres florales distintivos de las secciones de *Cuphea*. **Subgénero *Bracteolatae***: **A.** Secc. *Heterodon*, lóbulo dorsal del cáliz más amplio y conspicuo (*C. llavea*). **B.** Secc. *Diploptichya*, alas estrechas en la pared dorsal interna del tubo floral (flecha). (*C. cyanea*). **C.** **Subgénero *Cuphea***: Secc. *Cuphea*, pétalos dorsales más pequeños (*) (*C. salicifolia*). **D.** Secc. *Leptocalix*, tubo floral delgado (*C. aequipetala*). **E.** Secc. *Melvilla*, tubo floral grueso (*C. heterophylla*). (Modificado de <http://plantgenera.org>).

Cuadro 1. Clasificación del género *Cuphea* de acuerdo a Graham (1988, 1989, 1990, 1998). Se muestran las especies endémicas estudiadas en este trabajo. * especies con distribución centro y sudamericana

Genero <i>Cuphea</i> (Lythraceae)	No. MEXU	ESTADO/ PAÍS	AMBIENTE
SUBGÉNERO CUPHEA			
Sección <i>Cuphea</i>			
<i>C. gaumeri</i> Kohene	985458	Yucatán *	
<i>C. salicifolia</i> Schltl. & Cham.	473232; 920192	Veracruz; Querétaro	Arbusto o herbácea erecta. Orilla de arrollo, sobre peñas; bosque de cedrela y bursera, ladera de cerro, ríos. 50-360m
SUBGÉNERO BRACTEOLATAE			
Sección <i>Euandra</i>			
<i>C. hyssopifolia</i> Kunth	490795; 1305148	Chiapas; Costa Rica*	
<i>C. spermacoce</i> A. St. Hil.	873243	Bolivia*	
Sección <i>Heteranthus</i>			
<i>C. epilobiifolia</i> Koehene	1264542	Costa Rica*	
Sección <i>Heterodon</i>			
<i>C. caesariata</i> S.A Graham	319824; 835994	Nayarit; Sinaloa	En laderas cubiertas con hierba, a orillas de carreteras y en zonas de pino-encino. 900-2100 m
<i>C. calcarata</i> Benth	170150; 318838	Michoacán; Jalisco	Sobre carreteras, abundante en campos abiertos, y suelos francos. 2100-2700m
<i>C. crassiflora</i> S.A. Graham	318649; 780533	Jalisco; Colima	Zanjas húmedas y campos secos. Matorral espinoso, suelo arcilloso y pedregoso 480-1300 m
<i>C. ferrisae</i> S.A. Graham	542861; 170155	Nayarit	Selva mediana secundaria. Cerca de pendientes. Sobre suelos con arcilla roja 400-600 m

Cuadro 1. Clasificación del género *Cuphea* de acuerdo a Graham (1988, 1989, 1990, 1998). Se muestran las especies endémicas estudiadas en este trabajo. * especies con distribución centro y sudamericana (continuación)

Genero <i>Cuphea</i> (Lythraceae)	No. MEXU	ESTADO/ PAÍS	AMBIENTE
<i>C. humifusa</i> S.A. Graham	52374; 652241	Jalisco; Michoacán	Campos pantanosos, laderas, caminos abiertos. Postradas, en encinar. Suelos francos 900-2400 m.
<i>C. inflata</i> S. A. Graham	318996; 932198;	Jalisco; Chihuahua	Bosque mixto subdeciduo. Selva baja, suelo amarillo pedregoso 650-1000m. Áreas de disturbio.
<i>C. koehneana</i> Rose	985402; 597027	Guerrero	Selva baja. Colinas calizas. Común entre rocas 1250 m
<i>C. llavea</i> Lex. In Lallave & Lex	597029; 1101052	Nayarit	Bosque de encino poco perturbado, 700m
<i>C. lobophora</i> Koehne in Mart	113759; 300820; 318818	Colima; Guerrero; Michoacán	Arbusto o herbácea de 1-2m. Chaparral, suelo calizo. Vegetación secundaria de bosque tropical caducifolio 1200-1640
<i>C. palustris</i> Koehne in Mart.	318661; 533870	Oaxaca	Campos húmedos y abandonados, orillas de caminos. Suelo arcilloso 1550-1610 m
<i>C. paucipetala</i> Bacig.	937564; 596765	Oaxaca; México	Bosque de pino alterado, sobre veredas. Bosque de pino-encino, entre rocas. 1350-1959m
<i>C. trochilus</i> S.A. Graham	383028; 236249	Guerrero; Michoacán	Selva baja, hierba decumbente. Tierras cultivadas y entre grietas de rocas volcánicas. 150-300 m
Sección <i>Leptocalix</i>			
<i>C. bustamanta</i> Lex.	293807; 383159; 383465	Guerrero; Michoacán;	Bosque de pino-encino. Entre milpas y carreteras. 1550-3000 m
<i>C. calaminthifolia</i> Schtdl	985457; 299989	Puebla; Hidalgo	Bosque mesofilo alterado, suelo arcilloso. Bosque de pino-encino, suelo arenoso. 1150-1800 m
<i>C. dibrachyata</i> S.A. Graham	425457; 932479; 567605	guerrero; Oaxaca	Arbusto. Bosque de encino. Selva mediana perennifolia. Cañadas de bosque mesofilo, suelo rojizo. 1800-2400

Cuadro 1. Clasificación del género *Cuphea* de acuerdo a Graham (1988, 1989, 1990, 1998). Se muestran las especies endémicas estudiadas en este trabajo. * especies con distribución centro y sudamericana (continuación).

Genero <i>Cuphea</i> (Lythraceae)	No. MEXU	ESTADO/ PAÍS	AMBIENTE
<i>C. alaniana</i> S. A. Graham	32110	México	Bosque deciduo, zonas espinosas y laderas secas. 500-700 m
<i>C. baillonis</i> Koehne	932156; 586632; 985446	Jalisco	Bosque de pino-encino, suelo rojizo o café, pedregoso. 1500-1830m
<i>C. flavovirens</i> S. A. Graham	577332; 319127; 353618	Oaxaca; Guerrero	Arbusto. Vegetación pino-encino, suelo arcilloso, 900-1900m.
<i>C. heterophylla</i> Benth	318602; 633169; 639459	México; Michoacán; Jalisco	Zonas de pino-encino. Abundante sobre caminos, suelo rojizo. 1700-1850m
<i>C. melvilla</i> Lindl	870255; 471736	Bolivia; Perú*	
<i>C. quaternata</i> Bacig.	318910; 586394; 831281;	Jalisco; Nayarit; Durango	Bosques de pino-encino. Entre rocas y caminos, suelo rojo o amarillo arcilloso. 2200-2380 m
<i>C. rasilis</i> S.A. Graham	597028	Nayarit	Arbusto. Intersección de autopista, en bancos de arena. 1000m.
<i>C. retroscabra</i> S. Watson	52396; 170210	Nayarit	Bosques de encino o pino. Entre rocas volcánicas. 1400-4200m
<i>C. schumannii</i> Koehne	448010; 471206; 932193	Oaxaca; Veracruz	Arbusto. Vegetación riparia de bosque mesofilo. Bosque de encino en ladera de cerro
<i>C. subuligera</i> Koehne	932193	Chiapas	Bosque mesofilo, 1900 m
<i>C. watsoniana</i> Koehne	351055; 830892	Jalisco; Durango	Arbusto decumbente. Bosque mesofilo y encino con elementos mesofilos. Suelo amarillo. 2700m

Cuadro 1. Clasificación del género *Cuphea* de acuerdo a Graham (1988, 1989, 1990, 1998). Se muestran las especies endémicas estudiadas en este trabajo. * especies con distribución centro y sudamericana (continuación).

Genero <i>Cuphea</i> (Lythraceae)	No. MEXU	ESTADO/ PAÍS	AMBIENTE
Sección <i>Diploptichya</i>			
<i>C. avigera</i> Rob & Seat.	742512; 587128; 932166	Sinaloa; México; Guerrero	Bosque de encino y pino-encino. 635-1950
<i>C. Ownbeyi</i> S. A. Graham	377089	Durango	Herbácea postrada. 2400 m
<i>C. painteri</i> Rose in Koehen	587122; 586107	Jalisco	Zona mezclada de encinar y vegetación tropical. Zonas sombreadas. 1500m
<i>C. spectabilis</i> S.A. Graham	192353; 380281	Guerrero	Arbusto. Bosque mixto deciduo. Mesofilo de montaña. 2300-2400
Género <i>Lythrum</i>			
<i>L. linearifolium</i> (A. Gray) Small	21654	Coahuila	

ESTUDIOS ANATÓMICOS

Entre los estudios anatómicos de la hoja con un enfoque taxonómico se encuentra el realizado por Keating (1984) quien propone que el tipo y configuración de las células en empalizada, la forma y el límite entre el mesofilo y la vena media, son caracteres que pueden delimitar entre familias del orden de los Myrtales. A nivel de familia se registran estudios anatómicos generales de tallo en especies de Lythraceae y bajo contextos eco-anatómicos (Bass, 1986). Específicamente en el género *Cuphea* se incluye el tallo y la hoja para aportar datos que ayuden a definir la autenticidad en plantas usadas como drogas (Zago *et al.*, 2008, 2010; Martínez *et al.*, 2009; Aguilar-Rodríguez *et al.*, 2012). Un estudio anatómico con un enfoque taxonómico es el realizado por Amarasinghe *et al.* (1991), quienes estudian los tricomas en 136 especies de *Cuphea*; describen siete tipos diferentes y con base en éstos identifican algunas secciones. De acuerdo a esos autores, los tricomas biarmados caracterizan a las secciones *Heteranthus* y *Amazonian*. Los tricomas hialinos y aplanados definen a *Melvilla* subsección *Pachyealix*, mientras que la mayor proporción de tricomas glandulares, sésiles y globosos se reconocen para las secciones *Archocuphea* y *Melicyathium*.

Con respecto a la arquitectura foliar, los trabajos son aún más escasos, ya que solo se registra un par de ellos que hacen referencia a dos especies de la familia Lythraceae. Para *Cuphea aequipetala* Cav. (Secc. *Leptocalix*) se reconoce una venación pinnada, broquidódroma (Aguilar-Rodríguez *et al.*, 2012), mientras que para *Lafoensia pacari* A. St.-Hil. , se describe como venación pinnada, camptódroma de tipo broquidódroma (Mundo, 2007). En ambos casos se realiza el estudio con fines de control de calidad para validación de las especies. Por su parte,

Keating (1984) menciona que algunos géneros de Lythraceae presentan dientes en el margen de la hoja.

A pesar de los avances en la sistemática del género *Cuphea*, existen pocos estudios que analicen la utilidad de caracteres estructurales que apoyen las relaciones entre sus grupos. Amarasinghe *et al.* (1991), basándose únicamente en caracteres de tricomas, reconocen algunas secciones; sin embargo, son pocas las especies de distribución exclusivamente mexicana que se incluyen en dicho análisis, por lo que se hace necesario realizar trabajos que aporten posible información taxonómica con énfasis en especies endémicas de México; sobre todo si se toma en cuenta que en el país se encuentra uno de los dos centros de diversificación de *Cuphea* (Cita). En numerosos trabajos ha sido evidente que la anatomía de la hoja provee información concerniente a las interrelaciones de grandes grupos a nivel de familia, o que puede ayudar a establecer las afinidades de géneros o estatus taxonómicos inciertos. Entre los principales caracteres anatómicos de la hoja que pueden tomarse en cuenta están: la vena media (entendida como la estructura de los paquetes vasculares y su relación con los tejidos que los rodean), el pecíolo, células secretoras, la epidermis y el mesofilo (Metcalf y Chalk, 1950; Cutler *et al.*, 2007). Por otro lado, el papel de la arquitectura foliar en la sistemática también es bien conocido (Hickey, 1973) y muy poco se ha realizado en este campo para *Cuphea* (Aguilar-Rodríguez *et al.*, 2012).

Con base en lo anterior y debido a la escasa información que existe sobre la anatomía y arquitectura foliar del género *Cuphea*, de especies endémicas de México y, tomando en cuenta la importancia potencial que estos datos tienen en la sistemática del grupo, en el presente estudio se plantearon las siguientes preguntas:

1- ¿Qué caracteres anatómicos de la hoja y de la arquitectura foliar definen al género *Cuphea* en México?

2- ¿Existen caracteres anatómicos de la hoja y de la arquitectura foliar de especies mexicanas de *Cuphea* que aporten criterios taxonómicos para apoyar en la clasificación del género?

OBJETIVOS

1. Describir la anatomía y arquitectura foliar de especies representativas de *Cuphea*, con distribución en México.

2. Comparar la anatomía y arquitectura foliar de las especies del género *Cuphea* descritas mediante un análisis fenético y de ordenación.

3. Buscar caracteres anatómicos y de arquitectura foliar con posible valor taxonómico, para contribuir con evidencia adicional a entender las relaciones infra-genéricas de *Cuphea*.

MÉTODO

Se llevó a cabo una revisión bibliográfica sobre la sistemática del género *Cuphea*. Se tomaron en cuenta las secciones propuestas por Graham (1988, 1989, 1990, 1998), así como los estudios filogenéticos de Graham *et al.* (2006) y Barber *et al.* (2010). Con base en ello y en información proporcionada por Shirley A. Graham, curadora de Lythraceae en el Missouri Botanical Garden, se seleccionaron los taxones que inciden exclusivamente en el territorio mexicano.

A partir de la colección científica del herbario MEXU y de ejemplares revisados por S.A. Graham, se eligieron de dos a tres ejemplares de diversas especies de *Cuphea*, recolectados de diferentes ambientes/localidades. De cada uno se removieron 2- 3 hojas maduras y sanas de la parte media de los tallos (Cuadro 1).

Con base en la filogenia de Barber *et al.* (2010), donde se reconocen dos grandes clados que se separan por su distribución en América, en este trabajo se incluyeron además seis especies de *Cuphea* centro-sudamericanas: subgénero *Bracteolatae*: *C. epilobifolia* (secc. *Heteranthus*), *C. hyspopyfolia* (secc. *Euandra*), *C. spermacoce* (secc. *Euandra*), *C. melvilla* (secc. *Melvilla*).

Subgénero *Cuphea*: *C. gaumeri* (secc. *Cuphea*). Lo anterior se realizó con la finalidad de evaluar si los caracteres anatómicos y de arquitectura foliar contribuyen a separar a las especies del norte con las del sur de América. Una especie del género *Lythrum* (*L. linearifolium*) que se distribuye en zonas secas del norte de México, también se incluyó en el análisis, pues es tomado en cuenta en trabajos filogenéticos como uno de los grupos externos.

En total se tomaron hojas de 76 ejemplares pertenecientes a 37 especies, que se distribuyen en las secciones del género *Cuphea* de la siguiente forma: (*Cuphea* (2), *Diploptichya* (4), *Euandra* (2), *Heteranthus* (1), *Heterodon* (13), *Leptocalix* (4) y *Melvilla*). (Cuadro 1). Los individuos

estudiados para México muestran un intervalo de distribución limitado a diferentes entidades federativas del país (Cuadro 1).

