



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO  
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**INSTITUTO DE BIOLOGÍA  
Sistemática**

**DIVERSIDAD DE LA ANATOMÍA FOLIAR EN LINAJES DE PLANTAS GIPSÓFILAS**

# **TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**Manuel Alberto Ayala Ramos**

**TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: Dra. María Hilda Flores Olvera.  
Instituto de Biología. UNAM**

**COMITÉ TUTOR: Dra. Rosaura Grether González.  
División de Ciencias Biológicas y de la Salud. UAM-Iztapalapa.  
Dra. Teresa Margarita Terrazas Salgado.  
Instituto de Biología. UNAM.**

**MÉXICO, CD. MX.**

**MAYO, 2018.**



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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



OFICIO CPCB/396/2018

Asunto: Oficio de Jurado para Examen de Grado.

Lic. Ivonne Ramírez Wence  
Directora General de Administración Escolar, UNAM  
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión del Subcomité por Campo de Conocimiento de Biología Evolutiva y Sistemática del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 5 de marzo de 2018, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** del alumno **AYALA RAMOS MANUEL ALBERTO** con número de cuenta **516021247** con la tesis titulada **"DIVERSIDAD DE LA ANATOMÍA FOLIAR EN LINAJES DE PLANTAS GIPSÓFILAS"**, realizada bajo la dirección de la **DRA. MARÍA HILDA FLORES OLVERA**:

Presidente: DRA. HELGA OCHOTERENA BOOTH  
Vocal: DRA. SILVIA AGUILAR RODRÍGUEZ  
Secretario: DRA. ROSAURA GREYHER GONZÁLEZ  
Suplente: DRA. SUSANA ADRIANA MONTAÑO ARIAS  
Suplente: DRA. TERESA MARGARITA TERRAZAS SALGADO

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

**ATENTAMENTE**  
**"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"**  
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 4 de mayo de 2018.

  
**DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA**  
**COORDINADOR DEL PROGRAMA**



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

## **AGRADECIMIENTOS**

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México, por la oportunidad de seguir desarrollando mis capacidades.

Al CONACYT por otorgar la beca para la realización de estudios de posgrado (No. de becario: 597127).

Agradezco a mi tutora Dra. María Hilda Flores Olvera y a mi comité tutorial, Dra. Rosaura Grether González y Dra. Teresa Margarita Terrazas Salgado, por todo el apoyo brindado para llevar a cabo este proyecto.

## **AGRADECIMIENTOS A TITULO PERSONAL**

A la Universidad Nacional Autónoma de México, por haberme dado la oportunidad de probar mis capacidades y llevar ahora su nombre en cada una de mis acciones.

Al Instituto de Biología de la UNAM, donde pasé tantos momentos agradables, conociendo nuevas personas y nuevos amigos.

A mi tutora y guía durante todo este tiempo, la Dra. Hilda Flores, quien siempre ha mostrado un profundo entusiasmo a mi trabajo y me ha impulsado para esforzarme hasta lograr mis metas.

A la Dra. Rosaura Grether le agradezco su incondicional apoyo y total comprensión, sin su ayuda no estaría en este momento escribiendo estas palabras.

A la Dra. Tere Terrazas, quien siempre estuvo disponible para apoyarme en todas mis dudas y con sus palabras me alentaba a continuar este proyecto.

A mi jurado, Dra. Silvia Aguilar Rodríguez, Dra. Rosaura Grether González, Dra. Susana Adriana Montaña Arias, Dra. Helga Ochoterena Booth y Dra. Teresa Margarita Terrazas Salgado, por sus amables contribuciones durante la revisión de la tesis, todos y cada uno de sus acertados comentarios fueron parte de esta obra, sin su ayuda durante esta última etapa, no se hubiera obtenido el mismo resultado que aquí se presenta.

Agradezco a mi familia, mis hermanas Auro, Ines y Tomy, sobrinos Ariel, Isabel, Ivan, Monse y Pao, y a mis cuñados, Mario, Pablo y Raul, por siempre apoyar mi camino y alegrar mis días con sus palabras y su simple presencia.

Agradezco a mis compañeros y amigos en el cubículo, Alejandro, Angie, Bianni, Ceci, Darinka, Nidia, Melissa y Maria, por esas tardes de café y aquellas sesiones de Radio Roja que alegraron esta parte de mi vida.

Agradezco a todos aquellos amigos que estuvieron junto a mí en esta etapa, especialmente a aquellos con los que formé un lazo familiar, mis amigas Adri, Chanty y Pawis y a mis hermanos el Raro, alias Armando, Juan Carlos y Manolo, también a Quique, gracias por siempre tener una sonrisa y una palabra para mí, mención especial también para Abi, de quien aprendí tanto.

Al personal del Instituto de Biología de la UNAM, a las siempre amables personas de la Biblioteca del Instituto, a Rocío Gonzales Acosta de Posgrado por su amable disposición a ayudar, a la Dra. Alicia Rojas Leal por todo su apoyo en el trabajo de laboratorio.

En fin, agradezco a todas las personas que conocí y que directa o indirectamente me apoyaron en este periodo tan fascinante.

Dedico este trabajo a la memoria de mis padres, Juan Ayala Casas e Isabel Ramos Rios, quienes, con su recuerdo, siempre me brindaron un apoyo y las palabras oportunas para cada situación. Los amo y no hay día en que no tenga algo que agradecerles.

## ÍNDICE

<b>RESUMEN</b> .....	1
<b>ABSTRACT</b> .....	2
<b>1. INTRODUCCIÓN</b> .....	3
1.1 Gipsofilia y clasificación de las especies.....	3
1.2 Endemismo y diversidad de la flora gipsófila.....	4
1.3 Gipsisoles o suelos yesíferos. ....	6
1.4 Ubicación de los gipsisoles en el mundo.....	7
1.5 Anatomía de las hojas de gipsófilas. ....	7
1.6 Adaptaciones de las plantas en ambientes áridos .....	9
<b>2. OBJETIVO</b> .....	11
<b>3. MATERIALES Y MÉTODOS</b> .....	12
3.1 Selección de especies y clasificación de la afinidad a los suelos yesosos. ....	12
3.2 Colecta del material botánico. ....	13
3.3 Identificación de las especies estudiadas.....	14
3.4 Trabajo de laboratorio. ....	18
3.5 Estudio de la anatomía foliar. ....	19
3.6 Definición de caracteres morfológicos y anatómicos y elaboración de descripciones.....	20
3.7 Elaboración de cuadros comparativos con los caracteres de la morfología y la anatomía foliar de las especies estudiadas, de acuerdo con su afinidad a suelos yesosos, ordenadas de acuerdo con la clasificación filogenética de APG. ....	20

3.8 Obtención de los porcentajes de cada caracter y elaboración de gráficas de las características anatómicas de las especies estudiadas.....	21
<b>4. RESULTADOS</b> .....	<b>22</b>
4.1 Descripciones de la anatomía foliar.....	22
4.2 Porcentaje de las características morfológicas y anatómicas de las hojas, en los tres grupos de acuerdo con su afinidad a suelos yesosos.....	61
4.3 Análisis de las características morfológicas y anatómicas de las hojas, en los tres grupos de acuerdo con su afinidad a suelos yesosos.....	65
4.3.1 Morfología de la hoja (Gráfico 1).....	65
4.3.2 Epidermis en vista superficial (Gráfico 2).....	68
4.3.3 Epidermis en corte transversal (Gráfico 3).....	69
4.3.4 Mesófilo (Gráfico 4).....	71
4.3.5 Vena principal (Gráfico 5).....	74
<b>5. DISCUSIÓN</b> .....	<b>78</b>
5.1 Morfología foliar de las especies estudiadas, en los tres grupos definidos de acuerdo con su afinidad a suelos yesosos.....	78
5.2 Anatomía foliar de las especies estudiadas en los tres grupos definidos de acuerdo con su afinidad a suelos yesosos.....	79
5.2.1. Epidermis en vista superficial.....	79
5.2.2. Epidermis en corte transversal.....	82
5.2.3 Mesófilo.....	85
5.2.4. Vena principal.....	90
<b>6. CONCLUSIONES</b> .....	<b>94</b>
<b>7. LITERATURA CITADA</b> .....	<b>96</b>

## ÍNDICE DE CUADROS

<b>Cuadro 1.</b> -Especies estudiadas, ordenadas de acuerdo con la clasificación filogenética de APG y por categoría conforme a su afinidad a suelos yesosos.....	15
<b>Cuadro 2.</b> Porcentaje de las especies con cada una de las características morfológicas y anatómicas en cada grupo de estudio definido por su afinidad a suelos yesosos.....	62

## ÍNDICE DE GRÁFICAS

<b>Gráfico 1.</b> Características morfológicas de la hoja y porcentaje de especies que las presentan.. ...	67
<b>Gráfico 2.</b> Características anatómicas de la epidermis en vista superficial y porcentaje de especies que las presentan.....	70
<b>Gráfico 3.</b> Características anatómicas de la epidermis en corte transversal y porcentaje de especies que las presentan.....	71
<b>Gráfico 4.</b> Características anatómicas del mesófilo y porcentaje de especies que las presentan.. .	73

## INDICE DE APÉNDICES (En formato digital)

<b>Apéndice 1.</b> Caracteres y estados de carácter de la anatomía foliar de las especies estudiadas, ordenadas de acuerdo al grupo taxonómico al que pertenecen según APG IV.	
--	--

**Apéndice 2.** Caracteres y estados de carácter de la anatomía foliar de las especies estudiadas, ordenadas de acuerdo a su afinidad a suelos yesosos, independientemente del grupo taxonómico al que pertenecen.