ANATOMÍA

Hojas: Se rehidrataron en agua hirviendo durante 2 a 5 minutos. Posteriormente se fijaron en una solución de FAA (formol 10 ml, ácido acético glacial 5 ml, agua destilada 35 ml y alcohol al 96% 50 ml). Se realizaron principalmente cortes a mano en sección transversal de la zona media de la hoja. Los cortes obtenidos se aclararon con Hidróxido de Sodio al 5% y cloro comercial al 30% (Aguilar-Rodríguez, 1998). Las descripciones anatómicas se llevaron a cabo siguiendo los términos empleados por Metcalfe y Chalk (1950) y para tricomas los de Amarasinghe *et al.* (1991). Las observaciones, así como la digitalización de imágenes se realizaron con un analizador de imágenes NIS- elements BR 2.33 (Nikon Corporation, 1991-2006).

Aparato estomático: Se estudió la forma de las células epidérmicas de la parte abaxial de las hojas por medio de raspados retirando la mayor cantidad de mesofilo, se montaron en gelatina con safranina y se observaron bajo el microscopio (Sandoval, 2005). Los resultados de los aparatos estomáticos se presentan en forma de esquemas obtenidos por medio del programa Corel DRAW X5. Para la descripción de la forma y curvatura de las paredes anticlinales de las células epidérmicas se utilizaron los términos de Koch *et al.* (2009), mientras que para el tipo de estoma la referencia fue de Wilkinson (1988a).

ARQUITECTURA.

Las hojas se diafanizaron con NaOH al 5% durante 72 horas, se lavaron con agua y se les agregó hipoclorito comercial (6%) al 50% durante media hora. Posteriormente se colocaron en safranina por 60 minutos, se deshidrataron con alcohol en concentraciones desde 30% al 100% y dos cambios

en xilol, finalmente se montaron en resina sintética. La descripción se llevó a cabo tomando en cuenta los lineamientos de Hickey (1973) y del Leaf Architecture Working Group (1999).

ANÁLISIS FENÉTICO.

Se realizó un análisis de similitud. Se estimó la semejanza basada en anatomía y arquitectura foliar de las especies estudiadas de *Cuphea*. Lo anterior se efectuó mediante la obtención de un fenograma con el programa NTSYS-PC 2.0. Para llevar a cabo dicho análisis se construyó una matriz de datos básica doble-estado de 85 caracteres por 38 Unidades Taxonómicas Operativas (OTUs) (Apéndice 1). Se obtuvo una matriz de semejanza entre las especies mediante el coeficiente de asociación de Jaccard; el algoritmo de agrupamiento usado fue el promedio no ponderado de los pares de grupos UPGMA.

RESULTADOS

ANATOMÍA

Tricomas. Las especies estudiadas mostraron diferentes tipos de tricomas y se clasificaron de acuerdo a Amarasinghe *et al.* (1991), encontrando los siguientes tipos (tres glandulares y dos simples). Glandulares: El tipo 1 es multicelular y multiseriado, con una base expandida de capas celulares y una glándula secretora en la base (Fig. 4A). El tipo 2a consiste de una sola célula con la base expandida donde se localiza una glándula (Fig. 4B). El tipo 2c es parecido al apéndice anterior, pero la glándula es seguida de una espina ornamentada que se inclina hacia la superficie de la hoja (Fig. 4C). Simples: El tipo 3 es biarmado (Fig.4D), con un pelo compuesto por dos brazos. El tipo 4 es uniseriado o multiseriado, formado de 1-4 células, con paredes delgadas (Fig. 4E,F). Los tipos de tricomas 2c y 4 (cuadro 2) se reconocen en la mayoría de las especies pertenecientes a las secciones *Leptocalix* y *Diploptichya*.

Cuadro 2. Características epidérmicas y tipos de tricomas presentes en las especies de *Cuphea*. T.A. Tetragonal alargada; T. Tetragonal; Anis. Anisocítico; anom. Anomocítico; diac. diacítico. * especies con distribución centro y sudamericana. Estudios anatómicos •. Estudios de arquitectura foliar +.

	Características epidérmicas				Tricomas				
	Estudio Anat•/Arq■	Forma cel.	Curvatura	Estomas	Tipo1	Tipo2a	Tipo2b	Tipo 3	tipo4
SUBGÉNERO CUPHEA									
Sección <i>Cuphea</i>									
<i>C. Salicifolia</i>	•	T.A	U	anom	-	-	-	-	-
<i>C. gaumeri</i> *	•/+	T	S	diac	*+				*
SUBGÉNERO BRACTEOLATAE									
Sección <i>Heterodon</i>									
<i>C. caesariata</i>	•/+	T.A	R	anis-diac	*		*		
<i>C. calcarata</i>	•/+	T	U	anis-diac		*	*		
<i>C. crassiflora</i>					*	*	*		*
<i>C. ferriciae</i>	•/+	T	U	diac	*		*		*
<i>C. glossostoma</i>							*		*
<i>C. humifusa</i>	•/+	T.A	U	anom	*				
<i>C. Inflata</i>	•	T.A	R	anis-diac	*		*		*
<i>C. koehneana</i>	•/+	T.A	U	anis-diac	*				*
<i>C. llavea</i>	•/+	T.A	U	anis-diac	*		*		*
<i>C. lobophora</i>	•	T.A	S	anom			*		
<i>C. palustris</i>	•/+	T.A	U	anom	*				*
<i>C. paucipetala</i>	•/+	T.A	S	anis-diac	*		*		*
<i>C. trochilus</i>	•/+	T.A	U	anom	*		*		*
Sección <i>Leptocalix</i>									
<i>C. bustamanta</i>	•/+	T.A	U	anom			*		*
<i>C. calaminthifolia</i>	•/+	T.A	U	anis-diac			*		*
<i>C. dibrachiata</i>	•	T.A	S	anis-diac			*		*
<i>C. megalophylla</i>	•/+	T.A	U	anom			*		*
Sección <i>Melvilla</i>									
<i>C. alaniana</i>	•/+	T.A	S	diac	*	*	*		*
<i>C. baillonis</i>	•/+	T.A	U	anom	*	*	*		*
<i>C. flavovirens</i>	•/+	T.A	S	diac	*		*		*
<i>C. heterophylla</i>	•/+	T.A	U	anom	*		*		*
<i>C. Melvilla</i> *	•/+	T	R	anis-diac	*	*		*	
<i>C. quaternata</i>	•/+	T.A	S	diac	*		*		*
<i>C. rasilis</i>	•/+	T	S	diac	-	-	-	-	-
<i>C. retroscabra</i>	•/+	T.A	S	anis-diac					*
<i>C. schumannii</i>	•/+	T	S	dia-anis			*		
<i>C. subuligera</i>	•	T.A	S	anis-diac	-	-	-	-	-
<i>C. watsoniana</i>	•/+	T	U	anom	*		*		*

Cuadro. 2. Características epidérmicas y tipos de tricomas presentes en las especies de *Cuphea*. T.A. Tetragonal alargada; T. Tetragonal; Anis. Anisocítico; anom. Anomocítico; diac. diacítico. * especies con distribución centro y sudamericana. Estudios anatómicos •. Estudios de arquitectura foliar +. (continuación)

	Características epidérmicas				Tricomas				
	Estudio Anat•/Arq+	Forma cel.	Curvatura	Estomas	Tipo1	Tipo2a	Tipo2b	Tipo 3	tipo4
Sección <i>Diploptichya</i>									
<i>C. avigera</i>	•/+	T.A	U	diac			*		*
<i>C. ownbeyi</i>	•/+	T.A	S	diac			*		*
<i>C. painteri</i>	•	T.A	U	anom			*		*
<i>C. spectabilis</i>	•/+	T.A	S	anis-diac	-	-	-	-	-
Sección <i>Heteranthus</i>									
<i>C. epilobiifolia</i> *	•/+	T	U	diac		*		*	*
Sección <i>Euandra</i>									
<i>C. hyssopifolia</i> *	•/+	T.A	R	anis-diac	-	-	-	-	-
<i>C. spermacoce</i> *	•/+	T	U	anis-diac	*	*		*	*
Género <i>Lythrum</i>									
<i>L. Linearifolium</i>	•/+	T.A	S	diac	-	-	-	-	-

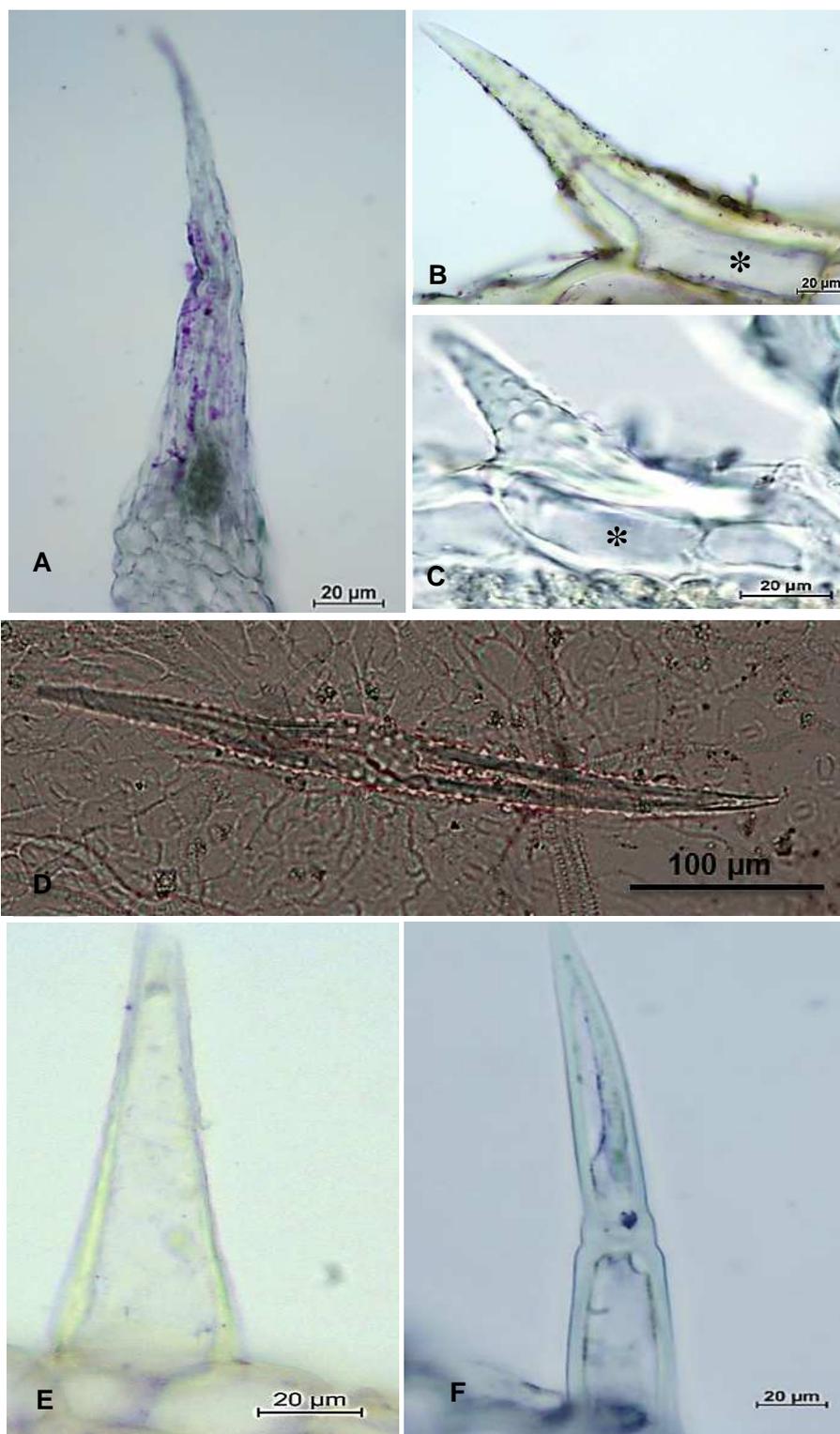


Figura 4. Tipos de tricomas en *Cuphea*. A. Tricoma multiseriado, Tipo 1 en *C. palustris*. B. Tricoma glandular ornamentado Tipo 2a en *C. calcarata*. C. Tricoma glandular Tipo 2c en *C. heterophylla*. D. Tricoma Tipo 3 biarmado en *C. melvilla*. E. Tricoma uniseriado de paredes delgadas, Tipo 4 en *C. inflata*. F. Tricoma septado Tipo 4 en *C. heterophylla*. * glándula de aceite.

LAMINA FOLIAR.

Epidermis: En vista superficial las células de la epidermis con forma tetragonal y tetragonal alargada. Forma tetragonal alargada en 28 especies (76%): 11 pertenecientes a *Heterodon*, todas las especies estudiadas de *Leptocalix* y *Diploptichya*, siete en *Melvilla* y sólo una para *Cuphea* y *Euandra*. Epidermis con forma tetragonal en nueve especies (24%): dos en *Heterodon*, cuatro en *Melvilla*, una en *Cuphea*, *Heteranthus* y *Euandra*. Células epidérmicas con paredes anticlinales de tres tipos: onduladas tipo S en 17 especies (46%); onduladas tipo U en 16 especies (43%) y paredes rectas en 4 (11%) (Cuadro 2; Fig. 5A-F).

Estomas: diacíticos y anisocíticos en 15 especies (41%), diacíticos en nueve especies (24%), anomocítico en 13 (35%) (Cuadro 2; Fig. A-F). *Lithrum linearifolium* con células epidérmicas de forma tetragonal alargada, con curvatura en S y estomas diacíticos. En sección transversal de ambas superficies, cutícula ondulada, menos prominente en la superficie abaxial; epidermis simple.

Mesofilo: bifacial (Fig. 6), con una a dos capas de células en empalizada de forma alargada, en general de tamaño homogéneo, el parénquima esponjoso de 3 a 5 capas de células con forma irregular y espacios intercelulares pequeños. Con drusas, su abundancia varía entre especies; numerosos cordones vasculares con el floema rodeando al xilema. *L. linearifolium* con mesofilo equibilateral.