<b>ANEXO I. LÁMINAS</b> .....	106
Lámina 1. Características anatómicas de la hoja de <i>Sporobolus nealleyi</i> . .....	106
Lámina 2. Características anatómicas de la hoja de <i>Hunnemannia fumariifolia</i> . .....	106
Lámina 3. Características anatómicas de la hoja de <i>Sedum wrightii</i> . .....	107
Lámina 4. Características anatómicas de la hoja de <i>Linum modestum</i> .....	107
Lámina 5. Características anatómicas de la hoja de <i>Linum flagellare</i> .....	108
Lámina 6. Características anatómicas del foliolo de <i>Dalea filiciformis</i> . .....	108
Lámina 7. Características anatómicas de la hoja de <i>Polygala oedophylla</i> . .....	109
Lámina 8. Características anatómicas de la hoja de <i>Polygala lindheimeri</i> .....	109
Lámina 9. Características anatómicas de la hoja de <i>Polygala dolichocarpa</i> . .....	110
Lámina 10. Características anatómicas de la hoja de <i>Oenothera suffrutescens</i> .....	110
Lámina 11. Características anatómicas de la hoja de <i>Oenothera serrulata</i> .....	111
Lámina 12. Características anatómicas de la hoja de <i>Nerisyrenia incana</i> . .....	111
Lámina 13. Características anatómicas de la hoja de <i>Nerisyrenia linearifolia</i> . .....	112
Lámina 14. Características anatómicas de la hoja de <i>Nerisyrenia camporum</i> .....	112
Lámina 15. Características anatómicas de la hoja de <i>Suaeda mexicana</i> .. .....	113
Lámina 16. Características anatómicas de la hoja de <i>Suaeda jacoensis</i> . .....	113

Lámina 17. Características anatómicas de la hoja de <i>Tidestromia rhizomatosa</i> . .....	114
Lámina 18. Características anatómicas de la hoja de <i>Tidestromia sufruticosa</i> .....	114
Lámina 19. Características anatómicas de la hoja de <i>Drymaria lyropetala</i> . .....	115
Lámina 20. Características anatómicas de la hoja de <i>Drymaria anomala</i> . .....	115
Lámina 21. Características anatómicas de la hoja de <i>Anulocaulis leiosolenus</i> . .....	116
Lámina 22. Características anatómicas de la hoja de <i>Acleisanthes undulata</i> . .....	116
Lámina. 23. Características anatómicas de la hoja de <i>Acleisanthes lanceolata</i> . .....	117
Lámina 24. Características anatómicas de la hoja de <i>Acleisanthes angustifolia</i> . .....	117
Lámina 25. Características anatómicas de la hoja de <i>Mentzelia humilis</i> . .....	118
Lámina 26. Características anatómicas de la hoja de <i>Eucnide lobata</i> , colectada en suelos yesosos. .....	118
Lámina 27. Características anatómicas de la hoja de <i>Eucnide lobata</i> , colectada en calizas.....	119
Lámina 28. Características anatómicas de la hoja de <i>Fouquieria shrevei</i> . .....	119
Lámina 29. Características anatómicas de la hoja de <i>Fouquieria splendens</i> . .....	120
Lámina 30. Características anatómicas de la hoja de <i>Geniostemon gypsophilum</i> .....	120
Lámina 31. Características anatómicas de la hoja de <i>Hedyotis teretifolia</i> .....	121
Lámina 32. Características anatómicas de la hoja de <i>Hedyotis acerosa</i> . .....	121
Lámina 33. Características anatómicas de la hoja de <i>Scutellaria potosina</i> .....	122
Lámina 34. Características anatómicas de la hoja de <i>Castilleja integra</i> . .....	122
Lámina 35. Características anatómicas de la hoja de <i>Castilleja tenuiflora</i> . .....	123
Lámina 36. Características anatómicas de la hoja de <i>Leucophyllum hintoniorum</i> . .....	123

Lámina 37. Características anatómicas de la hoja de <i>Leucophyllum frutescens</i> .....	124
Lámina 38. Características anatómicas de la hoja de <i>Nama canescens</i> . ....	124
Lámina 39. Características anatómicas de la hoja de <i>Nama stevensii</i> .....	125
Lámina 40. Características anatómicas de la hoja de <i>Tiquilia hispidissima</i> . ....	125
Lámina 41. Características anatómicas de la hoja de <i>Tiquilia gregii</i> .....	126
Lámina 42. Características anatómicas de la hoja de <i>Phacelia sivinskii</i> .....	126
Lámina 43. Características anatómicas de la hoja de <i>Antiphytum hintoniorum</i> .....	127
Lámina 44. Características anatómicas de la hoja de <i>Antiphytum heliotropioides</i> .....	127
Lámina 45. Características anatómicas de la hoja de <i>Gaillardia gypsophilla</i> .. ....	128
Lámina 46. Características anatómicas de la hoja de <i>Gaillardia multiceps</i> . ....	128
Lámina 47. Características anatómicas de la hoja de <i>Gaillardia pinnatifida</i> . ....	129
Lámina 48. Características anatómicas de la hoja de <i>Haploesthes gregii</i> .....	129
Lámina 49. Características anatómicas de la hoja de <i>Sartwellia flaveriae</i> . ....	130

## RESUMEN

Entre las plantas xerófilas del Desierto Chihuahuense, destacan las gipsófilas que se encuentran en condiciones edáficas extremas creciendo en gipsisoles que son suelos minerales con 5% o más de yeso. Estos suelos influyen en la disponibilidad de agua para las plantas y con cantidades altas de yeso, limitan la disponibilidad de elementos químicos del suelo y disminuyen el intercambio catiónico. Las gipsófilas crecen exclusivamente en gipsisoles, mientras que las llamadas gipsovagas también crecen fuera de ellos. Debido al escaso conocimiento de la anatomía de las especies que crecen en suelos yesosos, en este estudio se buscaron atributos de la anatomía foliar de gipsófilas y gipsovagas de diversos linajes de angiospermas del Desierto Chihuahuense que podrían considerarse estrategias para vivir en condiciones de extrema aridez. Se fijaron en campo hojas de 48 especies de diversas localidades del Desierto Chihuahuense, buscando representar especies gipsófilas contra gipsovagas o glicofitas (plantas que no crecen en suelos con sales) de 25 géneros pertenecientes a 21 familias de angiospermas reflejando diversidad filogenética. Se hicieron preparaciones permanentes de cortes transversales y paradermales con las que se elaboraron descripciones de la anatomía foliar de cada especie. Se definieron 35 caracteres y 103 estados de carácter, incluyendo características morfológicas de la hoja y anatómicas de la epidermis, el mesófilo y de la venación, con los que se hicieron tablas comparativas entre los tres grupos definidos de acuerdo con su afinidad a suelos yesosos resaltando las similitudes y diferencias entre ellos. En las especies estudiadas se observó una gran variedad en el tamaño y forma de la hoja, así como de las características estructurales en los tejidos de protección, mesófilo y tejido de conducción, que han sido mencionadas en la literatura como estrategias para la adaptación a condiciones áridas. Las características xeromórficas de las gipsófilas y gipsovagas les permiten hacer frente a las condiciones

de escasa humedad, pérdida de agua, bajos niveles de nutrientes, intensa iluminación y sobrecalentamiento.

## **ABSTRACT**

Among the xerophilous plants of the Chihuahuan Desert, the gypsophiles grow in extreme edaphic conditions in mineral soils with 5% or more of gypsum. These soils influence the availability of water for plants, and with high amounts of gypsum, they limit the availability of chemical elements in the soil and decrease cation exchange. The gypsophiles grow exclusively in gypsisols, while the so-called gypsovags also grow out of them. Due to the limited knowledge of the anatomy of the species that grow in gypsum soils, this study search attributes of the leaf anatomy of gypsophiles and gipsovags of various lineages of angiosperms of the Chihuahuan Desert that could be considered strategies for living in conditions of extreme aridity. Leaves of 48 species of 25 genera belonging to 21 families of angiosperms, reflecting a phylogenetic diversity, from different locations in the Chihuahuan Desert were fixed in the field, including gypsophiles, gypsovags and glycopytes (plants growing in soils without salts). Permanent preparations of transversal and paradermal cuts were made to describe the leaf anatomy of each species. Thirty five characters and 103 states of character of leaf morphology and anatomy of epidermis, mesophyll and veins were defined. Comparative tables between the three groups defined according to their affinity to gypsum soils were made to find the similarities and differences among them. In the studied species a great variety in the size and shape of the leaf, as well as the structural characteristics in the protective tissues, mesophyll and the efficiency of the conducting tissue, was observed that have been mentioned in the literature as strategies of adaptation to arid conditions. The leaf xeromorphic characteristics of the gypsophiles and gipsovags allow them to cope with the conditions of low humidity, loss of water, low levels of nutrients, intense lighting and overheating.

## 1. INTRODUCCIÓN

### 1.1 Gipsofilia y clasificación de las especies.

Las plantas, a diferencia de los animales, necesitan un soporte físico para crecer y del cual nutrirse, por eso, se establece una relación entre las principales características de la vegetación y las del sustrato en el que se desarrollan; los suelos originados a partir de determinados tipos de rocas provocan síndromes adaptativos en las plantas que van ligados a ellos. Así, se puede distinguir entre vegetación climatófila y vegetación edafófila, condicionada fundamentalmente por el suelo y que repite patrones semejantes en climas muy diferentes (vegetación azonal) (González-Medrano, 2004; Mota *et al.*, 2011), fenómeno llamado edafismo (Merlo *et al.*, 1998), como es el caso de la vegetación gipsófila (González-Medrano, 2004). Las gipsófilas (o yipsófilas) son plantas que crecen exclusivamente sobre el yeso y la gipsofilia (o yipsofilia) es el fenómeno que justifica esta fidelidad (Merlo *et al.*, 2011). Se han propuesto hipótesis para explicar la gipsofilia sin resultados determinantes. Por ejemplo, Escudero (2009) menciona las hipótesis química y física; la primera menciona como causas, la escasez de macronutrientes (N, P y K) y el exceso de micronutrientes (S, Ca y Mg), aunado a los antagonismos iónicos y la toxicidad por micronutrientes. La hipótesis física dice que la presencia de una costra física o biológica de carácter superficial en los suelos yesosos, representa una barrera para la germinación y el desarrollo de la radícula en las plantas que intenten establecerse ahí, por lo tanto, las gipsófilas serían aquellas plantas capaces de atravesar esa costra durante su germinación. Por su parte Moore *et al.* (2014) también mencionan la relevancia de estos factores edáficos para las comunidades vegetales gipsófilas. Czaja *et al.* (2014) señalan la capacidad de algunas plantas de penetrar en las costras superficiales de suelos yesosos como una de las principales características de las gipsófilas. Además, Escudero *et al.* (2014) indican que la distribución de las plantas depende de la heterogeneidad de los suelos yesosos a diferentes escalas (origen y cantidad de yeso), además de los mecanismos usados por las plantas para sobrevivir en

estos sustratos especiales, indican también, que la habilidad de las gipsófilas para sobrevivir en las condiciones extremas de los suelos yesosos pueden ser mediadas por interacciones con microorganismos del suelo.

Según Merlo *et al.* (1998) y Moore *et al.* (2014), se pueden distinguir tres grupos de gipsófilas; las *obligadas o endémicas* (plantas que crecen exclusivamente en suelos yesosos), las *gipsoclinas* (plantas que prefieren suelos yesosos, pero se pueden encontrar en otro tipo de sustratos) y las *gipsovagas o facultativas* (plantas que pueden crecer tanto en suelos yesosos como fuera de ellos sin que aparentemente se vean afectadas por ello). Escudero *et al.* (2014) y Palacio *et al.* (2007), consideran como *gipsófilas* a aquellas que crecen exclusivamente en suelos yesosos y *gipsovagas* a las que se encuentran en suelos yesosos, pero con distribuciones óptimas en suelos menos restrictivos. Palacio *et al.* (2007) reconocen dos grupos de gipsófilas, las *endémicas de distribución restringida* (plantas tolerantes al estrés y que generalmente son endemismos de área muy reducida) y las *ampliamente distribuidas* (plantas con un metabolismo ajustado a este tipo de sustratos y que generalmente, tienen una distribución amplia en suelos yesosos). Cheeseman (2015), considera a las glicofitas como, especies que han evolucionado bajo presiones selectivas naturales en ecosistemas con bajos niveles de sodio en el suelo, y que mantienen bajas cantidades de sodio en sus tejidos, especialmente en las hojas. Sin embargo, para los fines de esta contribución, consideramos como glicofitas a aquellas especies que habitan y que se han reportado/colectado, fuera de suelos que se encuentren bajo los efectos que causa la presencia del yeso.

## **1.2 Endemismo y diversidad de la flora gipsófila.**

Los suelos yesosos ocurren en yacimientos en forma de “islas”, lo que da como resultado hábitats selectivos y muy característicos, soportan una flora y una vegetación muy particular con especies y géneros que solo habitan sobre suelos con estas características, lo que provoca un alto nivel de

endemismo (Merlo *et al.*, 1998; González-Medrano, 2004; Escudero *et al.*, 2014). Según Powell y Turner (1977), el número de endemismos está relacionado con la concentración de yeso en el suelo al presentarse en relación con la tolerancia de las plantas a tales ambientes. Las gipsófilas abarcan diversas familias de angiospermas, gimnospermas y pteridofitas, lo que aparentemente descarta un origen común (Czaja *et al.*, 2014; Escudero *et al.*, 2014). Las angiospermas muestran la mayor diversidad y ciertas familias como Brassicaceae, Capparidaceae, Caryophyllaceae, Chenopodiaceae, Nyctaginaceae, Portulacaceae y Resedaceae muestran una propensión hacia la gipsofilia (Merlo *et al.*, 1998; Cervantes *et al.*, 2001). Floras gipsófilas particularmente ricas en especies existen en el Desierto Chihuahuense (200 especies), Somalia y Etiopía (50 especies), Turquía (40 especies) y España (40 especies) (Moore *et al.*, 2014). Cervantes *et al.* (2001) indican que en México existen alrededor de 850 especies de 79 familias de angiospermas que crecen bajo condiciones de salinidad en donde el cloruro de sodio (NaCl) y el yeso ( $\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ ) son las sales predominantes. Más adelante, Czaja *et al.* (2014), consideran que la diversidad de angiospermas en la flora halófila y gipsófila de México incluye 1200 especies correspondientes a 500 géneros de 106 familias, de las cuales, son notorias por su diversidad y endemismo las Asteraceae, Poaceae, Leguminosae, Euphorbiaceae, Amaranthaceae (s.l.) y Cyperaceae en México. Moore *et al.* (2014) mencionan el predominio de elementos del clado Asterids y del Orden Caryophyllales en la flora gipsófila del Desierto Chihuahuense. Anteriormente, Sánchez del Pino (1996) había mencionado además a Brassicaceae, Hydrophyllaceae, Boraginaceae, Loasaceae y Nyctaginaceae.

La vegetación gipsófila está restringida principalmente a climas áridos y semiáridos, donde las restricciones físicas y químicas impuestas por los suelos yesosos ejercen un alto impacto en el desarrollo de las plantas. Probablemente como resultado de tales condiciones estresantes, los árboles y arbustos altos son escasos y los subarbustos, perennes de vida corta y anuales están mejor representados (Escudero *et al.*, 2014). El suelo restringe el desarrollo de la vegetación a pastizales

o comunidades mixtas de gramíneas, hierbas anuales y perennes o sufrútices, en México, los pastizales bajos y abiertos son característicos de suelos yesosos, sus especies forman colonias circulares con el centro vacío (Rzedowski, 1978; González-Medrano, 2012).

### **1.3 Gipsisoles o suelos yesíferos.**

Los gipsisoles son suelos minerales condicionados por el clima y caracterizados por poseer un contenido de yeso ( $\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ , sulfato cálcico hidratado) de 5% (-15% o más) (Mota *et al.*, 2011; Escudero *et al.*, 2014; Moore *et al.*, 2014; IUSS Working Group WRB, 2015). El yeso se forma por precipitación química a partir de fluidos o masas de agua, como las de un lago o mar con un alto contenido de sales, así como en aguas termales de origen volcánico (Mota *et al.*, 2011; Escudero *et al.*, 2014; Moore *et al.*, 2014). Su presencia en algunos suelos se asocia a las aguas de escorrentía ricas en sulfato de calcio o aguas subterráneas que ascienden a la superficie y que, al evaporarse, dejan depositados cristales de yeso en alguno de sus horizontes. Se puede encontrar a nivel traza o como constituyente mayoritario. Los suelos yesosos, en su inmensa mayoría sometidos a regímenes de humedad xéricos o áridos, presentan una acumulación de sulfato cálcico con o sin carbonatos, que se concentran en el horizonte B o debajo de este último, así como en los horizontes superficiales donde se presentan frecuentemente como costras más o menos duras (Mota *et al.*, 2011; Escudero *et al.*, 2014). Estos suelos muestran un comportamiento hidráulico heterogéneo y son de textura generalmente fina, las variables proporciones de yeso y arcilla, su origen y edad, pueden influir de forma importante en la disponibilidad de agua para los vegetales (Mota *et al.*, 2011; Escudero *et al.*, 2014). Contenidos de yeso superiores al 25%, provocan la aparición de costras superficiales, además de desequilibrios en el balance de nutrientes limitando la disponibilidad del N, P, K y Mg en particular. De igual forma, el valor de su intercambio catiónico disminuye conforme aumenta el contenido de yeso (Merlo *et al.*, 1998; Mota *et al.*, 2011; Escudero *et al.*, 2014).