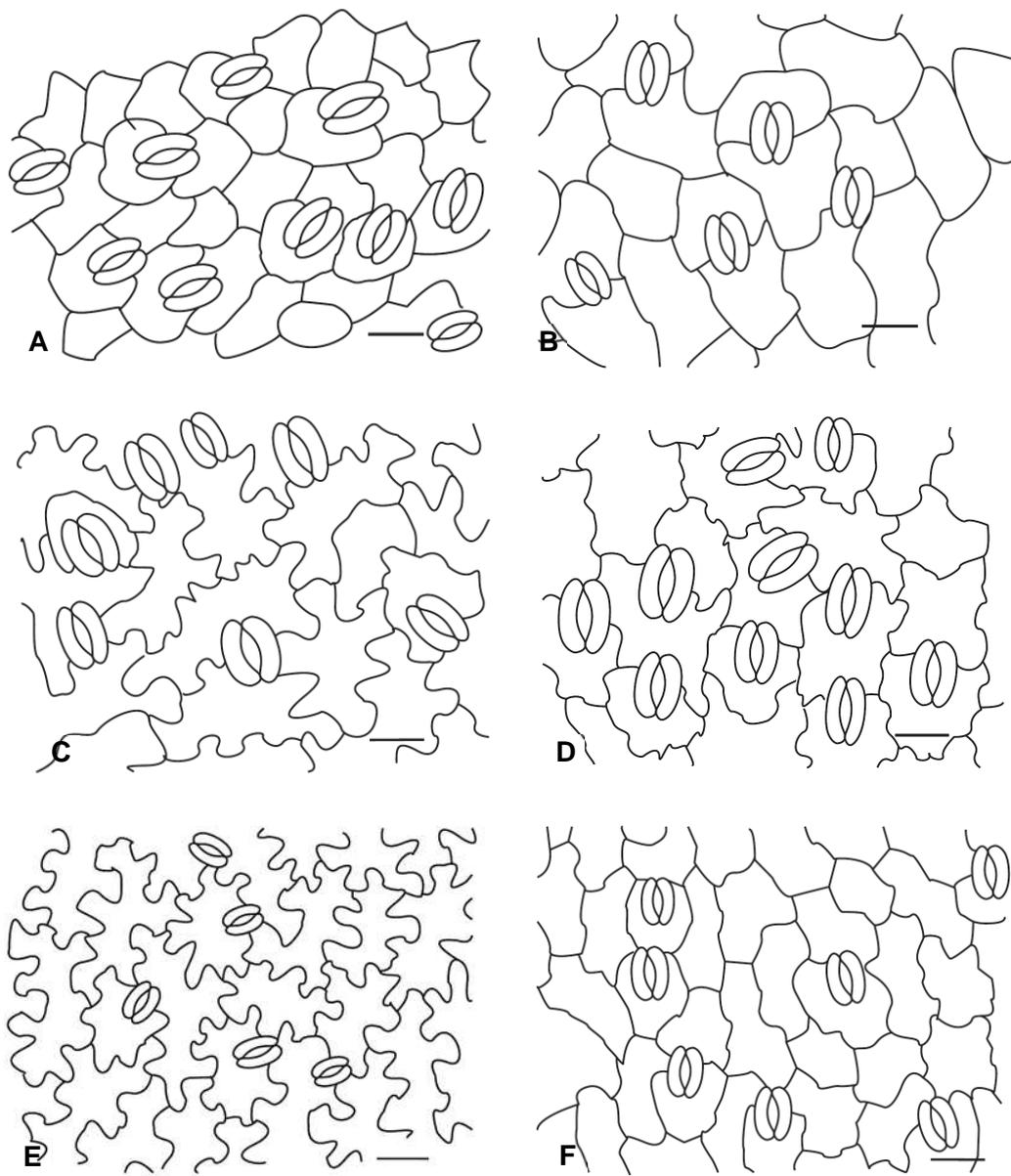


Figura. 5. Vista superficial de células epidérmicas y tipos de estomas. **A.** Epidermis con forma tetragonal y estomas diacíticos en *C. rasilis*. **B.** Células epidérmicas rectas y estomas diacíticos y anisocíticos en *C. calcarata*. **C.** Pared anticlinal con forma de “U” en *C. heterophylla*. **D.** Estomas diacíticos y pared anticlinal “S” en *C. ownbeyi*. **E.** Estomas anomocíticos en *C. bustamanta*. **F.** Estomas diacíticos y pared anticlinal recta en *C. hyssopifolia*. Escala = 25 μ m.

VENA MEDIA.

Muestra una saliente adaxial con tres formas: convexa (Fig. 6A), cóncava (Fig. 6C), y recta (Fig. 6B; Cuadro 3). Cutícula ligeramente estriada en la mayoría de las especies, tricomas como los de la lámina foliar en todas las especies (Cuadro 2). Cinco especies, *C. salicifolia*, *C. rasilis*, *C. hyssoipifolia*, *C. spectabilis* y *C. subuligera*, fueron glabras. En sección transversal epidermis simple, con células de forma redondeada a cuadrada, en *C. rasilis* y *C. watsoniana* cuadrangulares. En la superficie abaxial todas las células generalmente de forma redondeada. Por debajo de la epidermis adaxial con cuatro a siete capas de colénquima laminar; el colénquima forma una cúpula evidente en *C. bustamanta*, *C. flavovirens*, *C. rasilis*, *C. quaternata* y *C. subuligera* (Figs. 6A,D; 7D,E; 8B). Por debajo del colénquima pocas capas de parénquima. El cordón vascular con tres diferentes formas: Media luna, elíptica (Figs. 7D,E) y herradura (sólo en *C. megalophylla*; (Fig. 7F). El floema rodea al xilema (cordón anficribal) (Fig. 7A). Conjunto de células de esclerénquima generalmente hacia la superficie abaxial, raramente en ambas superficies del cordón (Figs. 8A-D; Cuadro 3). Por debajo del cordón vascular hay de 4-5 capas de células de parénquima. El parénquima y colénquima de algunas especies presenta contenidos esféricos (Figs. 7A-C). Células mucilaginosas, de color oscuro ocupando el lumen celular; evidentes en *C. ownbeyi* (secc. *Diploptichya*), en *C. spermacoce* (secc. *Euandra*), cinco especies de la secc. *Melvilla*, tres de *Heterodon*, dos de *Cuphea* y en la única estudiada de *Heteranthus* (Figs. 9A-D). Cristales de dos tipos; drusas y prismáticos. Drusas numerosas (>15), en 10 especies, una especie de la secc. *Diploptichya*, cuatro de *Melvilla*, cuatro de *Heterodon* y a la única estudiada de la secc. *Heteranthus* (Fig. 6F). Drusas escasas (<15) en 24 especies; nueve de la secc. *Heterodon*, siete de *Melvilla*, dos de *Leptocalix*, dos *Diploptichya*, dos en *Euandra* y dos en *Cuphea* (Fig. 6E).

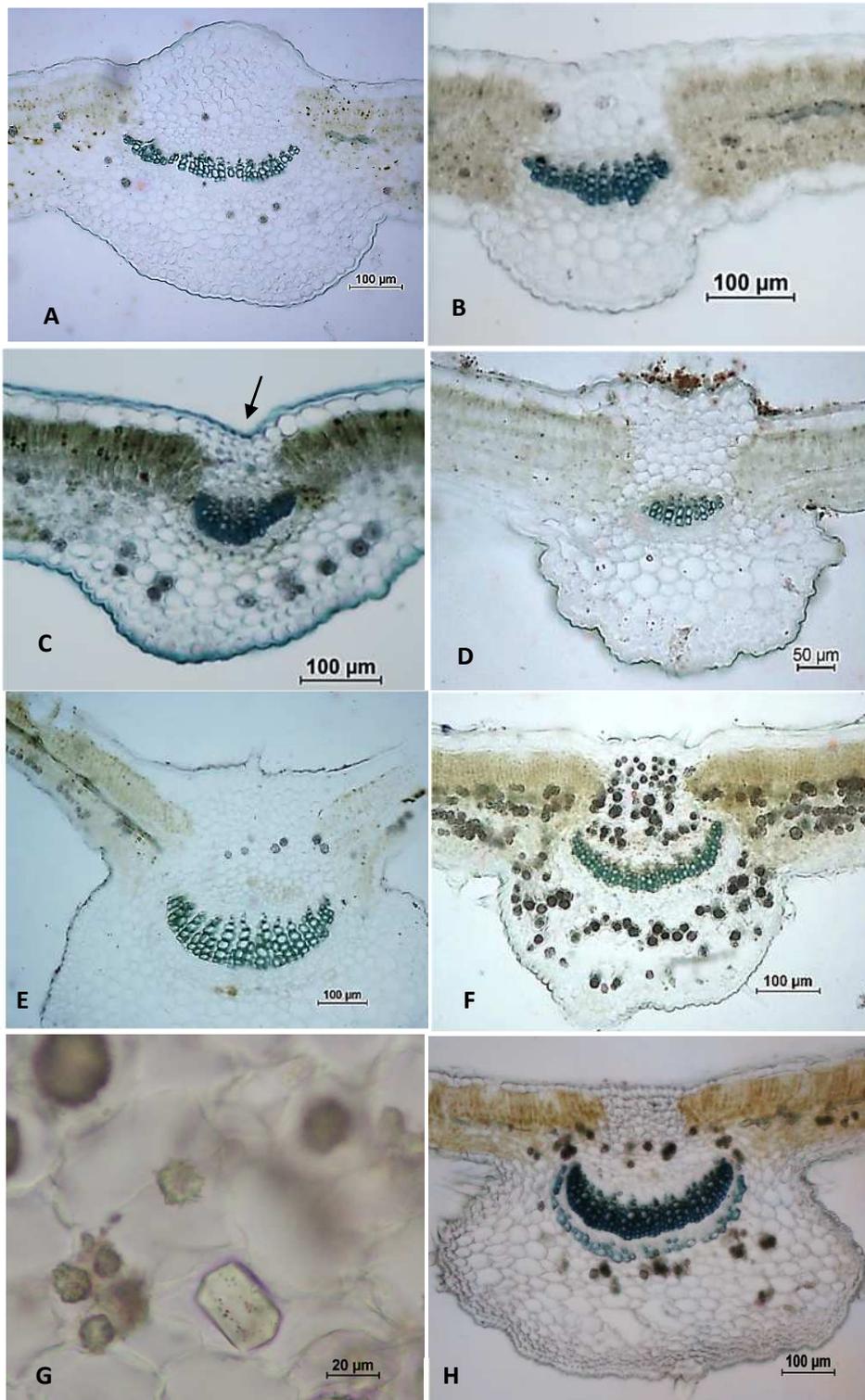


Figura 6. Anatomía de la vena media de *Cuphea*. **A.** Convexo en *C. rasilis*. **B.** Recto en *C. hyssopifolia*. **C.** Cóncavo en *C. gaumeri* (flecha). **D.** Sin drusas en *C. bustamanta*. **E.** Drusas escasas en *C. quaternata*. **F,H.** Drusas abundantes en *C. alaniana* (F) y *C. Melvilla* (H). **G.** Cristales prismáticos en *C. melvilla*.

Sin drusas en tres especies; dos de la secc. *Leptocalix* (*C. bustamanta* y *C. calaminthifolia*) y una de la secc. *Diploptichya* (*C. painteri*) (Fig. 6D). Únicamente *C. melvilla* con cristales prismáticos (Figs. 6G, H). *Lythrum linearifolium* muestra semejanzas con la vena media generalizadas en el género *Cuphea*.

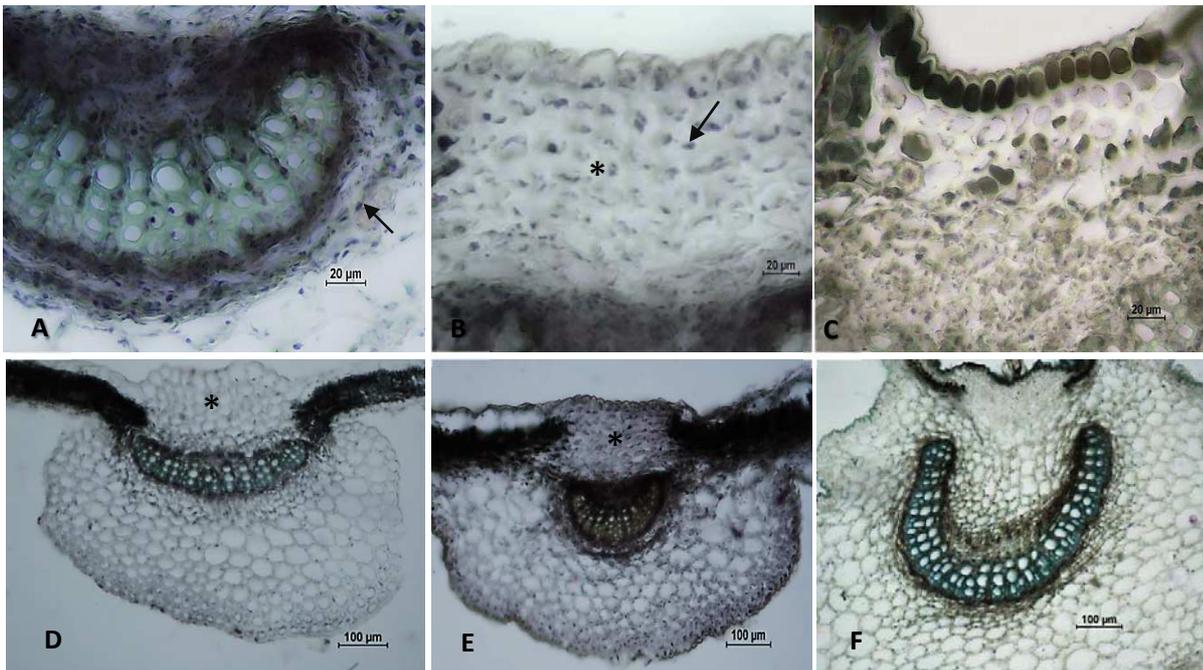


Figura 7. Contenidos celulares y cordón vascular anficribal. **A, B.** Contenidos esféricos oscuros (flechas) rodeando al cordón (A) y en la superficie adaxial (B) de *C. subuligera*. **C.** Células mucilaginosas en epidermis adaxial en *C. salicifolia*. **D.** Cordón vascular elíptico en *C. quaternata*. **E.** Cordón vascular en media luna en *C. subuligera*. **F.** Cordón vascular en forma de herradura en *C. megalophylla*. * Colénquima.

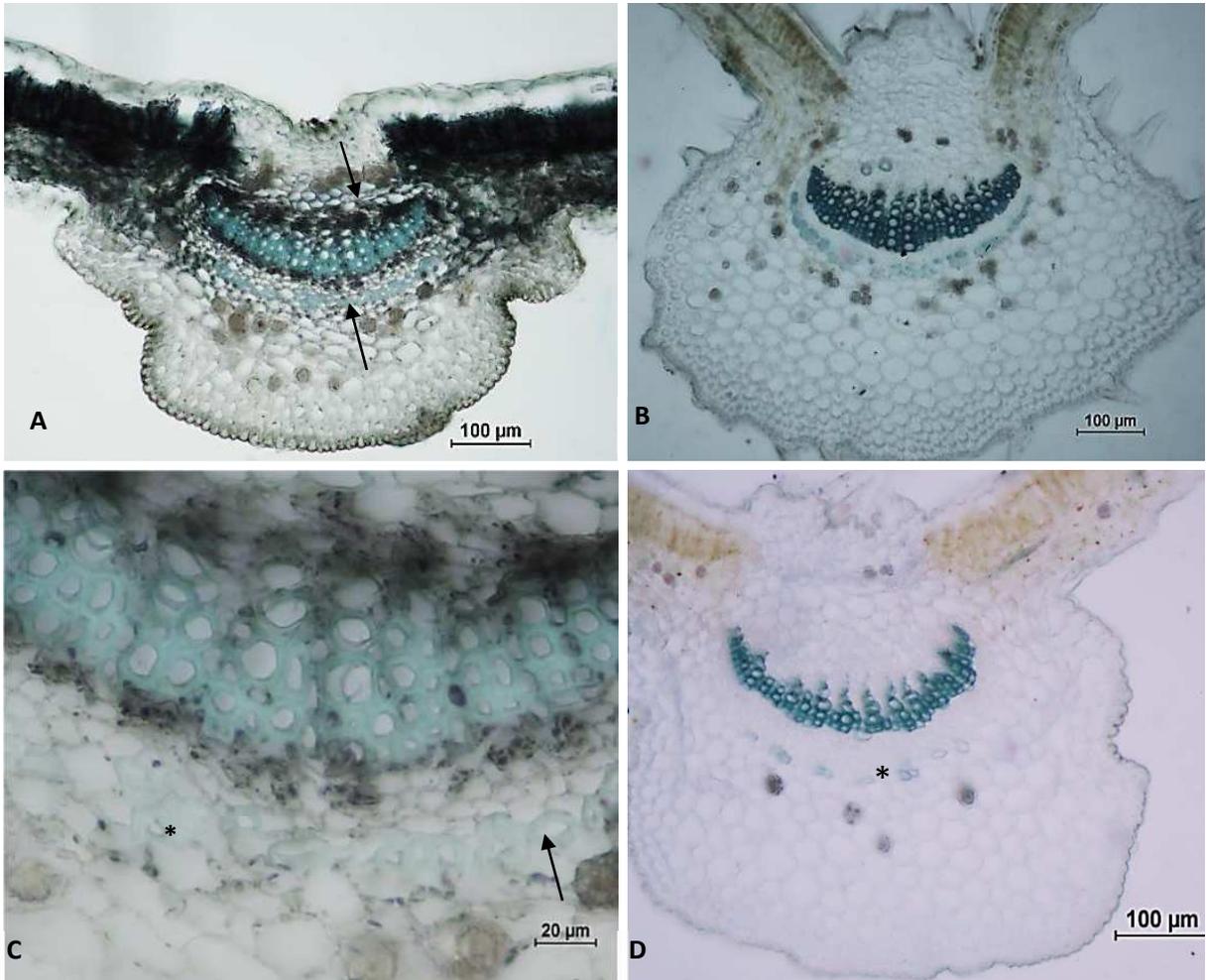


Figura 8. Células de esclerénquima. **A,C.** Banda continua en la zona abaxial y adaxial al cordón vascular en *C. spectabilis* (flecha). **B.** Células de esclerénquima en *C. flavovirens*. **D.** Esclerénquima (*) abaxial en *C. watsoniana*.

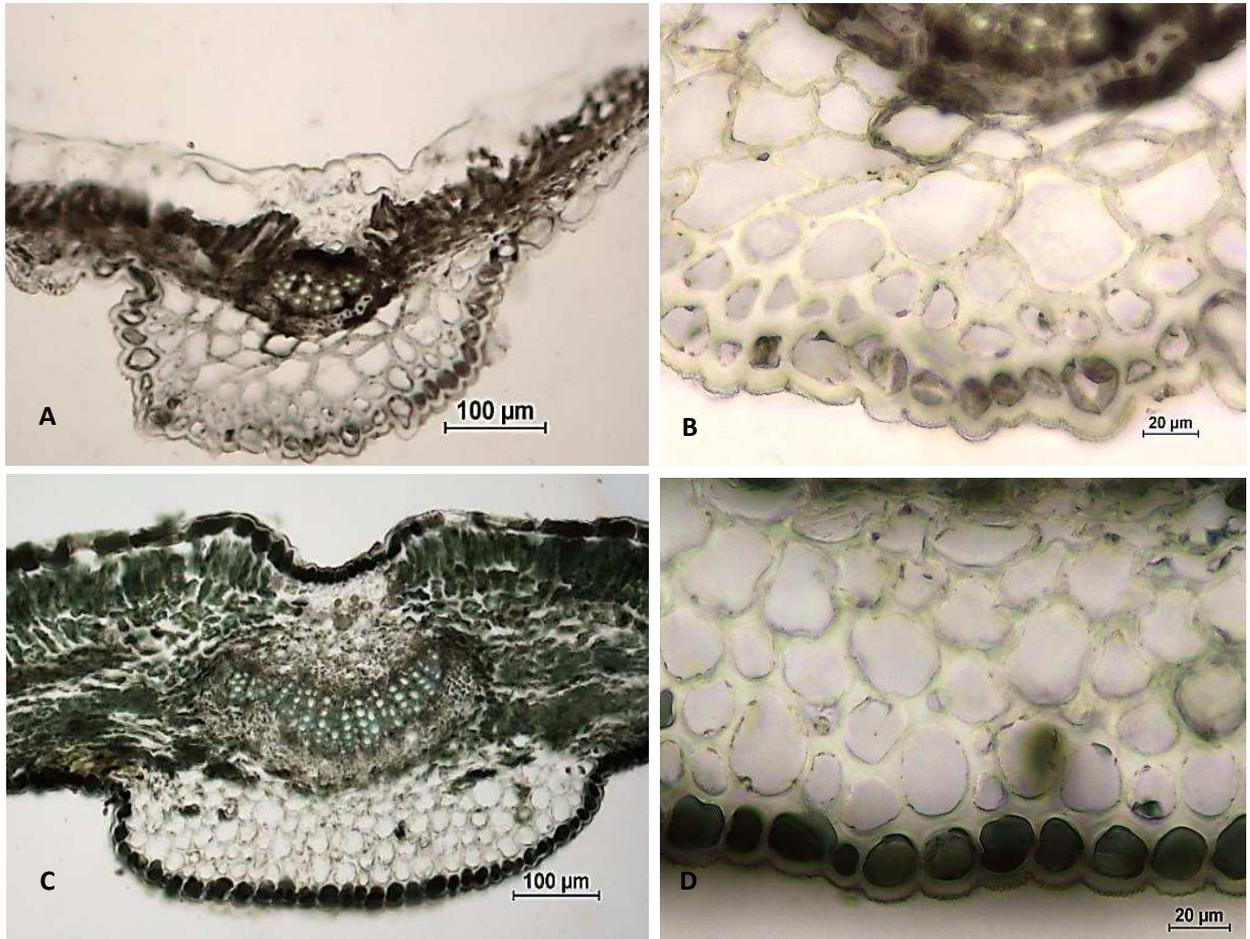


Figura. 9. Células mucilaginosas. **A** y **B**. Células mucilaginosas en la vena media y en la epidermis abaxial de *C. ownbeyi*. **C**. Células mucilaginosas en ambas epidermis en *C. salicifolia*. **D**. Epidermis abaxial de *C. salicifolia*.

Cuadro. 3. Caracteres anatómicos cualitativos de las secciones del género *Cuphea*.

	Drusas	Células mucilaginosas	Células de esclerenquima	Contenidos esféricos	Forma de vena media	Observaciones
SUBGÉNERO						
<i>Cuphea</i>						
SECCIÓN <i>Cuphea</i>						
<i>C. Salicifolia</i>	Escasas ± 5 principalmente en la parte adaxial del cordón	En ambas epidermis, parénquima y colénquima		Dispersos en toda la vena media	Cóncavo	
<i>C. gaumeri</i> (*)	Escasas ± 5	Pocas en la epidermis abaxial			Recto	Vena media muy simple
SUBGÉNERO						
<i>Bracteolatae</i>						
Sección <i>Heterodon</i>						
<i>C. caesariata</i>	Abundantes, parte adaxial				Ligeramente cóncavo	
<i>C. calcarata</i>	Escasas ± 5, adaxial al cordón				Ligeramente cóncavo	
<i>C. crassiflora</i>	Numerosas, adaxial al cordón				Convexo	
<i>C. ferriciae</i>	Escasas ± 5, adaxial al cordón				Ligeramente convexo	
<i>C. glossostoma</i>	Escasas ± 10, adaxial al cordón	Rodeando cordón y entre él			Convexo	
<i>C. humifusa</i>	Escasas ± 10, ambos lados del cordón			Rodeando el cordón	Ligeramente cóncavo	Poco xilema. Parénquima con espacios evidentes
<i>C. Inflata</i>	Escasas ± 5 adaxial al cordón	Escasas alrededor del cordón		Pocos en colénquima	Ligeramente convexo	Agrupación de floema adaxial.
<i>C. koehneana</i>	Numerosas, dispersas				Convexo	Mas xilema que floema (presente en cantidad en la parte adaxial)
<i>C. llavea</i>	Numerosas, rodeando cordón y adaxiales a éste				Convexo	
<i>C. lobophora</i>	Escasas ± 6, principalmente adaxiales al cordón			Rodeando el cordón	Convexo	
<i>C. palustris</i>	Escasas ± 7, adaxiales al cordón	En la epidermis abaxial, escasas y discontinuas			Ligeramente convexo	
<i>C. paucipetala</i>	Escasas ± 10, dispersas			Principalmente en colénquima	Convexo	
<i>C. trochilus</i>	Escasas ± 10 dispersas				convexo	

Cuadro. 3. Caracteres anatómicos cualitativos de las secciones del género *Cuphea* (continuación).

	Drusas	Células mucilaginosas	Células de esclerénquima	Contenidos esféricos	Forma de vena media	Observaciones
Sección <i>Leptocalix</i>						
<i>C. bustamanta</i>	Escasas abaxiales al cordón o ausentes				Convexo	Cordón compacto, con gran cantidad de floema rodeando al xilema.
<i>C. calaminthifolia</i>	Escasas dispersas o ausentes			Más en colénquima	Convexo	Buena cantidad de floema rodeando cordón.
<i>C. dibrachiata</i>	Escasas ± 13, dispersas				Convexo	
<i>C. megalophylla</i>	Escasas ± 5 o ausentes , dispersas				Convexo	Cordón en forma de herradura, más floema adaxial
Sección <i>Melvilla</i>						
<i>C. alaniana</i>	Numerosas, dispersas	Colénquima adaxial	Dos capas discontinuas abaxiales al cordón		Ligeramente convexo	Pocas células epidérmicas adaxiales
<i>C. baillonis</i>	Escasas ± 7 dispersas	Epidermis abaxial, Escasas colénquima y parénquima			Convexo	Espacios en el parénquima.
<i>C. flavovirens</i>	Numerosas, dispersas		1-2 capas discontinuas abaxiales al cordón y unas escasas adaxialmente.	dispersos	Convexo	Gran cantidad de floema. A veces presenta dos cordones.
<i>C. heterophylla</i>	Escasas ± 7, dispersas	Pocas en la epidermis abaxial	Puede o no presentar una capa casi continua.		Ligeramente convexo	Poco floema
<i>C. quaternata</i>	Escasas ± 10 adaxial al cordón	Escasas rodeando cordón, o distribuidas en parénquima y colénquima	Puede o no presentar una capa con células escasas, abaxiales al cordón.		Ligeramente convexo	Floema más desarrollado en la parte adaxial que abaxial.
<i>C. rasilis</i>	Escasas, ± 10, dispersas		Escasas abaxiales al cordón		Convexo	Formando una cúpula de colénquima bien marcada.
<i>C. retroscabra</i>	Escasas ± 5 adaxiales al cordón	En ambas epidermis, pero discontinuas, parénquima y colénquima			Ligeramente convexo	A veces puede presentar dos cordones.
<i>C. schumannii</i>	Numerosas, dispersas				Ligeramente convexo	Gran cantidad de floema
<i>C. subuligera</i>	Escasas ± 5, dispersas			rodeando cordón	Ligeramente convexo	Paquete de floema adaxial.
<i>C. watsoniana</i>	Escasas ± 10, dispersas		1 capa que puede ser continua o discontinua, abaxial al cordón.		Convexo	Floema bien desarrollado, rodeando al cordón.
<i>C. Melvilla</i> (*)	Numerosas. dispersas		Una a dos capas continuas abaxiales al cordón		Ligeramente convexo	Es la única especie que presento cristales prismáticos.

Cuadro. 3. Caracteres anatómicos cualitativos de las secciones del género *Cuphea* (continuación).

	Drusas	Células mucilaginosas	Células de esclerénquima	Contenidos esféricos	Forma de vena media	Observaciones
Sección <i>Diploptichya</i>						
<i>C. avigera</i>	Escasas ± 10, dispersas				Ligeramente convexo	Pocas células epidérmicas adaxiales
<i>C. painteri</i>	Escasas, dispersas o ausentes.				Ligeramente convexo	A veces se presenta otro cordón.
<i>C. spectabilis</i>	Numerosas, dispersas		1 capa discontinua en la parte abaxial del cordón, y una agrupación pequeña en la parte adaxial.	Rodeando el cordón	Ligeramente convexo	A veces se presentan dos cordones.
Sección <i>Heteranthus</i>						
<i>C. epibifolia</i> (*)	Numerosas dispersas	En la epidermis abaxial y unas pocas en parénquima			Cóncavo	
Sección <i>Euandra</i>						
<i>C. hyssopifolia</i> (*)	Pocas drusas ± 13		Una línea continua en la parte abaxial		Cóncavo	Cordón vascular muy simple
<i>C. spermacoce</i> (*)	Ausentes o escasas ± 3	En la epidermis abaxial	Grandes y formando dos capas abaxiales		Convexo	A veces con dos cordones
Género <i>Lythrum</i>						
<i>L. linearifolium</i>	Escasas. Alrededor de 10, dispersas				Ligeramente cóncavo	Floema bien desarrollado, xilema no tanto. Cordón poco desarrollado.
(*) especies con distribución en Centroamérica						

ARQUITECTURA FOLIAR.

Todas las especies analizadas presentan hojas elípticas a ovadas, con margen entero, ápice agudo u obtuso y base decurrente, aguda u obtusa, escasamente redondeada o cordada (Figs. 10A-H; Cuadro 4). El peciolo, cuando hay, mide en promedio 0.3 cm de largo, sin embargo en algunas especies de las secc. *Leptocalix* y *Heterodon* llega hasta 1.5 cm. Hojas con nervadura pinnada; la vena tiende a ser recta y de tamaño moderado. Son frecuentes las venas secundarias de tipo camptódroma eucamptódroma, raramente se presentan broquidódromas (Figs. 10B,D-F,H) (dos especies en *Diploptichya* y *Melvilla* y una especie en *Leptocalix*, *Euandra* y *Heteranthus*) excepto en la sección *Heterodon*. Ángulo de divergencia moderado con un intervalo de 45° a 65° y curso curvo (Fig. 11C). Las intersecundarias en su mayoría compuestas (Fig. 11B) formadas por venas terciarias reticuladas ortogonal, algunas reticuladas al azar; el origen de las venas terciarias varía entre secciones y aun entre especies (Cuadro 4). Venas de cuarto y quinto orden generalmente se arreglan al azar (Fig. 11A) formando areolas imperfectas al azar, vénulas ramificadas hasta tres veces (Figs. 12A,B). La venación última marginal comúnmente es cerrada, sin embargo en *C. salicifolia*, *C. alaniana*, *C. retroscabra* y *C. spectabilis* se reconoce como incompleta (Fig. 12C,D). *L. linearifolium* se diferencia del género *Cuphea* por la presencia de una hoja de forma oblonga y una venación pinnada camptódroma reticulódroma.