#### **1.4 Ubicación de los gipsisoles en el mundo.**

Los suelos yesosos, yesíferos, gipsisoles o yipsisoles, (gypsisols), abarcan a nivel mundial entre 100 y 150 (-207) millones de hectáreas aproximadamente (Mota *et al.*, 2011; Czaja *et al.*, 2014; Escudero *et al.*, 2014; Moore *et al.*, 2014; IUSS Working Group WRB, 2015), están confinados a regiones áridas y semiáridas, distribuidos en el norte, centro y este de África, sur de Europa, y zonas de la antigua Unión Soviética, Oriente Medio, suroeste y centro de Asia, sureste y centro de Australia, suroeste de Estados Unidos y México (Mota *et al.*, 2011; Escudero *et al.*, 2014; Moore *et al.*, 2014; IUSS Working Group WRB, 2015). En México, se distribuyen en partes del Altiplano zacatecano algunas partes aisladas de Coahuila, San Luis Potosí, Nuevo León, Chihuahua, Puebla y Oaxaca (Sánchez del Pino, 1996; González-Medrano., 2004, 2012; Czaja *et al.*, 2014). En muchas regiones los suelos yesosos están conectados o directamente intercalados con suelos ricos en Cloruro de Sodio (NaCl) u otro tipo de sales, con lo cual resulta muy difícil diferenciar entre ambos tipos creando mosaicos con diferentes contenidos de yeso, en ocasiones siendo reconocibles solo por la vegetación (Czaja *et al.*, 2014; Moore *et al.*, 2014).

#### **1.5 Anatomía de las hojas de gipsófilas.**

Las plantas presentan mecanismos de adaptación tanto generales como específicos a diferentes ambientes (Merlo *et al.*, 2011). Por ejemplo, frente a la salinidad (sódica), además de la reducción general del crecimiento, pueden aparecer modificaciones estructurales y funcionales como la succulencia en hojas y tallos (Rzedowski, 1978), la reducción o pérdida de hojas, reducción en número y tamaño de los estomas por área, engrosamiento de las hojas, alargamiento de las células, especialmente las que conforman el parénquima esponjoso, espacios intercelulares más pequeños,

además de una marcada reducción en el desarrollo de la corteza de raíces primarias (Waisel, 1972). También es frecuente la aparición de células o tejidos especiales capaces de almacenar sales en las paredes celulares y en la vacuola, donde es frecuente la formación de cristales a partir de ellas o de excretarlas a través de estructuras especiales como glándulas de sal o pelos excretores vesiculares o eliminando los órganos o tejidos con alta concentración de sal; en algunas plantas puede producirse una succulencia por la acumulación de agua en los tejidos para diluir la sal (Merlo *et al.*, 2011).

Los mecanismos de adaptación vegetal a los suelos yesosos, en contraste, han sido poco estudiados. Las especies gipsófilas presentan varias estrategias que les permiten hacer frente al exceso de calcio (Ca) en el suelo y a menudo azufre (S) y magnesio (Mg). Diversos grados de succulencia es característica de este grupo de plantas y se puede presentar tanto en hojas como en tallos (Moore *et al.*, 2014; Rzedowski, 1978). Escudero *et al.* (2014) señalan que, la succulencia sea tal vez la única característica común en gipsófilas y que puede correlacionarse con altos contenidos de S; probablemente, porque este rasgo les permite diluir sus efectos tóxicos. Merlo *et al.* (2011), mencionan además, la aparición de cristales en forma de drusas en las vacuolas de plantas yesosas. Escudero *et al.* (2014) refieren trabajos anteriores, que consideraban a esta característica un mecanismo relacionado con la acumulación de sales en gipsófilas de suelos salinos yesosos; mencionan también el trabajo de Palacio *et al.* (2014), acerca de la presencia de cristales de yeso en las hojas de especies gipsófilas de amplia distribución, no necesariamente restringidas a suelos salino yesosos, a diferencia de gipsófilas de distribución restringida y gipsovagas, donde no se han encontrado este tipo de cristales. Por su parte, Moore *et al.* (2014), indican que para Duvigneaud y Denaeyer-de Smet (1968) y para Merlo *et al.* (2011), algunas plantas gipsófilas, sobre todo las relacionadas a linajes halófilos como *Frankenia thymifolia* Desf., poseen glándulas excretoras en sus hojas que expulsan calcio. Sin embargo, muchas de las adaptaciones que presentan las especies

capaces de vivir en ambientes especiales (serpentininas, dolomías, yesos y suelos salinos), en principio, muy diferentes entre sí, son de tipo xeromórfico, es decir, similares a las que se producen en respuesta a situaciones de estrés hídrico, además de que, en esos ambientes tan especiales, no siempre se pueden diferenciar síndromes adaptativos específicos de forma clara, ni tampoco resulta fácil separar la influencia que tiene el sustrato (por sus características físico-químicas) sobre el crecimiento y desarrollo de las plantas, de la que ejercen la temperatura o la disponibilidad de agua (Merlo *et al.*, 2011; Escudero *et al.*, 2014). Mangum (1951) en su contribución titulada “Leaf xeromorphy in dicotyledon species from a gypsum sand deposit” estudió la anatomía foliar de 44 especies de diversas familias que habitan suelos yesosos, encontró que las hojas pequeñas son generalmente más gruesas, exponiendo menos superficie externa en proporción con el volumen, aunque, debido al mayor número de hojas, algunas de las plantas exponen una superficie externa total más grande que aquellas con hojas grandes. Observó que 27 especies desarrollan capas de parénquima en empalizada en ambas caras de la lámina, mientras que en siete el mesófilo se compone de células indiferenciadas y en ocho aparecen juntos mesófilo en empalizada y esponjoso; asimismo, 18 especies presentan tricomas; la cutícula de las hojas de solo ocho especies está altamente cutinizada (comúnmente observó cutículas delgadas); en 14 especies el tejido de almacenamiento acuoso se desarrolla de forma limitada; en dos formas suculentas, las hojas se engrosan por el desarrollo del tejido de almacenamiento de agua. La autora concluye que el suelo junto con otros factores ambientales como la poca humedad ambiental, la intensidad lumínica excesiva y la deficiencia de nitrógeno disponible, influyen en la presencia de especies con características xeromórficas y en la discriminación de las especies que habitan esa zona.

### **1.6 Adaptaciones de las plantas en ambientes áridos**

La *xeromorfía* es considerada como, aquellas “características” que protegen de la desecación a las plantas en zonas áridas, mientras que las especies de plantas adaptadas a las condiciones de una

alta transpiración y a un precario suministro de agua, se denominan *xerofitas*. Un amplio rango de caracteres anatómicos está asociado con la xeromorfa, pero no todos ocurren en la misma planta y junto con estos, las propiedades fisiológicas juegan un papel importante en la adaptación de las plantas a condiciones de sequía. Adaptaciones anatómicas normalmente relacionadas con la vida en condiciones de aridez ocurren ocasionalmente en plantas que crecen naturalmente en hábitats relativamente húmedos, así como plantas que crecen en condiciones más favorables, presentan hojas xeromórficas (Fahn y Cutler, 1992)

Fahn y Cutler (1992) mencionan que, en los órganos fotosintéticos de las plantas se pueden distinguir dos estrategias para la adaptación a condiciones áridas, uno relacionado con la tasa de transpiración y fotosíntesis y otro que conduce hacia el mejoramiento de esos procesos. El primero se relaciona con una variedad de características estructurales que ocurren en los tejidos de protección y que tiene que ver con el tamaño de la lámina. La segunda se relaciona con las características estructurales del mesófilo y de la eficiencia del tejido de conducción

Atay (1958), Fahn (1969), Cutler et al. (1977), Montenegro *et al.* (1981), Givnish (1982), Ehleringer (1984), Fahn y Cutler (1992), Selvi y Bigazzi (2001), Mc Donald *et al.* (2003), Leegood (2008), Jones *et al.* (2009), Shatil-Cohen et al (2011), Sack y Scoffoni (2013), mencionan una serie de caracteres morfológicos y anatómicos considerados adaptaciones a ambientes áridos o xeromórficos que se mencionan a continuación: reducción del tamaño de las hojas, reducción de la superficie foliar externa en relación con el volumen, presencia de márgenes enteros, involución de la lámina; mencionan además el engrosamiento de las paredes externas de las células epidérmicas y la reducción de su tamaño, presencia de cutículas gruesas, estomas hundidos, estomas en ambas superficies, cámaras subestomáticas, la presencia de tricomas, taninos y otros contenidos orgánicos en las células epidérmicas, cristales, esclerénquima en el mesófilo y paquetes de esclerénquima

asociados a los haces vasculares, parénquima en empalizada hacia ambas caras de la lámina y presencia de vaina en los haces vasculares.