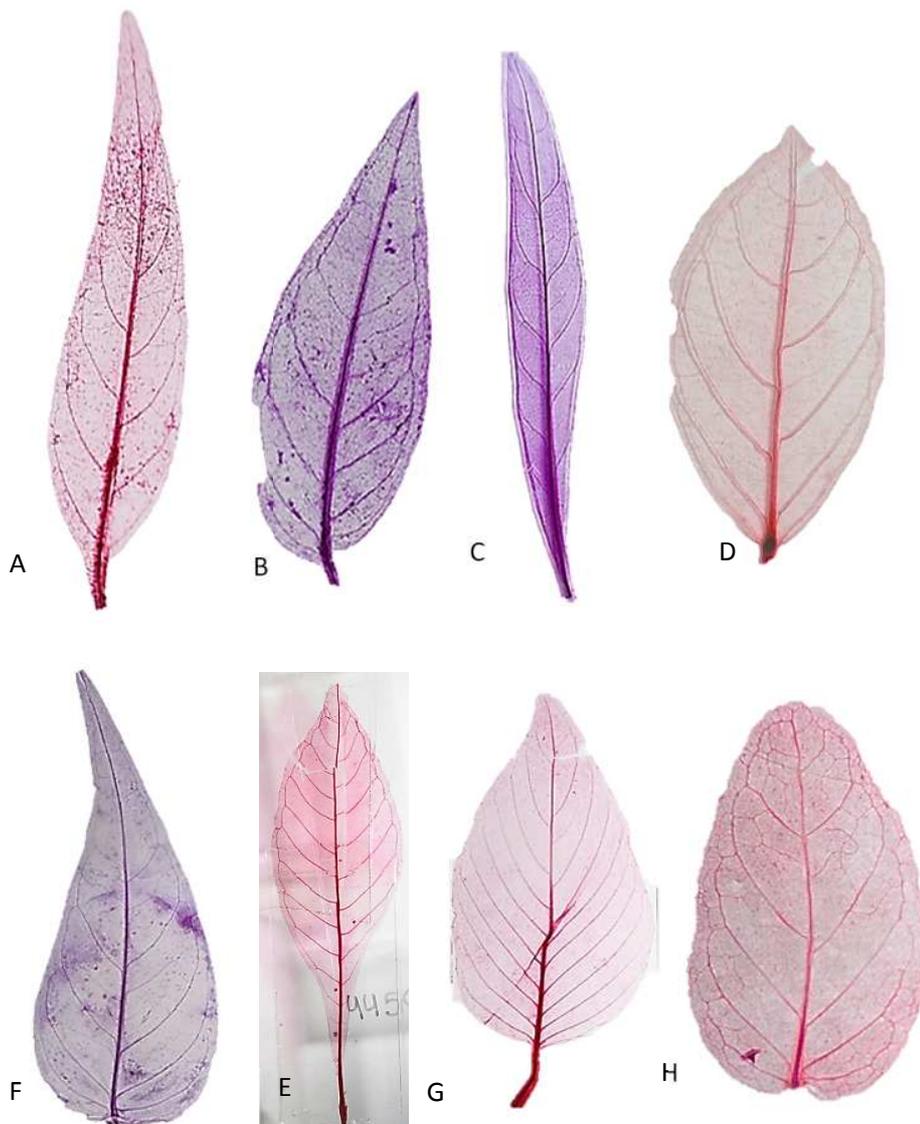


Figura. 10. Formas y venación de hojas de *Cuphea* **A.** *C. crassiflora*, ovada lanceolada con venación pinnada camptódroma eucamptódroma (PCEu). **B.** *C. ownbeyi*, ovada con venación pinnada camptódroma broquidódroma (PCBr). **C.** *C. salicifolia*, elíptica muy angosta con venación PCEu. **D.** *C. spermacoce*, elíptica amplia con venación PCBr. **E.** *C. megalophylla*, elíptica angosta con venación PCBr. **F.** *C. spectabilis*, ovada lanceolada con venación PCBr. **G.** *C. paucipetala*, ovada con venación PCEu. **H.** *C. baillonis*, ovada amplia con venación PCBr.

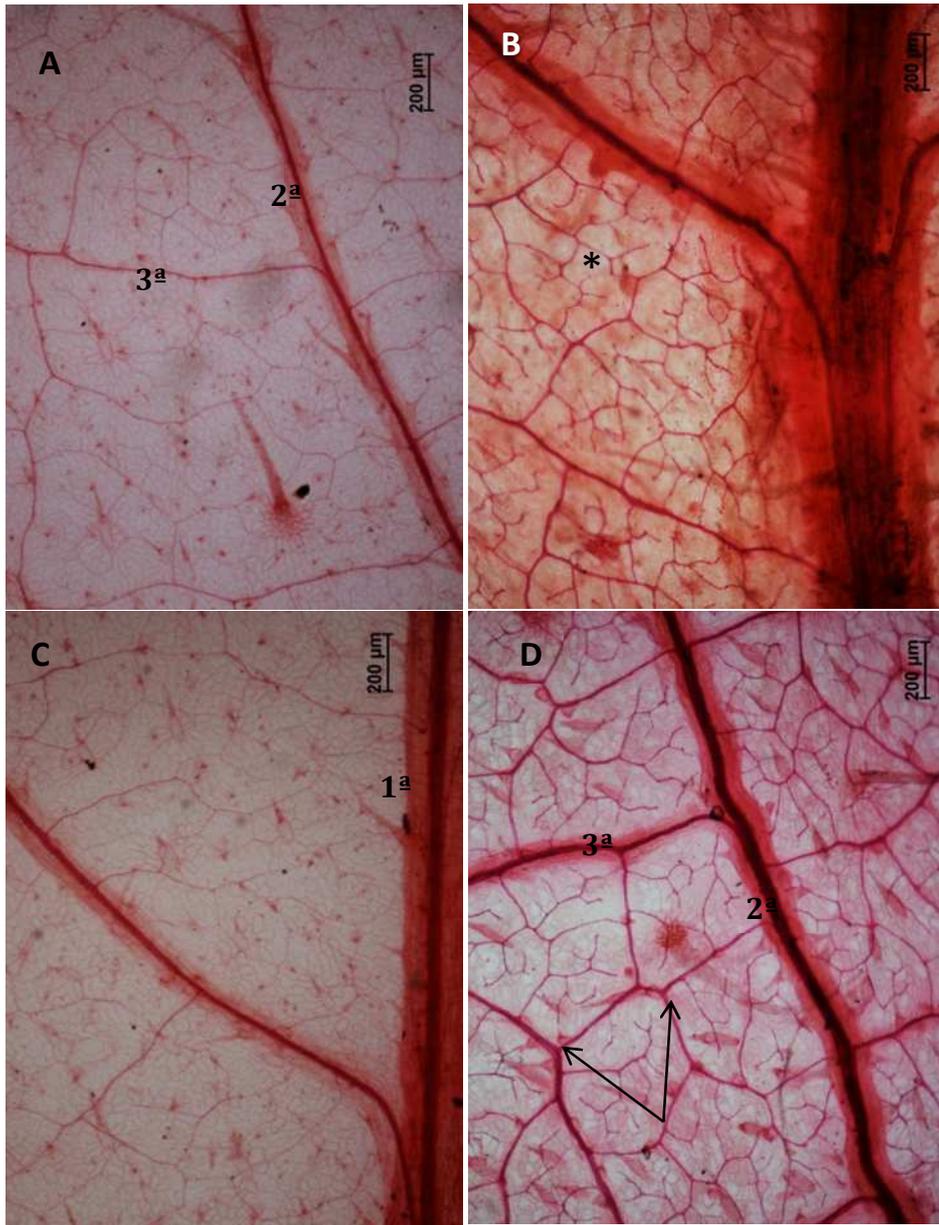


Figura. 11. Características de la venación en *Cuphea*. **A.** Venación superior al azar en *C. koehneana*. **B.** Vena primaria, secundaria e intersecundaria compuesta (*) en *C. watsoniana* **C.** *C. koehneana* mostrando ángulo de divergencia de las venas secundarias moderado y curso curvado. **D.** *C. quaternata* con patrón ortogonal (flechas).

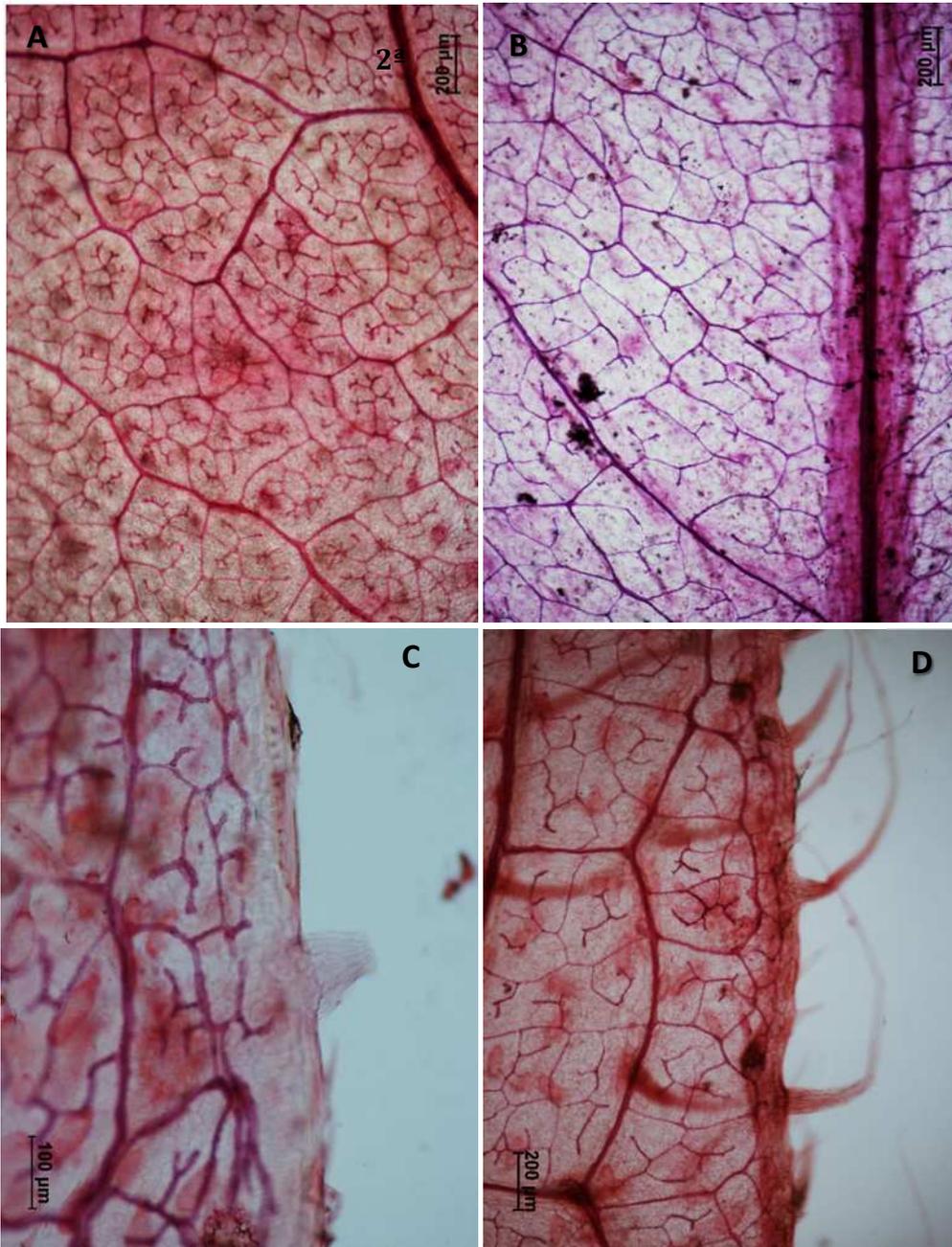


Figura.12. Venación y márgenes de *Cuphea*. **A.** Venación superior (cuarto y quinto orden) ortogonal en *C. schumannii*. **B.** Venación superior al azar y vénulas en *C. ownbeyi*. **C.** venación última marginal incompleta en *C. alaniana*. **D.** Venación última cerrada en *C. llavea*.

Cuadro.4. Algunos caracteres de la arquitectura foliar del género *Cuphea*.

	Forma	Base	Venación	Admedial terciarias	Exmedial terciarias	Patrón terciarias	Venación última
SUBGÉNERO							
<i>Cuphea</i>							
Sección <i>Cuphea</i>							
<i>C. Salicifolia</i>	Elíptica angosta	Decurrente	PCEu	R	R	Reticulado azar	Incompleta
<i>C. gaumeri</i> (*)							
SUBGÉNERO							
<i>Bracteolatae</i>							
Sección							
<i>Heterodon</i>							
<i>C. caesariata</i>	Ovado lanceolada	Aguda	PCEu	R	RAO	Reticulado ortogonal	Cerrada
<i>C. calcarata</i>							
<i>C. crassiflora</i>	Ovada lanceolada	Aguda	PCEu	OR	AO	Reticulado ortogonal	Cerrada
<i>C. ferriciae</i>	Ovada	Redondeada	PCEu	RA	RA	Reticulado ortogonal	Cerrada
<i>C. glossostoma</i>							
<i>C. humifusa</i>	Elíptica	Decurrente	PCEu	RO	AR	Reticulado ortogonal	Cerrada
<i>C. Inflata</i>	Elíptica angosta	Aguda	PCEu	R	RA	Reticulado ortogonal	Cerrada
<i>C. koehneana</i>	Ovada	Obtusa	PCEu	RO	RA	Reticulado ortogonal	Cerrada
<i>C. llavea</i>	Elíptica	Obtusa	PCEu	RO	ARO	Reticulado ortogonal	Cerrada
<i>C. lobophora</i>							
<i>C. palustris</i>	Ovado lanceolada	Decurrente	PCEu	RO	RA	Reticulado azar	Cerrada
<i>C. paucipetala</i>	Ovada	Obtusa	PCEu	R	RA	Reticulado azar	Cerrada
<i>C. trochilus</i>	Ovada angosta	Obtusa	PCEa	R	RO	Reticulado azar	Cerrada
Sección							
<i>Leptocalix</i>							
<i>C. bustamanta</i>	Elíptica	Obtusa-decurrente	PCBra	R	RAO	Reticulado ortogonal	Cerrada

Cuadro. 4. Algunos caracteres de la arquitectura foliar del género *Cuphea* (continuación).

	Forma	Base	Venación	Admedial terciarias	Exmedial terciarias	Patrón terciarias	Venación última
<i>C. calaminthifolia</i>	Ovada angosta	Aguda	PCEu	R	RA	Reticulado azar	Cerrada
<i>C. dibrachiata</i>							
<i>C. megalophylla</i>	Elíptica angosta	Obtusa decurrente	PCBra	RO	RA	Reticulado azar	Cerrada
Sección <i>Melvilla</i>							
<i>C. alaniana</i>	Elíptica muy angosta	Obtusa	PCEu	R	R	Reticulado azar	Incompleta
<i>C. baillonis</i>	Ovada amplia	Cordada	PCBra	AR	AR	Reticulado azar	Cerrada
<i>C. flavovirens</i>	Elíptica	Aguda	PCBra	RO	RA	Reticulado ortogonal	Cerrada
<i>C. heterophylla</i>	Ovada lanceolada	Cordada	PCEu	Ra	Ra	Reticulado ortogonal	Cerrada
<i>C. quaternata</i>	elíptica	Decurrente	PCEu	AR	AR	Reticulado ortogonal	Cerrada
<i>C. rasilis</i>	Elíptica angosta	Aguda	PCEu	AO	AR	Reticulado ortogonal	Cerrada
<i>C. retroscabra</i>	Elíptica angosta	Aguda	PCEu	OR	ARO	Reticulado azar	Incompleta
<i>C. schumannii</i>	Elíptica amplia	Obtusa	PCEu	OR	AR	Reticulado azar	Cerrada
<i>C. subuligera</i>							
<i>C. watsoniana</i>	Elíptica	Decurrente	PCEu	RA	RA	Reticulado ortogonal	Cerrada
<i>C. Melvilla</i> (*)	Elíptica amplia	Redondeada	PCEu	R	RO	Reticulado azar	Cerrada
Sección <i>Diploptichya</i>							
<i>C. avigera</i>	Elíptica	Decurrente	PCEu	RA	RA	Reticulado ortogonal	Cerrada
<i>C. ownbeyi</i>	Elíptica -ovada	Obtusa	PCBra	RO	RA	Reticulado ortogonal	Cerrada
<i>C. painteri</i>							
<i>C. spectabilis</i>	Ovada lanceolada	Redondeada	PCBra	RA	RA	Reticulado ortogonal	Incompleta

Cuadro. 4. Algunos caracteres de la arquitectura foliar del género *Cuphea* (continuación).

	Forma	Base	Venación	Admedial terciarias	Exmedial terciarias	Patrón terciarias	Venación última
Sección							
<i>Heteranthus</i>							
<i>C. epibifolia</i> (*)	Elíptica angosta	Decurrente	PCEu	RO	RA	Reticulado azar	Cerrada
Sección <i>Euandra</i>							
<i>C. hyssopifolia</i> (*)	Elíptica angosta	Aguda	PCBra	R	RO	Reticulado azar	Cerrada
<i>C. spermacoce</i> (*)	Elíptica amplia	Obtusa	PCBra	RO	RA	Reticulado azar	Cerrada
Género <i>Lythrum</i>							
<i>L. linearifolium</i>	Oblonga linear	Aguda	PCRe	AR	R	Ramificado	-
(*) especies con distribución en Centroamérica							

ANÁLISIS FENÉTICO

El análisis de similitud (Fig. 13) basado en el coeficiente de Jaccard, muestra la formación de un grupo que contiene a todas las especies estudiadas de *Cuphea*; *L. linearifolium* se ubica en una posición externa a éste. El grupo *Cuphea* se encuentra a una distancia de 0.32. Dentro de éste se reconocen dos grupos:

Grupo A se define a una distancia de 0.33, contiene 21 especies (principalmente de la secc. *Heterodon*) y ninguna tiene similitudes mayores a 0.70; se reconocen a su vez dos subgrupos: El AI que se define a una distancia de 0.39, y contiene nueve especies; se separa en este nivel *C. epibifolia* del resto del grupo. El subgrupo AII contiene a 12 especies y se define a una distancia de 0.41.

El grupo B se separa a una distancia de 0.34, incluye 16 especies (principalmente de la secc. *Melvilla*), de este grupo, dos especies, *C. llavea* y *C. melvilla* muestran las mayores diferencias anatómicas y de arquitectura foliar del resto de su grupo. En general las similitudes entre las 37 especies estudiadas muestran valores menores a 0.70 excepto en *C. dibrachiata* y *C. subuligera* (0.82) pertenecientes a las secciones *Leptocalix* y *Melvilla* respectivamente.

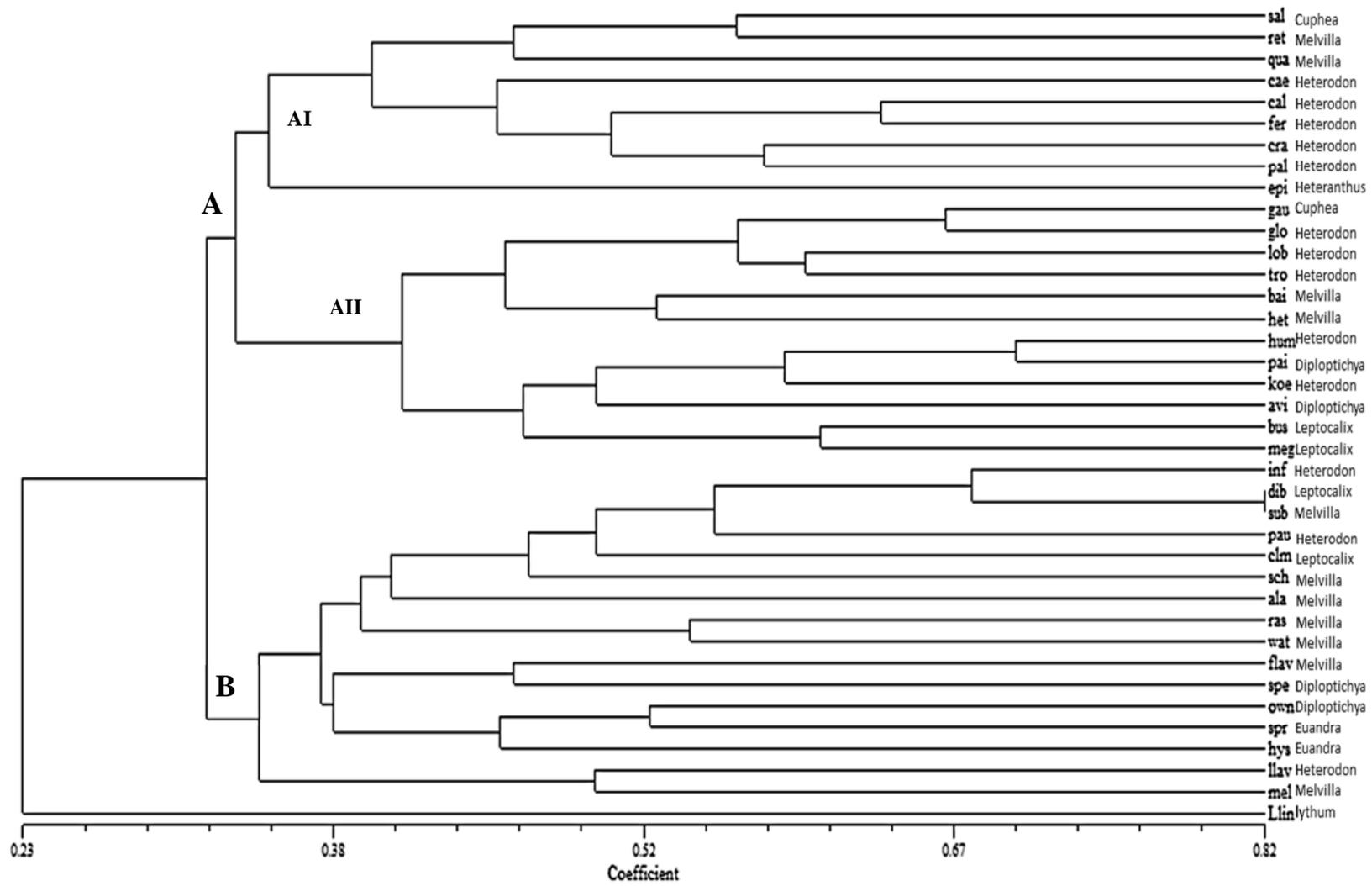


Figura.13. Fenograma por el método de agrupamiento UPGMA para 37 especies de *Cuphea*.

DISCUSIÓN

Las especies de *Cuphea* estudiadas muestran similitudes en su anatomía y arquitectura foliar; sin embargo, algunos de esos caracteres permiten distinguir entre especies y también grupos de ellas. Anatómicamente los caracteres de mayor relevancia son los encontrados en la vena media, como la cantidad de colénquima adaxial, el contenido y distribución de las drusas, la presencia de células mucilaginosas y células de esclerénquima, así como los tipos de aparatos estomáticos. La arquitectura foliar muestra sus principales diferencias en la forma de la hoja que varió entre elíptica y ovada, así como en el tipo de venación pinnada, pues ésta se presentó además como camptódroma, eucamptódroma o broquidódroma. A pesar de que no se encontraron caracteres únicos que apoyen en la separación de grupos, sí se registran conjuntos de caracteres únicos que los distinguen.

Anatomía

Tricomas. Debido a que los tricomas son frecuentes en diferentes grupos de plantas, suelen ser útiles en estudios comparativos a nivel evolutivo y de relaciones taxonómicas entre especies o géneros. Basándose en el tipo, densidad y longitud también se pueden mostrar diversos aspectos de la adaptación fisiológica y ecológica al ambiente en el que se encuentran las plantas (Metcalf y Chalk, 1950; Payne, 1978). En las especies estudiadas los tipos de tricomas que se encuentran en la lámina foliar son los mismos de la vena media, por lo que no se hace distinción en la discusión entre estas dos zonas. Todos los tricomas reconocidos aquí se caracterizaron anteriormente por Amarasinghe *et al.* (1991) para 136 especies de *Cuphea*. Aunque estos autores registran siete tipos de tricomas presentes en el hipantio y el tallo; en las hojas de las especies estudiadas se registraron cinco tipos.

El Tipo 1 suele ser común en las especies de *Cuphea* de amplia distribución geográfica (Metcalf y Chalk, 1950; Garibotti y Bona, 2011). En este trabajo se presenta en todos los representantes estudiados de las secc. *Heterodon* y *Diploptichya* y en la mayoría de las especies de las secciones restantes por lo que se considera de valor taxonómico limitado para distinguir entre grupos. De la misma manera, Amarasinghe *et al.* (1991) lo reporta para las partes florales y el tallo de las mismas secciones, mencionando que su valor taxonómico está más en función de su densidad. Los contenidos observados en éste tricomas se han reportado como resinas y se consideran importantes en el campo agronómico y en aspectos reproductivos de las especies (Amarasinghe *et al.*, 1991). Los Tipos 2a y 2c Amarasinghe *et al.* (1991) los reconocen por la forma de la base y por la posición de la espina terminal, oblicua (Tipo 2a) o mayormente erecta (Tipo 2c). En el presente estudio el tipo 2a es menos común que el tipo 2c, al encontrarse solo en ocho especies; cinco de la secc. *Melvilla* y en una en cada una de las secc. *Heterodon*, *Heteranthus* y *Euandra*, mientras que el tipo 2c se localizó en 18 especies distribuidas en las secc. *Heterodon*, *Leptocalix* y *Melvilla*. El Tipo 3 (tricoma biarmado) se encontró en las tres especies de distribución centroamericana; *C. melvilla*, *C. epilobiifolia* y *C. spermacoce*. Este tricoma se ha registrado en la mayoría de los órganos de las dos primeras especies, mientras que para *C. spermacoce* éste es el primer reporte. Para *C. megalophylla* (especie endémica incluida en este trabajo de la secc. *Leptocalix*), Amarasinghe *et al.* (1991) describen tricomas biarmados, más abundantes y de mayor tamaño en los tallos que en las hojas. Sin embargo, no se observaron en las hojas de los ejemplares revisados en este trabajo. Con base en lo anterior se sugiere que los tricomas biarmados podrían diferenciar a las especies de distribución en México de las que no lo son. El tricoma tipo 4 es frecuente en el género presentándose en 75% de las especies. Se muestran variantes en el número de células, siendo más común el unicelular. De todos los tipos de tricomas encontrados, únicamente el biarmado (tipo 3) parece aportar información taxonómica, pues sólo

se presenta en las especies de distribución centro-sudamericana. Sin embargo, habrá que incluir más especies de esta zona geográfica para confirmar dichas hipótesis. A pesar de que no existe algún tipo único de tricoma que defina entre grupos de especies, la presencia o combinación de ellos puede usarse como diagnóstico a nivel de especie, por ejemplo, *C. melvilla* y *C. epilobifolia* comparten el tricoma tipo 3, pero la primera tiene además los tricomas 1 y 2a, mientras que la segunda especie presenta en combinación el 2a. Otro ejemplo sería el de *C. Schumannii*, que es la única especie que solo presenta el tipo 2b.

Lámina foliar. Pocos estudios se tienen sobre las características epidérmicas de *Cuphea*; sin embargo, existe un número más amplio de trabajos en otros géneros de Lythraceae, cuyas características coinciden con las del género. Las formas celulares, tetragonal y tetragonal alargada encontradas en las especies estudiadas se reconocen por Aguilar- Rodríguez *et al.* (2012) y Thanki *et al.* (2000) para 10 especies de Lythraceae (incluida sólo *C. aequipetala*). Por lo que la forma de las células epidérmicas parece un carácter común a nivel de familia. La forma tetragonal alargada se presenta en la mayoría de las especies propias de México, (reconocidas como especies Norteamericanas; *sensu* Graham *et al.*, 2006; Barber *et al.*, 2010), mientras que una forma tetragonal distingue a las especies Sudamericanas *C. melvilla*, *C. spermacoce* y *C. epilobifolia*. Sin embargo, es importante estudiar un mayor número de especies Sudamericanas para comprobar dichas diferencias. De los tres tipos de paredes reconocidos (rectas y onduladas tipo U y tipo S), se registran por primera vez paredes rectas. En otros géneros de Litráceas, como *Rotala* y *Lafoensia*, se describen paredes onduladas a sinuosas, posiblemente estas descripciones correspondan a la forma de “S” y de “U” *sensu* Koch *et al.* (2009), empleadas en este trabajo.

Se registran tres tipos de estomas en las *Cuphea* estudiadas, diacíticos, anisocíticos y anomocíticos. Anteriormente Garibotti y Bona (2011) describen los tipos diacítico y anomocítico

para *C. carthagenensis*, mientras que Aguilar- Rodríguez *et al.* (2012) registran anisocíticos y diacíticos en *C. aequipetala*. Para otros géneros de la familia Lythraceae como *Lagerstroemia*, *Lawsonia*, *Punica*, *Rotala*, *Soneraria* y *Woodfordia*, se registra un mayor número de tipos de estomas; anomocíticos, haplocíticos, tetracíticos y contiguos. A nivel de orden y en géneros de litráceas como *Lafoensia* y *Rotala*, el tipo más común parece ser el anomocítico (Dahlgren y Thorne, 1984; Mundo y Duarte, 2007; Kshirsagar y Vaikos, 2013); éste se exhibe en 34% de las *Cupheas*. Es de resaltar la presencia de más de un tipo estomático en varias especies; en 40% de los taxa estudiados se muestra el binomio diacítico-anisocítico. Esta característica también se presenta en otros géneros (Kshirsagar y Vaikos, 2013). Lo observado en *Cuphea* difiere de Metcalfe y Chalk (1950), al mencionar que el anisocítico es el único tipo presente en la familia. Al respecto se muestran contrastes con *Cuphea*, pues en este trabajo solo 26% presenta estomas diacíticos como único tipo y en 40% de las especies éste se acompaña de anisocíticos, por lo que el diacítico es el más frecuente en el género, registrándose en el 66% de las especies.