La falta de agua o de compuestos nitrogenados en el suelo, la intensa iluminación y un flujo de agua deficiente, a menudo resulta en la aparición de caracteres xeromórficos (Fahn 1969; Givnish, 1982). Las especies del Desierto Chihuahuense se ven expuestas a este tipo de condiciones, y aquellas que además habitan suelos yesosos, tienen que lidiar con las restricciones que estos suelos imponen. Sería de esperar que las características consideradas xeromórficas por los referidos autores estén presentes en una mayor proporción en las plantas que habitan suelos yesosos, como lo deja ver Mangum (1951) y que esto nos permita diferenciar entre grupos determinados a partir de su afinidad a suelos yesosos.

## **2. OBJETIVO**

Buscar los atributos de la anatomía foliar de gipsófilas y gipsovagas de diversos linajes de angiospermas del Desierto Chihuahuense que podrían considerarse estrategias para vivir en condiciones de extrema aridez.

### **Objetivos particulares.**

Contribuir al conocimiento de la morfología y anatomía foliar de las especies que crecen en los suelos yesosos del Desierto Chihuahuense pertenecientes a diversos linajes de angiospermas.

Describir y comparar la morfología y anatomía foliar de especies gipsófilas, gipsovagas y glicofitas del Desierto Chihuahuense.

### 3. MATERIALES Y MÉTODOS

#### 3.1 Selección de especies y clasificación de la afinidad a los suelos yesosos.

Se realizó una revisión bibliográfica (McVaugh y Mickel, 1963; Powell y Turner, 1977; Correl y Johnston, 1979; Zamudio y Rzedowski, 1986; Valdés y Flores-Olvera, 1987 (a y b); Náder, 1992; Sánchez, 1996; Zamudio y Studnicka, 2000; González-Medrano, 2004, 2012; Villarreal-Quintanilla y Encina-Domínguez, 2005; Zamudio, 2005; Villarreal-Quintanilla y Estrada-Castillón, 2008; Czaja *et al.*, 2014; Henrickson y Johnston, (comunicación personal)) que derivó en una lista de 443 especies de angiospermas del Desierto Chihuahuense que muestran alguna afinidad con los suelos yesosos. Esta lista se depuró comparando con la de gipsófilas de Norteamérica de Flores-Olvera y Moore (comunicación personal), con un resultado preliminar de 292 especies gipsófilas, pertenecientes a 36 familias de angiospermas, las cuales fueron la base para la propuesta del muestreo a realizar en este estudio. Estos taxones se ubicaron en el Poster de APG IV (Cole y Hilger, 2016) para destacar los principales linajes de plantas gipsófilas del Desierto Chihuahuense a nivel de Familia y Orden. Las especies gipsovagas y glicofitas fueron seleccionadas tomando en cuenta que pertenecieran al mismo género que las especies gipsófilas y que se encontraran en el Desierto Chihuahuense.

Ante la inexistencia de un listado de gipsófilas del Desierto Chihuahuense, para determinar el grado de afinidad de las especies a los suelos yesosos, se consultaron todas las fuentes bibliográficas citadas al inicio de este apartado, así como las colectas en *Tropicos* ([www.tropicos.org](http://www.tropicos.org)) y ejemplares del Herbario Nacional (MEXU). Se consideró gipsófila a la especie que solo se ha colectado o reportado en suelos yesosos en las fuentes referidas y gipsovaga a la que se ha colectado o reportado tanto en suelos yesosos como en otro tipo de suelos (al menos una colecta). Como glicofita se consideró a la especie que nunca ha sido colectada o reportada en suelos yesosos. El

mejor conocimiento de las especies de ambientes áridos y en especial de las que habitan suelos yesosos, podría reconsiderar la afinidad considerada en este trabajo.

### **3.2 Colecta del material botánico.**

A partir de la lista preliminar, se consultaron los sitios de colecta de especies tanto gipsófilas y gipsovagas como glicofitas en ejemplares del Herbario Nacional (MEXU), de la bibliografía consultada y en la página web *Tropicos*, las cuales, sirvieron para ubicar los sitios de muestreo en el Desierto Chihuahuense. Se seleccionaron localidades con una amplia diversidad de gipsófilas y representatividad de linajes para realizar el trabajo de campo, con la finalidad de fijar hojas de plantas provenientes tanto de suelos yesosos como de otro tipo de suelos; los ejemplares se colectaron en los municipios de Galeana y Zaragoza, Nuevo León y de Saltillo, Castaños, Parras, Cuatro Ciénegas, Ocampo y San Pedro, Coahuila.

Se colectaron hojas maduras de tres individuos por especie, fueron separadas y fijadas en campo utilizando una mezcla de formol-alcohol etílico-ácido acético (FAA) (Ruzin, 1999) y preservadas en alcohol al 50% en el Laboratorio de Botánica Estructural del Instituto de Biología de la UNAM.

De cada especie se colectaron y herborizaron ejemplares de respaldo georeferenciados, que fueron depositados en el Herbario Nacional (MEXU). Además de material fijado en alcohol etílico/ácido acético (3:1), colectado por M. J. Moore y colaboradores, proveniente del condado de Chaves, Nuevo México, Estados Unidos de América; material de H. Flores Olvera, de H. Ochoterena Booth y de N. Mendoza Díaz, proveniente de los estados de Coahuila y Nuevo León, los cuales también cuentan con material de respaldo depositado en el Herbario Nacional (MEXU) (Cuadro 1).

### **3.3 Identificación de las especies estudiadas.**

La determinación de los ejemplares colectados se llevó a cabo principalmente consultando diversos tratamientos florísticos regionales como los de Blake (1936), Correll y Johnston (1979), Villarreal-Quintanilla (1998), Allred e Ivey (2012) y Henrickson y Johnston (comunicación personal). Para constatar la identidad de los ejemplares, estos se cotejaron con imágenes de los ejemplares tipo en la página web *Jstor.org*, las publicaciones originales de cada especie, cuando estuvo disponible en *The Biodiversity Heritage Library* (en la página web [www.biodiversitylibrary.org](http://www.biodiversitylibrary.org)) y se compararon con ejemplares de la colección del Herbario Nacional (MEXU). Se identificaron 48 especies de angiospermas, incluidas en 21 familias y 14 órdenes. De éstas, 22 fueron gipsófilas, 19 gipsovagas y 7 glicofitas (Cuadro 1).

Cuadro 1.-Especies estudiadas, ordenadas de acuerdo con la clasificación filogenética de APG y por categoría conforme a su afinidad a suelos yesosos. Se marcan las especies que fueron procesadas bajo la técnica de inclusión en parafina con un “\*”; se marcan con un “+” las especies en las cuales se procesaron dos hojas de tres individuos; se marcan con un “#” las especies para las que se tienen los datos completos de forma de la célula y forma de la pared anticlinal en vista superficial de ambas caras de la lámina.

Orden	Familia	Gipsófila	Gipsovaga		Glicofitas
			Colectada en yesos	Colectada fuera de yesos	
POALES	Poaceae	<i>Sporobolus nealleyi</i> . Vasey (MJM 3021)			
RANUNCULALES	Papaveraceae		<i>Hunnemannia fumariifolia</i> . Sweet (MAAR 19) * #		
SAXIFRAGALES	Crassulaceae		<i>Sedum wrightii</i> . A. Gray (MAAR 1)		
MALPIGHIALES	Linaceae	<i>Linum modestum</i> . C.M. Rogers (MAAR 63) +			<i>Linum flagellare</i> . (Small) H.J.P. Winkl. (MAAR 60) +
FABALES	Fabaceae		<i>Dalea filiciformis</i> . B.L. Rob. & Greenm. (MAAR 6)		
	Polygalaceae	<i>Polygala oedophylla</i> . S.F. Blake (MAAR 64) * #	<i>Polygala lindheimeri</i> . A. Gray (MAAR 20) * #	<i>Polygala dolichocarpa</i> . S.F. Blake (MAAR35)* #	
MYRTALES	Onagraceae		<i>Oenothera suffrutescens</i> . (Ser.) W.L. Wagner & Hoch (MJM 3026) +	<i>Oenothera serrulata</i> . Nutt. (MJM 3007)	
BRASSICALES	Brassicaceae	<i>Nerisyrenia incana</i> . Rollins (MAAR 44) +			<i>Nerisyrenia camporum</i> . (A. Gray) Greene (MAAR 50) +
		<i>Nerisyrenia linearifolia</i> . (S. Watson) Greene (MJM 3012)			