La cutícula algo estriada, la epidermis uniestratificada y el mesofilo dorsiventral con 1-2 capas de parénquima en empalizada, son caracteres comunes, no solo en la familia, sino dentro de los Myrtales (Keating, 1984). Parece ser que ninguno de ellos favorece la agrupación de taxa. Sin embargo, la presencia de células mucilaginosas en la epidermis es distintiva para algunas especies, como *C. salicifolia*, *C. palustris* y *C. retroscabra*, en cuyos casos también se presentan en la vena media. En otras Lythraceae estas células se pueden hallar en diferentes tejidos y órganos (Metcalfe y Chalk, 1950). Caracteres como las drusas y granos de aceite tampoco contribuyen a la formación de grupos en las *Cuphea* estudiadas. Además en ninguna de ellas se registra la presencia de idioblastos, como mencionan Garibotti-Lusa y Bona (2001) para *C.*

carthagenensis. Tampoco se observan esclereidas, que algunos autores reportan como comunes dentro de las Lythraceae (Dahlgren y Thorne, 1984; Keating, 1984).

Vena media.

A diferencia de la lámina, las características de la vena media logran mostrar variaciones entre especies, además de la formación de algunos grupos. La cantidad de colénquima que se dispone por debajo de la epidermis adaxial en la vena media, muestra diferencias entre especies; esta variación ya ha sido reportada a nivel intra-específico para *C. aequipetala* (Aguilar-Rodríguez *et al.*, 2012). Igual que en la lámina, la presencia de células mucilaginosas en la vena media distingue entre algunas especies. Estas células son diagnósticas a nivel de especie en numerosas familias y su función se atribuye al almacenamiento de carbohidratos, agua, reducción de la transpiración y protección contra la radiación solar (Gregorya y Baas, 1988) por lo que de acuerdo a Clifford *et al.* (200), podrían ayudar a las plantas que las presentan a tolerar mejor la sequía. La abundancia y posición de drusas en diferentes zonas de la vena media aportan información para distinguir entre grupos de especies; su posición, tomada como carácter taxonómico se registra por primera vez aquí. Aguilar-Rodríguez *et al.* (2012) describen drusas en el colénquima adaxial de la vena media de *C. aequipetala*, mientras que para *C. carthagenensis* no se especifica en qué parte de la vena se distribuyen (Garibotti y Bona, 2011). Keating (1984) menciona que las drusas son comunes en *Cuphea* y su distribución abarca además la lámina foliar. Esto también se observa en las especies estudiadas; sin embargo, su presencia en esa zona no ofrece diferencias. Cristales prismáticos no han sido reportados para *Cuphea*, pero sí para otros géneros de Lythraceae como *Punica* (Keating, 1984); en este caso solo se observan en *C. melvilla*, de distribución centroamericana, por lo que se considera un carácter distintivo para esta especie dentro del grupo de Cupheas estudiado.

La existencia de células de esclerénquima en algunas especies de *Cuphea* es poco conocida a nivel de familia y de orden, solo se han registrado en *C. aequipetala* (Aguilar-Rodríguez *et al.*, 2012). Su presencia puede ser una respuesta a las necesidades mecánicas de las plantas, estar asociada a la madurez, o al ambiente donde se desarrollan los individuos. En este trabajo las células de esclerénquima solo se presentaron en tres secciones, *Melvilla* (siete especies), *Diploptichya* (dos especies) y *Euandra* (dos especies), variando en cantidad y posición dentro de la vena media, con lo cual se puede definir a algunos taxa, ejemplo de ello son las especies *C. flavovirens* y *C. watsoniana*. En el primer caso las células se encuentran en ambos lados del cordón vascular y con mayor concentración en la parte abaxial, en cambio en *C. watsoniana* solo se presentan en la parte abaxial del cordón y son escasas. Con respecto al tejido vascular, solo se presenta un cordón de tipo anficribal en todas las especies, en el cual el xilema siempre rodeaba al floema, a diferencia de lo reportado en Metcalfe y Chalk (1850) quienes lo describen como biclateral en la mayoría de los Myrtales, incluyendo a la familia Lythraceae. De las tres variantes que se reconocen con respecto a la forma del cordón vascular, la forma de “herradura” define a *C. megalophylla* (secc. *Leptocalix*), mientras que las otras dos formas (“media luna” y “elíptico”) se encuentran generalizadas entre las especies de diferentes secciones. Con respecto a la forma (contorno) de la vena media, se reporta que suele ser muy variable en Lythraceae, pero se puede mostrar prominente, con tendencia a ser circular (Keating, 1984). En este trabajo las diferencias son mayores en la superficie adaxial, encontrándose tres tipos, forma cóncava, convexa y recta, que sirven para distinguir entre especies. Estas formas han sido características útiles para diferenciar entre géneros o especies de Myrtales (Gomes *et al.*, 2009). Sin embargo, contrastes semejantes son apreciados a nivel intra-específico en *C. aequipetala* (Aguilar-Rodríguez *et al.*, 2012). En la superficie abaxial todas mostraron un contorno redondeado.

Arquitectura foliar

Existen pocos estudios sobre la arquitectura de las especies del género *Cuphea* (Aguilar-Rodríguez *et al.*, 2012); sin embargo, otros estudios en *Rotala* y *Lafoensia* reportan hojas simétricas, simples de formas oblongas, lanceoladas ovadas o elípticas. De manera general se reconoce que las hojas de Myrtales son comúnmente simples y enteras, con una venación broquidódroma y eucamptódroma (Dahlgren y Thorne, 1984). La importancia de la arquitectura foliar para diferenciar familias y géneros ha sido reconocida dentro de este orden, algunos caracteres como el margen de las hojas expresan relaciones entre Onagraceae y Lythraceae, o entre géneros del mismo orden (Conti *et al.*, 1997). Los dientes marginales reportados en otros géneros de Lythraceae (Dahlgren y Thorne, 1984) no se encontraron en ninguna de las especies estudiadas. En cambio, en los márgenes se presentan tricomas del tipo glandular, como lo reportado para *C. aequipetala* (Aguilar-Rodríguez *et al.*, 2012). La venación pinnada camptódroma eucamptódroma es común en la mayoría de sus especies, sólo cinco se diferencian al presentar venación broquidódroma. Lo anterior contrasta con algunos estudios donde se menciona que la venación broquidódroma es común en Myrtales (Keating, 1984; González, 2011). La venación superior, 4° y 5° grado, generalmente es al azar, aunque puede presentarse ortogonal y en la mayoría de las especies la venación última es cerrada; a diferencia de lo registrado en *C. aequipetala*, que se describe como incompleta (Aguilar-Rodríguez *et al.*, 2012). Tomando en cuenta que la mayoría de las familias y géneros poseen modelos de organización arquitectónica consistentes y reconocibles (Hickey, 1974), el género *Cuphea* muestra características comunes en todas las especies estudiadas al presentar márgenes enteros, venación pinnada y ángulo de divergencia de las venas secundarias moderado. Las diferencias están principalmente en la forma de las hojas, venación secundaria, el tipo de venación terciaria y la

venación última marginal, las cuales permiten diferenciar principalmente a nivel especie. La formación de grupos se da con base en conjunto de caracteres arquitectónicos junto con los anatómicos.

Análisis fenético

El análisis fenético permitió la formación de grupos basados en el conjunto de caracteres anatómicos y de arquitectura foliar. Todas las especies de *Cuphea* estudiadas quedan incluidas en un grupo apoyado anatómicamente por la presencia de drusas en su vena media y lámina foliar, por las células epidérmicas de forma tetragonal alargada, así como por el cordón vascular anficribal. La forma de la hoja suele ser elíptica con ápice agudo, venación pinnada camptódroma, con ángulo de divergencia de las venas secundarias moderado, de venas intersecundarias compuestas y venas de quinto orden al azar y venación última marginal cerrada.

El grupo A (21 especies) posee drusas escasas (<15). En el subgrupo AI todas las especies agrupadas presentan drusas distribuidas en la parte adaxial de la vena media y por un cordón vascular de forma elíptica. Dentro de este subgrupo *C. salicifolia*, *C. retroscabra* y *C. quaternata* muestran estomas diacíticos (*C. retroscabra* presenta además estomas anisocíticos), contorno de las células epidérmicas en S, células mucilaginosas en el colénquima de la vena media y forma de hoja elíptica angosta. *C. caesariata*, *C. calcarata*, *C. ferriciae*, *C. crassiflora* y *C. palustris* de este mismo grupo, son de hoja ovada lanceolada y el ángulo admedial de las venas terciarias recto-obtuso. *C. caesariata* se separa de las otras cuatro por la presencia exclusiva de estomas anomocíticos, las demás presentan una combinación de diacíticos y anisocíticos. *C. epibifolia* se ubica externa a este grupo debido a la presencia de células mucilaginosas abaxiales, base de la hoja decurrente y células epidérmicas tetragonales. El subgrupo AII se forma por un carácter

exclusivo, todas las especies poseen estomas anomocíticos. Dentro de éste un subconjunto formado por *C. gaumeri*, *C. glossostoma*, *C. lobophora*, *C. trochilus*, *C. baillonis* y *C. heterophylla* se agrupa por la presencia de una vena media de contorno adaxial cóncavo y ángulo de origen admedial de las venas terciarias de recto a agudo, algunas pueden o no presentar células mucilaginosas. Contrariamente, el otro subconjunto formado por *C. humifusa*, *C. painteri*, *C. koehneana*, *C. avigera*, *C. bustamanta* y *C. megalophylla* no presentan células mucilaginosas o de esclerénquima, el ángulo de origen exmedial de las venas terciarias es recto a agudo y poseen un patrón ortogonal. En este conjunto *C. avigera* suele diferenciarse de *C. humifusa*, *C. painteri* y *C. koehneana* por su hoja ovalada, mientras que las otras tres tiene formas elípticas.

En el Grupo B se incluyen 16 especies que comparten la presencia de drusas abundantes (≥ 15), así como venas medias de contorno adaxial convexo a recto y células de esclerénquima. En este conjunto *C. llavea* y *C. melvilla* muestran las mayores diferencias por presentar hojas con base obtusa, venas de cuarto orden ortogonales y contorno de las células epidérmicas recto. El resto del grupo (15 especies) se diferencia al presentar células epidérmicas de forma tetragonal, con curvatura en S; se divide en dos conjuntos. Uno de ellos está conformado por *C. flavovirens*, *C. spectabilis*, *C. ownbeyi*, *C. spermacoce* y *C. hyssopifolia* y presentan una venación broquidódroma; de éstas *C. flavovirens* y *C. spectabilis* con células esclerosas en ambos lados del cordón vascular, mientras que las otras tres las presentan sólo hacia la superficie abaxial. *C. hyssopifolia* se separa de *C. ownbeyi* y *C. spermacoce* por presentar una vena media cóncava y una curvatura en la epidermis recta. En el otro conjunto (nueve especies) se separan *C. rasilis* y *C. watsoniana* por presentar células mucilaginosas. *C. alaniana* es la única que posee una venación última marginal incompleta. El mesofilo equibilateral, la forma oblonga de la hoja y una venación terciaria de tipo reticulódroma, son caracteres que separan a *Lythrum linearifolium*

del género *Cuphea*, que presenta mesofilo bifacial, hojas elípticas y venación terciaria de tipo broquidódroma/eucamptódroma.

COMENTARIOS SOBRE LA SISTEMÁTICA DEL *CUPHEA*

Dentro de la familia Lythraceae se estima que el género *Cuphea* es un linaje de reciente diversificación, debido a que posee caracteres que son únicos dentro de la familia (Graham y Graham, 1971). A partir de un estudio filogenético basado en caracteres moleculares, se ha comprobado la monofilia de este género, lo cual también es apoyado por otros atributos, como son la presencia de flores interpeciolares, 11 estambres, el tipo de dispersión de la semilla y características del polen y aceites que separan a *Cuphea* de los demás géneros de la familia (Barber *et al.*, 2010).

La morfología floral ha sido ampliamente estudiada en *Cuphea*, a partir de la cual se han propuesto dos subgéneros y 13 secciones, cada una con varias subsecciones. Sin embargo, varias especies de secciones diferentes comparten alguno de esos caracteres (Duré y Molero, 2000), pues en la familia y el género los caracteres morfológicos son altamente homoplásicos.

En un esfuerzo por contribuir al conocimiento del género, en este trabajo se observa que los caracteres anatómicos y de arquitectura foliar que agrupan a las especies de *Cuphea*, muestran un bajo nivel de similitud entre las especies, con valores por debajo de 0.38, lo que nos lleva a sugerir que combinaciones únicas de caracteres las definen. Sólo se obtuvo el nivel más alto de similitud, 0.82, en la dupla *C. dibrachiata* y *C. subuligera*. Ambas especies pertenecen a las secc. *Leptocalix* y *Melvilla* respectivamente, apoyando la aseveración de Graham (1989), al mencionar

que miembros de *Leptocalix* suelen traslaparse frecuentemente con otras secciones debido a que no se cuenta con caracteres que soporten su separación de otros grupos.

Con base en este estudio se observa que, cuando se toman en cuenta caracteres anatómicos y de arquitectura foliar, las especies de las secciones no siguen la clasificación basada en caracteres de la flor *sensu* Graham (1988, 1989, 1990, 1998) y tienden a intercalarse entre ellas. En algunos casos, especies de las secciones *Heterodon* y *Melvilla* forman grupos parciales. Por ejemplo, la mayoría de especies de *Melvilla* presentar células de esclerénquima y mucilaginosas, a diferencia de las otras seis secciones, en donde solo *C. ownbeyi*, *C. spectabilis* (Secc. *Diploptichya*), *C. hyssoipifolia* y *C. spermacoce* (Secc. *Euandra*) mostraron tales caracteres.

Barber *et al.* (2010) separan geográficamente a las especies de *Cuphea*, dividiendo aquellas del norte de las del centro-sur de América. Hecho que es apoyado filogenéticamente tomando en cuenta marcadores moleculares. Esos resultados exponen que las especies endémicas del norte (usualmente de las sierras madres, Eje Neovolcánico y sierra del Sur de México) se agrupan en un solo clado, mientras que las del sur y Caribe se localizan en los clados restantes. A pesar de ello, los autores comentan que las relaciones interespecíficas de ambas distribuciones, así como los caracteres que las soporten aún permanecen sin esclarecerse. Los caracteres tomados en cuenta en este estudio para el análisis de similitud, no separan a los grupos en función de su distribución, o a las endémicas de las que no lo son. Sin embargo, posiblemente los tricomas biarmados y paredes epidérmicas rectas pueden contribuir a diferenciar a algunas especies sureñas de las que no lo son. Un muestreo más amplio de las especies del sur posiblemente contribuya a esclarecer dicha propuesta.