<b>CARYOPHYLLALES</b>	<b>Amaranthaceae</b>	<i>Suaeda mexicana</i> . (Standl.) Standl. (MAAR 45) #			
		<i>Suaeda jacoensis</i> . I.M. Johnst. (HF 1662) * #			
		<i>Tidestromia rhizomatosa</i> . I.M. Johnst. (MAAR 42) +			<i>Tidestromia suffruticosa</i> . (Torr.) Standl. (HF 1651)
	<b>Caryophyllaceae</b>	<i>Drymaria lyropetala</i> . I.M. Johnst (MAAR 43) * #		<i>Drymaria anómala</i> . S. Watson (MAAR 58) * #	
	<b>Nyctaginaceae</b>		<i>Anulocaulis leiosolenus</i> . (Torr.) Standl. (MJM 3011)		
<i>Acleisanthes undulata</i> . (B.A. Fowler & B.L. Turner) R.A. Levin (MAAR 48) + #				<i>Acleisanthes angustifolia</i> . (Torr.) R.A. Levin (MAAR 54) +	
<i>Acleisanthes lanceolata</i> . (Wooton) R.A. Levin (MJM 3018) +					
<b>CORNALES</b>	<b>Loasaceae</b>	<i>Mentzelia humilis</i> . (Urb. & Gilg) J. Darl. (MJM 3019) +			
			<i>Eucnide lobata</i> . (Hook.) A. Gray (MAAR 12)* #	<i>Eucnide lobata</i> . (Hook.) A. Gray (MAAR 34)* #	
<b>ERICALES</b>	<b>Fouquieriaceae</b>	<i>Fouquieria shrevei</i> . I.M. Johnst. (MAAR 49) +		<i>Fouquieria splendens</i> . Engelm. (MAAR 33) +	
<b>GENTIANALES</b>	<b>Gentianaceae</b>	<i>Geniostemon gypsophilum</i> . B. L. Turner (MAAR 28)			
	<b>Rubiaceae</b>		<i>Hedyotis teretifolia</i> . (Terrell) G.L. Nesom (MJM 2908)* + #	<i>Hedyotis acerosa</i> . A. Gray (HOB 1005) #	
<b>LAMIALES</b>	<b>Lamiaceae</b>		<i>Scutellaria potosina</i> . Brandegee (MAAR 10)* #		

	<b>Orobanchaceae</b>		<i>Castilleja integra</i> . A. Gray (MAAR 3)* #		<i>Castilleja tenuiflora</i> . Benth (MAAR 17) * #
	<b>Scrophulariaceae</b>	<i>Leucophyllum hintoniorum</i> . G.L. Nesom (MAAR 8)+ #			<i>Leucophyllum frutescens</i> . (Berland.) I.M. Johnst. (MAAR 40) +
<b>BORAGINALES</b>	<b>Namaceae</b>	<i>Nama canescens</i> . C.L. Hitchc. (MAAR 11) * + #			
		<i>Nama stevensii</i> . C.L. Hitchc. (MJM 3023) * + #			
	<b>Boraginaceae</b>		<i>Tiquilia hispidissima</i> . (Torr. & A. Gray) A.T. Richardson (MJM 3024) +	<i>Tiquilia greggii</i> . (Torr. & A. Gray) A.T. Richardson (MAAR 41)	
		<i>Phacelia sivinskii</i> . N.D. Atwood, P.J. Knight & Lowrey (MJM 3022)			
		<i>Antiphytum hintoniorum</i> . L.C. Higgins & B.L Turner (NMD 630)	<i>Antiphytum heliotropioides</i> . D.C. (NMD 635)		
<b>ASTERALES</b>	<b>Asteraceae</b>	<i>Gaillardia gypsophila</i> . B.L. Turner (MAAR 46)	<i>Gaillardia multiceps</i> . Greene (MJM 3015) +		<i>Gaillardia pinnatifida</i> . Torr. (MAAR 62) +
		<i>Haploesthes greggi</i> . A. Gray (MJM 2980) +			
		<i>Sartwellia flaveriae</i> . A. Gray (MJM 3016)* + #			

### **3.4 Trabajo de laboratorio.**

En una primera etapa exploratoria, se procesaron dos hojas de tres individuos para determinar si existía variación dentro de las hojas (Cuadro 1). Una vez que se observó que no existían diferencias significativas entre las hojas de un individuo y entre los individuos de una misma especie, se procesó una hoja de las especies restantes. El procesamiento del material se llevó a cabo en el laboratorio de Botánica Estructural del Instituto de Biología UNAM, empleando el siguiente procedimiento:

Los preparados permanentes se elaboraron, en una primera etapa, a partir de cortes transversales a mano alzada de las hojas fijadas de 33 especies, aparentemente maduras y que ocuparan una posición basal en el ejemplar del que se tomó, las secciones se obtuvieron de la región media de la lámina, utilizando navajas de afeitar y con apoyo de un par de piezas planas de unicel (Cuadro 1), durante este proceso, para evitar que se perdiera la humedad de los cortes se conservaban en alcohol al 50%. Posteriormente, una parte de los cortes de cada especie se sometieron a un proceso de aclaramiento con hipoclorito de sodio al 50% (Marca comercial CLOROX) durante 10-30min. Después, se lavaron en agua corriente y de nueva cuenta se colocaron en alcohol al 50% por 10 min. Enseguida los cortes se deshidrataron en serie de alcoholes (50%-70%-96%) con lapsos de 10 min en cada uno, después se tiñeron sumergiéndolos en Safranina alcohólica por una hora. Pasado este tiempo, se lavaron con alcohol al 96% hasta retirar el colorante, inmediatamente se agregaron unas cuantas gotas de Verde Rápido y con movimientos circulares vigorosos, se obtuvo el cambio de tinción. Se enjuagaron con alcohol absoluto y se conservaron en Xilol. Para elaborar las preparaciones permanentes se utilizaron portaobjetos de vidrio y resina sintética en solución con Xilol (HYCEL).

Las hojas de 15 especies son blandas (ver Cuadro 1), por lo que se procesó con otra técnica: El material segmentado obtenido de la región media de las hojas, se trasladó de alcohol al 50% a resina Paraplast para su infiltración. La infiltración se llevó a cabo utilizando un Procesador automático de

tejidos (Leica TP1020) durante aproximadamente tres semanas. Posteriormente la inclusión del material se llevó a cabo con ayuda de moldes metálicos con los que se formaron los bloques con las muestras, los cuales, una vez montados en cubos de madera, fueron refrigerados al menos por 12 h. Con un micrótopo de rotación Leica RM2125 RT se hicieron cortes transversales y paradermales de 8-12  $\mu\text{m}$  de grosor y fueron montados en portaobjetos de vidrio utilizando adhesivo Haupt y flotándolos en formol al 4%. Para la tinción, las laminillas con los cortes se sometieron a un proceso de desparafinación elevando su temperatura a 50°-55° por 5 min. Posteriormente, se colocaron en un recipiente con Xilol (tres repeticiones de 5 min cada una). Se rehidrataron en serie de alcoholes (100%-96%-70%-50%) durante 5 min. en cada uno. A continuación, se mantuvieron sumergidos en Safranina acuosa por una hora, seguido a esto se deshidrataron haciendo enjuagues de segundos en serie de alcoholes (50%-70%-96%, 100%). Posteriormente, fueron sumergidos por unos segundos en Verde Rápido, enjuagándose el exceso con alcohol 100% por unos segundos; luego se colocaron en Xilol durante 10 min, seguido de otros 10 min en solución Histo-Clear. Para las preparaciones permanentes se utilizaron laminillas de vidrio y resina sintética en solución con Xilol (HYCEL).

### **3.5 Estudio de la anatomía foliar.**

La observación de las preparaciones permanentes y la toma de fotomicrografías, se realizaron utilizando un microscopio óptico modelo Zeiss Axioskop, al cual se le adaptó una cámara digital modelo Zeiss Axiocam ERc5s, utilizando el programa Zen lite 2012 (Zeiss). La observación de cristales y toma de fotomicrografías se hizo con microscopía de luz polarizada, se utilizó un microscopio modelo Olympus BX51, al cual se le adaptó una cámara digital modelo Evolution LC (Media Cybernetics) y el programa Image Pro Plus 6 (Media Cybernetics). Para la medición de la cutícula se utilizó ambos programas.