Un aspecto que llama la atención es la posible relación que existe con el trinomio suelo, hábito de crecimiento y ambiente. El grupo A está formado por especies que suelen distribuirse en suelos calizos de color rojo, en comunidades de pino-encino y sus representantes tienden a ser hierbas o trepadoras que se encuentran entre rocas. Por su parte, las especies del grupo B tienden a crecer en suelos amarillos y arcillosos, en ambientes más diversos (en selvas bajas, matorrales xerófilos y bosques mesófilos de montaña); además son arbustos de más o menos un metro de alto. En este grupo B es frecuente encontrar especies con células de esclerénquima en la vena media y células mucilaginosas en toda la lámina foliar. Estos caracteres probablemente contribuyen a soportar la aridez del ambiente en el que se encuentren (Gregorya y Baas, 1988; Clifford *et al.*, 2001), así como formas de vida perennes. Lo anterior sugiere continuar analizando los caracteres anatómicos, bajo un contexto de variación inter e intraspecifica, que apoyen a esclarecer esta aproximación. Variación anatómica relacionada con el ambiente se ha estudiado en varios grupos de plantas (Aguilar-Rodríguez *et al.*, 2006) y su análisis es necesario para reconocer límites sobre la plasticidad anatómica de grupos relacionados y de sus taxa.

CONCLUSIONES

A pesar de la heterogeneidad de los caracteres anatómicos y de arquitectura foliar en *Cuphea*, se obtuvo la formación de un solo grupo mediante similitud, soportando el estatus de género, sin que dentro de éste se recuperaran las secciones propuestas por Graham. Estos resultados pueden explicarse a través de paralelismos y reversiones que han influido en la evolución de los caracteres de las distintas especies, como se muestra en otros estudios en los que se han analizado exclusivamente caracteres estructurales bajo un contexto filogenético (Graham *et al.*, 2006).

Los caracteres anatómicos y de arquitectura foliar que forman grupos de especies basados en similitud se basan principalmente en el tipo de estomas, la presencia, abundancia y/o posición del esclerénquima y drusas en la vena media, ángulo de origen de las venas terciarias y células mucilaginosas. Dichos caracteres se pueden tomar en cuenta para una futura reestructuración del género.

Caracteres como paredes anticlinales rectas, cristales prismáticos y estomas diacíticos se registran por primera vez para el género.

Los dos grupos formados dentro de *Cuphea* muestran una relación con aspectos generales del ambiente donde crecen y de su forma de vida. La presencia de esclerénquima y células mucilaginosas en la vena media, parecen ser indicadores de dicha correspondencia.

Las relaciones y límites taxonómicos del género *Cuphea* han sido explorados ampliamente y es conocido que la clasificación infragenérica basada en caracteres florales no está soportada filogenéticamente, por tal motivo se requiere información que abarque mayor número de especies mexicanas, no solo con la finalidad de establecer relaciones de similitud Anatómica, sino también filogenéticas, para contrastar los resultados obtenidos.

LITERATURA CITADA

- Aguilar-Rodríguez S. 1998. Técnicas de laboratorio para el estudio de las embriofitas. En: Tejero-Díez J.D. y Granillo-Velázquez M. P. Eds. *Plantae. Introducción al estudio de las plantas con embrión*, pp. 247-272, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Aguilar-Rodríguez, S., T. Terrazas y L. López-Mata. 2006. Anatomical wood variation of *Buddleja cordata* (Buddlejaceae) along natural range in Mexico. *Trees* 20: 253-26
- Aguilar-Rodríguez S, Echeveste-Ramírez NL., López-Villafranco M.E., Aguilar-Contreras A., Vega-Ávila E. y Reyes-Chilpa R. 2012. Etnobotánica, micrografía analítica de hojas y tallos y fitoquímica de *Cuphea aequipetala* Cav. (Lythraceae): una contribución a la Farmacopea Herbolaria de los Estados Unidos Mexicanos (FHEUM). *Boletín Latinoamericano y del Caribe de Plantas Medicinales y Aromáticas* 1: 316-330.
- Amarasinghe V., Ghaham SA y Graham A. 2011. Trichome morphology in the genus *Cuphea* (Lythraceae). *Chicago Journal* 152: 77-90.
- Barber JC., Ghebretinsae A. y Graham SA. 2010. An expanded phylogeny of *Cuphea* (Lythraceae) and a North American monophyly. *Plant Systematic and Evolution* 31: 764-778.
- Bass P. 1986. Wood Anatomy of Lythraceae-Additional Genera (*Capuronia*, *Galpinia*, *Haitia*, *Orias*, and *Pleurophora*). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 73: 810-819.
- Cárdenas-Sandoval BA., López-Laredo AR., Martínez-Bonfil BP., Bermúdez-Torres K. y Trejo-Tapia G. 2012. Advances in the phytochemistry of *Cuphea aequipetala*, *C. aequipetala*

var. hispida and *C. lanceolata*: Extraction and quantification of phenolic compounds and antioxidant activity. *Rev. Mex. Ing. Quím* **11**: 401-413.

Cardinalii FJ., Thevenon MA. y Arias ME. Estudio morfoanatómico de la semilla y de las reservas proteicas y lipídicas en tejidos cotiledonales de *Cuphea glutinosa* (Lythraceae). *Bol. Soc. Argent. Bot.* **45**: 47-55.

Clifford SC., Arndt SK. Popp M. y Jones HG. 2002. Mucilages and polysaccharides in *Ziziphus* species (Rhamnaceae): localization, composition and physiological roles during drought-stress. *J. Exp. Bot.* **53**: 131-138.

Conti E., Litt A., Wilson PG., Graham SA., Briggs BG., Johnson LAS y Sytsma KJ. 1997: Interfamilial relationships in Myrtales: molecular phylogeny and patterns of morphological evolution. *Syst. Bot.* **22**: 629-647.

Cutler FD., Botha T. y Stevenson WD. 2007. Blackwell Publishing. Oxford, UK. 154-157 pp.

Dahlgren R y Robert F. 1984. The order Myrtales; circumscription, variation and relationships. *Annals of the Missouri Botanical Garden.* **71**: 633-699.

Duré R y Molero J. 2000. Notas nomenclaturales, taxonómicas y cronológicas sobre el género *Cuphea* (Lythraceae) en el Paraguay. *Collect. Bot. (Barcelona).* **25**:225-243.

Hickey LJ. 1973. Classification of the Architecture of Dicotyledonous Leaves. *American Journal of Botany.* **60**: 17-33.

Garibotti LM y Bona C. 2011. Caracterização morfoanatômica e histoquímica de *Cuphea carthagenensis* (Jacq.) J.f. Macbr. (Lythraceae). *Acta Botanica Brasilica.* **25**: 517-527.

- Gomes SM., Nora SNSD., Gomes-Bezerra KM., Couto de Miranda S., Simão De-Carvalho P; Graciano-Ribeiro D. 2009. Anatomia foliar de espécies de Myrtaceae: contribuições à taxonomia e filogenia. *Acta Bot. Bras.* **23**: 223-238.
- González CC. Arquitectura foliar de las especies de Myrtaceae nativas de la flora argentina II: Grupo "Eugenia". *Bol. Soc. Argent. Bot.* **46**: 85-104.
- Graham A. and Graham SA. 1971. The geologic history of Lythraceae. *The New York Botanical Garden.* **23**: 335-346.
- Graham SA. 1988. Revision of *Cuphea*, section *Heterodon* (Lythraceae). *Syst. Bot. Monogr.* **21**-168.
- Graham SA. 1989. Revision of *Cuphea*, section *Leptocalyx* (Lythraceae). *Syst. Bot.* **14**: 47-76.
- Graham SA. 1990. New species of *Cuphea* section *Melvilla* (Lythraceae) and annotated key to the section. *Brittonia.* **42**: 12-33.
- Graham SA. 1998. Revision of *Cuphea*, section *Dyploptichia* (Lythraceae). *Syst. Bot. Monogr.* **53**: 1-95.
- Graham SA, Freudenstein J. y Luker M. 2006. A phylogenetic study of *Cuphea* (Lythraceae) based on morphology and nuclear r DNA ITS sequences. *Systematic botany.* **31**: 764-778.
- Graham SA., Hirsinger F. y Röbbelen G. 2011. Fatty acids of *Cuphea* (Lythraceae) seed lipids and their systematic significance. *American Journal of Botany.* **68**: 908-917.
- Gregorya M y Baas P. 1988. A survey of mucilage cells in vegetative organs of the dicotyledons. *Israel Journal of Botany.* **38**: 125-174.

- Elgindi M., Ayoub N., Milad R. y Hassan R. 2011. A comprehensive review of *Cuphea* (Lythraceae). *Research Journal of Pharmaceutical, Biological and Chemical Sciences*. **2**: 847-855.
- Keating RC., 1984. Leaf histology and its contribution to relationships in the Myrtales. *Annals Missouri Botanical Garden* **71**:801-823.
- Koch K., Bhushan B y Barthlott W. 2009. Multifunctional surface structures of plants: An inspiration for biomimetics. *Progress in Material Science*. **54**:137-178.
- Koehne E. 1903. Lythraceae. IV. 216. In a. Engler das pflanzenreich vegetabilis conspectus. Heft 17.
- Kshirsagar AA. y Vaikos NP. 2013 Foliar epidermal features and their taxonomic significance in *Rotala L.* (Lythraceae). *Asian Journal of Plant Science and Research*. **3**: 117-120.
- Martínez TA., Yagueddú C. y Arriaga MO. 2009. Identificación y sitios de acumulación de sustancias ergásticas en tallos de *cuphea glutinosa* (Lythraceae). Variaciones debidas a la madurez y al ambiente. *Bol. Soc. Argent. Bot.* **44**: 343-349.
- Metcalfé CR. y Chalk L. 1950. Anatomy of the Dicotyledons. 1a ed., Clarendon Press, Oxford.
- Miller RW., Earle FR. Wolff IA y Jones Q. 1964. Search for a new industrial oils. IX. *Cuphea*, a versalite source of fatty acids. *Jour. Amer. Oil. Chem. Soc.* **41**: 279- 280.
- Mundo SR y Duarte MR. 2000. Morfoanatomia foliar e caulinar de dedaleiro: *Lafoensia pacari* A. St.-Hil. (Lythraceae). *Latin American Journal of Pharmacy*. **26**: 522-529.

- Rzedowski CG. 2001. Lythraceae. En: Rzedowski GC. de, y Rzedowski J. Eds. *Flora fanerogámica del Valle de México*, Instituto de Ecología y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Pátzcuaro, Michoacán.
- Ruzin S. 1999. Plant microscopy and microtechnique. Oxford University Press. New York.
- Sandoval ZE. 2005. Técnicas Aplicadas Al Estudio de la Anatomía Vegetal. UNAM. 278 pp.
- Santos DYAC., Salatnot MLF y Salatnot A. 1995. Flavonoids of species of *Cuphea* (Lythraceae) from Brazil. *Biochemical Systematics and Ecology*. **23**: 99-103
- Thanki Y., Ketaki JS y Garasia KK. Stomatal ontogeny in some Lythraceae. *Journal of Phytological Research*.**13**:187-189.
- Waizel-Bucay J. Martínez-Porcayo G. Villarreal-Ortega ML. Alonso-Cortés D. y Pliego-Castañeda A. 2003. Estudio preliminar etnobotánico, fitoquímico, de la actividad citotóxica y antimicrobiana de *Cuphea aequipetala* cav. (Lythraceae). *Polibotanica*. **15**: 99-108.
- Wilkinson P. 1988a. Stomata. En: Metcalfe y Chalk (Eds.) *Anatomy of the dicotyledons*. Vol. I. Segunda edición. Clarendon Press-Oxford. Inglaterra. 140-156.
- Wilson L. Miwa TK y Smith CR. 1960. *Cuphea llavea* seed oil, a good source of capric acid. *Jour. Amer. Oil. chem.* **37**: 675- 676.
- Zago MA., Palermo MM., Farias Morel A. y Dolejal Zanetti G. 2008. Morfonatomia do caule de *Cuphea glutinosa* Cham. & Schltld. (Lythraceae). *Brazilian Journal of Pharmacognosy*. **19**: 720-726.

APÉNDICE 1. CARACTERES USADOS EN EL ANÁLISIS FENÉTICO

Carácter	Ausente	Presente
Drusas	0	1
Drusas Escasas	0	1
Drusas abundantes	0	1
Drusas dispersas	0	1
Drusas adaxiales	0	1
Drusas Abaxiales	0	1
Drusas rodeando cordón	0	1
Células mucilaginosas (Cm)	0	1
Cm. Abaxiales	0	1
Cm. Adaxiales	0	1
Cm. Ambos lados	0	1
Cm. Rodeando cordón	0	1
Cm. Colénquima	0	1
Cm. Parénquima	0	1
Células de esclerénquima (Ce)	0	1
Ce. Abaxiales	0	1
Ce. Ambos lados	0	1
contenidos esféricos (Ce)	0	1
Ce. Dispersos	0	1
Ce. En colénquima	0	1
Ce. En parénquima	0	1
Ce. Rodeando cordón	0	1
Vena media cóncava	0	1

Vena media convexa	0	1
Vena media recta	0	1
Cordón vascular herradura	0	1
Cordón vascular media luna	0	1
Cordón vascular elíptico	0	1
cristales prismáticos	0	1
Mesofilo equibilateral	0	1
Lámina asimétrica	0	1
Lámina simétrica	0	1
Forma elíptica	0	1
F. elíptica angosta	0	1
F. elíptica amplia	0	1
F. ovada	0	1
F. ovada lanceolada	0	1
F. ovada angosta	0	1
F. ovada amplia	0	1
F. oblonga linear	0	1
Base decurrente	0	1
Base obtusa	0	1
Base aguda	0	1
Base cordada	0	1
Ápice agudo	0	1
Ápice obtuso	0	1
Peciolo	0	1
Pinnada camptódroma eucamptódroma	0	1

Pinnada camptódroma broquidódroma	0	1
Pinnada camptódroma reticulodroma	0	1
Ángulo de venación secc. Moderado	0	1
Ángulo de venación secc. Angosto	0	1
Ángulo de venación secc. Amplio	0	1
Curso de venación secc. Curvado	0	1
Curso de venación secc. Recto	0	1
Ángulo de la venación última águdo	0	1
Ángulo de la venación última recto	0	1
Ángulo de la venación última obtuso	0	1
Venas intersecundarias simples	0	1
Venas intersecundarias compuestas	0	1
Parte admedial RO	0	1
Parte admedial R	0	1
Parte admedial RA	0	1
Parte exmedial RO	0	1
Parte exmedial RA	0	1
Parte exmedial R	0	1
Parte exmedial AO	0	1

Parte exmedial ROA	0	1
Venas terciarias al azar	0	1
Venas terciarias ortogonales	0	1
Venas terciarias reticuladas	0	1
Venas cuaternarias azar	0	1
Venas cuaternarias ortogonales	0	1
Venas cuaternarias azar	0	1
Venación última cerrada	0	1
Venación última incompleta	0	1
Venación última en arcos	0	1
Estomas diacíticos	0	1
Estomas anisocíticos	0	1
Estomas anomocíticos	0	1
Epidermis tetragonal	0	1
Epidermis tetragonal alargada	0	1
Curvatura en U	0	1
Curvatura en S	0	1
Curvatura Recta	0	1