### **3.6 Definición de caracteres morfológicos y anatómicos y elaboración de descripciones.**

Para la elaboración de las descripciones se estandarizó un formato sistematizado que incluía la morfología y anatomía de la hoja. Se definieron 35 caracteres, con un total de 103 estados de carácter: siete de la morfología de la hoja, diez de la epidermis, seis del mesófilo y 12 de la vena principal. Los términos morfológicos utilizados en las descripciones como el tipo de lámina, forma de la lámina, forma del margen de la lámina, recurvamiento de la lámina, se tomaron de Harris y Harris (2001). El tamaño de las hojas se obtuvo midiendo la longitud y la anchura de las láminas de las hojas más cercanas a la base de los ejemplares de respaldo de este estudio ya que eran las más maduras. El tamaño de la hoja se definió siguiendo la clasificación ecológica de Raunkiaer (1934), la cual brinda intervalos en mm<sup>2</sup> para cada uno de los tamaños (Leptófila: < 25 mm<sup>2</sup>, Nanófila: < 225 mm<sup>2</sup>, Micrófila: < 2025 mm<sup>2</sup>, Mesófila: < 18222 mm<sup>2</sup>, Macrófila: < 164025 mm<sup>2</sup>, Megáfila: > 164025 mm<sup>2</sup>). Los términos utilizados para la descripción de las epidermis superficialmente, como la forma de las células epidérmicas, la forma de las paredes anticlinales o la forma de la pared periclinal externa en corte transversal, se obtuvieron de Koch *et al.* (2009). Los términos utilizados en la descripción de algunas características de la epidermis como el tipo de tricomas o el tipo de estomas y las características del mesófilo y de la venación se tomaron de Esau (1959), Fahn (1969), Metcalfe y Chalk (1979) y Marius-Nicusor *et al.* (2014).

### **3.7 Elaboración de cuadros comparativos con los caracteres de la morfología y la anatomía foliar de las especies estudiadas, de acuerdo con su afinidad a suelos yesosos, ordenadas de acuerdo con la clasificación filogenética de APG.**

A partir de la información obtenida de las descripciones, se elaboraron dos cuadros comparativos donde se registraron los caracteres y los estados para cada especie utilizando una hoja de cálculo de Microsoft Excel. Es importante resaltar que en algunas especies se observaron varios estados de algún carácter que se analizaron independientemente. En el Apéndice 1, se anotaron en la primera

columna los 35 caracteres y en la primera fila se incluyeron las especies de acuerdo con el grupo taxonómico al que pertenecen, ordenadas conforme al poster de APG IV. En el Apéndice 2, se anotaron también en la primera columna los caracteres y en la primera fila las especies de acuerdo con su afinidad a suelos yesosos, independientemente del grupo taxonómico al que pertenecen.

### **3.8 Obtención de los porcentajes de cada caracter y elaboración de gráficas de las características anatómicas de las especies estudiadas.**

A partir de la información de los cuadros comparativos se obtuvieron los porcentajes de cada estado por caracter para cada uno de los tres grupos definidos por su afinidad a suelos yesosos y se presenta en el cuadro 2. Ya que algunas especies tienen más de un estado para ciertos caracteres, que los valores fueron redondeados para presentar números enteros y se calcularon de manera independiente, el total de los porcentajes no es congruente. Se elaboraron gráficas con estos porcentajes de presencia de cada estado de caracter utilizando una hoja de cálculo de Microsoft Excel.

## 4. RESULTADOS

Se obtuvieron 49 descripciones de 48 especies, ya que se describen las hojas de *Eucnide lobata* colectadas en suelos yesosos y las colectadas en calizas, 22 especies gipsófilas obligadas, 19 especies gipsovagas y siete glicofitas. La comparación de los caracteres morfológicos y anatómicos entre las especies estudiadas se presenta en los Apéndices 1 y 2.

### 4.1 Descripciones de la anatomía foliar.

Las descripciones anatómicas se presentan indicando el Orden y la familia a la que pertenecen, siguiendo la secuencia de la filogenia de APG IV.

#### POALES.

##### Poaceae.

*Sporobolus nealleyi* Lámina 1.

Gipsófila.

Hoja sésil, simple, linear, margen entero, micrófila.

Anatomía. En vista superficial, células epidérmicas con forma tetragonal alargada, paredes anticlinales en forma de V; estomas de tipo halteriforme, situados en ambas caras; tricomas de dos tipos, unos simples, unicelulares, solitarios, situados en la cara adaxial, sobre cada vena, los otros glandulares (glándulas de sal), simples, tricelulares, uniseriados, solitarios, situados en ambas caras de la lámina. En corte transversal, lámina aplanada, convoluta. Cutícula de 0.97  $\mu\text{m}$  de grosor, lisa, sin inclusiones minerales subcuticulares; epidermis uniestratificada, pared periclinal externa convexa, cónica, gibosa o cupular en la epidermis adaxial, células buliformes entre cada haz vascular, pared periclinal externa convexa en la cara abaxial, sin contenidos; estomas al mismo nivel que las células ordinarias de la epidermis. Mesófilo compuesto por una capa de parénquima en empalizada

rodeando a los haces vasculares, parénquima esponjoso entre cada haz vascular, ambos sin contenidos minerales. Venación secundaria compuesta por haces vasculares colaterales, con un casquete de fibras hacia la cara abaxial asociado al floema, envainados por una capa de células de parénquima; bajo la epidermis de ambas caras, un cordón de fibras, el que se encuentra en la cara abaxial se alarga desde la epidermis hasta entrar en contacto con el casquete de fibras asociadas al floema.

Vena principal. En corte transversal, epidermis similar a la presente en la lámina; parénquima en empalizada y esponjoso interrumpidos por fibras; bajo la epidermis hacia la cara adaxial, 3-5 capas de fibras en contacto con la vaina del haz vascular, hacia la cara abaxial, 2-5 capas de fibras en contacto con las fibras del haz vascular; un solo haz vascular colateral, elíptico, con fibras rodeando al floema y en contacto con el xilema, con vaina parenquimatosa interrumpida por fibras en la cara abaxial.

## **RANUNCULALES.**

### **Papaveraceae.**

***Hunnemannia fumariifolia*** Lámina 2.

Gipsovaga.

Hoja peciolada, simple, obovada, margen lobulado, micrófila.

Anatomía. En vista superficial, células epidérmicas con forma tetragonal alargada, paredes anticlinales en forma de S o de U, en ambas caras de la lámina; estomas de tipo anomocítico, situados en ambas caras; tricomas ausentes. En corte transversal, lámina aplanada. Cutícula de 0.78 µm de grosor, lisa, sin inclusiones minerales subcuticulares; epidermis uniestratificada, pared periclinal externa convexa, cónica o cupular, sin contenidos; estomas hundidos con respecto al nivel de las células ordinarias de la epidermis, presencia de cámaras subestomáticas. Mesófilo compuesto

por una capa de parénquima en empalizada hacia la cara adaxial y 5-6 capas de parénquima esponjoso hacia la cara abaxial, ambos sin contenidos minerales. Venación secundaria compuesta por haces vasculares colaterales, con tres capas de tejido parenquimatoso subyacentes a la epidermis de la cara adaxial y cinco capas subyacentes a la epidermis de la cara abaxial, sin vaina.

Vena principal. En corte transversal, epidermis similar a la presente en la lámina en la cara adaxial, células epidérmicas de pared periclinal externa cupular, en la cara abaxial; parénquima en empalizada interrumpido por el parénquima esponjoso, esponjoso ininterrumpido, rodeando a un solo haz vascular colateral, circular, con cuatro capas de tejido parenquimatoso subyacentes a la epidermis de la cara adaxial y seis capas subyacentes a la epidermis de la cara abaxial, sin vaina.

## **SAXIFRAGALES.**

### **Crassulaceae.**

***Sedum wrightii*** Lámina 3.

Gipsovaga.

Hoja sésil, simple, elíptica, margen entero, leptófila.

Anatomía. En vista superficial, células epidérmicas con forma tetragonal alargada, paredes anticlinales en forma de S o de U; estomas de tipo helicocítico, situados en ambas caras; tricomas ausentes. En corte transversal, lámina semiaplanada. Cutícula de 1.11  $\mu\text{m}$  de grosor, lisa, sin inclusiones minerales subcuticulares; epidermis uniestratificada, pared periclinal externa convexa, sin contenidos; estomas al mismo nivel que las células ordinarias de la epidermis. Mesófilo homogéneo, compuesto por 5-6 capas de parénquima esponjoso hacia ambas caras de la lámina, sin contenidos minerales. Venación compuesta por haces vasculares colaterales, sin vaina.

Vena principal. En corte transversal, epidermis similar a la presente en la lámina en ambas caras; parénquima esponjoso ininterrumpido rodeando a un solo haz vascular colateral, circular, sin vaina.

## **MALPIGIALES.**

### **Linaceae.**

#### ***Linum modestum*** Lámina 4.

Gipsófila.

Hoja sésil, simple, elíptica, margen entero, leptófila.

Anatomía. En vista superficial, células epidérmicas con forma tetragonal alargada, paredes anticlinales en forma de S; estomas de tipo paracítico, situados en ambas caras; tricomas glandulares, simples, multicelulares, multiseriados, solitarios, situados en el margen de la lámina.

En corte transversal, lámina aplanada. Cutícula de 2.8  $\mu\text{m}$  de grosor, lisa, sin inclusiones minerales subcuticulares; epidermis uniestratificada, pared periclinal externa convexa, cónica o con forma de papila, con contenidos de color rojizo; estomas al mismo nivel que las células ordinarias de la epidermis, presencia de cámaras subestomáticas. Mesófilo compuesto por dos capas de parénquima en empalizada hacia ambas caras de la lámina, parénquima esponjoso compuesto por dos capas, ambos sin contenidos minerales. Venación compuesta por haces vasculares colaterales, sin vaina.

Vena principal. En corte transversal, epidermis similar a la presente en la lámina en la cara adaxial, en la cara abaxial las células epidérmicas con contenidos de color rojizo; parénquima en empalizada ininterrumpido hacia la cara adaxial, interrumpido hacia la abaxial por el parénquima esponjoso, parénquima esponjoso ininterrumpido, un solo haz vascular colateral, circular, con vaina parenquimatosa.

#### ***Linum flagellare*** Lámina 5.

Glicofita.

Hoja sésil, simple, linear, margen entero, leptófila.

Anatomía. En vista superficial, células epidérmicas con forma tetragonal alargada, paredes anticlinales rectas; estomas de tipo paracítico, situados en ambas caras; tricomas ausentes. En corte transversal, lámina aplanada. Cutícula de 2.8  $\mu\text{m}$  de grosor, lisa, sin inclusiones minerales subcuticulares; epidermis uniestratificada, pared periclinal externa convexa o cónica, con contenidos de color oscuro; estomas al mismo nivel que las células ordinarias de la epidermis, presencia de cámaras subestomáticas. Mesófilo compuesto por una capa de parénquima en empalizada hacia ambas caras de la lámina, parénquima esponjoso compuesto por 1-2 capas, ambos sin contenidos minerales. Venación compuesta por haces vasculares colaterales, sin vaina.

Vena principal. En corte transversal, epidermis con células de paredes periclinales externas cupulares en ambas caras de la lámina; parénquima en empalizada y esponjoso ininterrumpidos, rodeando a un solo haz vascular colateral, con una traza de cambium vascular, presentando xilema y floema secundarios de crecimiento limitado, elíptico, con vaina parenquimatosa.

## **FABALES.**

### **Fabaceae.**

***Dalea filiciformis*** Lámina 6.

Gipsovaga.

Hoja peciolada, compuesta, imparipinnada, nanófila.

Folíolo: peciolulado, orbicular, margen entero, leptófilo.

Anatomía. En vista superficial, células epidérmicas con forma tetragonal alargada, paredes anticlinales rectas; estomas de tipo anomocítico, situados en ambas caras; tricomas ausentes. En corte transversal, foliolo aplanado. Cutícula de 1.14  $\mu\text{m}$  de grosor, lisa, sin inclusiones minerales subcuticulares; epidermis uniestratificada, pared periclinal externa tabular o convexa, con contenidos de color oscuro; estomas al mismo nivel que las células ordinarias de la epidermis.

Mesófilo compuesto por dos capas de parénquima en empalizada hacia ambas caras de la lámina, con contenidos de color oscuro, parénquima esponjoso compuesto por dos capas, ambos sin contenidos minerales. Venación secundaria compuesta por haces vasculares colaterales, con vaina parenquimatosa.

Vena principal del folíolo. En corte transversal, epidermis similar a la presente en la lámina; parénquima en empalizada y esponjoso ininterrumpidos, rodeando a un solo haz vascular colateral, circular, con vaina parenquimatosa.

### **Polygalaceae.**

***Polygala oedophylla*** Lámina 7.

Gipsófila.

Hoja peciolada, simple, ovada, margen entero, nanófila.

Anatomía. Lámina aplanada. En vista superficial, células epidérmicas con forma tetragonal y tetragonal alargada, paredes anticlinales rectas, en ambas caras de la lámina; estomas de tipo anomocítico, situados en ambas caras; tricomas no glandulares, simples, unicelulares, papilados, solitarios, situados en ambas caras de la lámina. En corte transversal, lámina aplanada. Cutícula de 5.32  $\mu\text{m}$  de grosor, lisa, sin inclusiones minerales subcuticulares; epidermis uniestratificada, pared periclinal externa tabular o convexa, sin contenidos; estomas arriba del nivel de las células ordinarias de la epidermis. Mesófilo compuesto por cuatro capas de parénquima en empalizada hacia la cara adaxial y 5-6 capas hacia la cara abaxial, parénquima esponjoso compuesto por 2-3 capas, ambos sin contenidos minerales. Venación compuesta por haces vasculares colaterales, sin vaina.

Vena principal. En corte transversal, epidermis similar a la presente en la lámina; parénquima en empalizada y esponjoso ininterrumpidos, rodeando a un solo haz vascular colateral, con una traza

de cambium vascular, presentando xilema y floema secundarios de crecimiento limitado, circular, sin vaina.

***Polygala lindheimeri*** Lámina 8.

Gipsovaga.

Hoja peciolada, simple, elíptica, margen entero, nanófila.

Anatomía. En vista superficial, células epidérmicas con forma tetragonal alargada, paredes anticlinales en forma de S o de U, en ambas caras de la lámina; estomas de tipo anomocítico, situados en ambas caras; tricomas no glandulares, simples, unicelulares, papilados, solitarios, situados en ambas caras de la lámina. En corte transversal, lámina aplanada. Cutícula de 5.05  $\mu\text{m}$  de grosor, con pliegues, sin inclusiones minerales subcuticulares; epidermis uniestratificada, pared periclinal externa tabular o cóncava, sin contenidos; estomas al mismo nivel que las células ordinarias de la epidermis. Mesófilo compuesto por 1-2 capas de parénquima en empalizada hacia la cara adaxial y una capa hacia la cara abaxial, con células más cortas, sin contenidos minerales, parénquima esponjoso compuesto por 3-5 capas, con contenidos minerales de tipo drusas. Venación secundaria compuesta por haces vasculares colaterales, con xilema y floema secundarios, con fibras distintivas en el xilema, sin vaina.

Vena principal. En corte transversal, epidermis similar a la presente en la lámina; parénquima en empalizada y esponjoso ininterrumpidos, rodeando a un solo haz vascular colateral, elíptico, con una traza de cambium vascular, presentando xilema y floema secundarios de crecimiento limitado; un casquete de fibras asociadas al floema, sin vaina.

***Polygala dolichocarpa*** Lámina 9.

Gipsovaga.

Hoja sésil, simple, linear, margen entero, leptófila.

Anatomía. En vista superficial, células epidérmicas con forma tetragonal alargada, paredes anticlinales en forma de S o de U, en ambas caras de la lámina; estomas de tipo anomocítico, situados en ambas caras; tricomas no glandulares, simples, unicelulares, papilados, solitarios, situados en ambas caras de la lámina. En corte transversal, lámina aplanada. Cutícula de 0.61  $\mu\text{m}$  de grosor, con pliegues, sin inclusiones minerales subcuticulares; epidermis uniestratificada, pared periclinal externa convexa, gibosa, colenquimatoso, sin contenidos; estomas al mismo nivel que las células ordinarias de la epidermis. Mesófilo compuesto por 1-2 capas de parénquima en empalizada hacia la cara adaxial y una capa hacia la cara abaxial, sin contenidos minerales, parénquima esponjoso compuesto por 2-3 capas, con contenidos minerales de tipo drusas. Venación compuesta por haces vasculares colaterales, sin vaina.

Vena principal. En corte transversal, epidermis similar a la presente en la lámina; parénquima en empalizada y esponjoso ininterrumpidos, rodeando a cuatro haces vasculares colaterales, sin vaina, con un casquete de fibras gelatinosas asociadas al floema.

## **MYRTALES.**

### **Onagraceae.**

***Oenothera suffrutescens*** Lámina 10.

Gipsovaga.

Hoja sésil, simple, linear, margen serrulado, nanófila.

Anatomía. En vista superficial, células epidérmicas con forma tetragonal alargada, paredes anticlinales en forma de S; estomas de tipo anisocítico, situados en ambas caras; tricomas no glandulares, simples, unicelulares, papilados, solitarios, situados en ambas caras de la lámina. En corte transversal, lámina aplanada. Cutícula de 0.88  $\mu\text{m}$  de grosor, con pliegues, sin inclusiones

minerales subcuticulares; epidermis uniestratificada, pared periclinal externa convexa, colenquimatosas, sin contenidos; estomas al mismo nivel que las células ordinarias de la epidermis. Mesófilo compuesto por dos capas de parénquima en empalizada hacia ambas caras de la lámina, parénquima esponjoso compuesto por dos capas, ambos con contenidos minerales de tipo paquetes de rafidios. Venación secundaria compuesta por haces vasculares colaterales, sin vaina.

Vena principal. En corte transversal, epidermis con células de paredes periclinales externas cupulares en ambas caras de la lámina, colenquimatosas; parénquima en empalizada y esponjoso interrumpidos; una capa de colénquima anular subyacente a la epidermis adaxial y otra subyacente a la epidermis de la cara abaxial, un solo haz vascular colateral, con una traza de cambium vascular, presentando xilema y floema secundarios de crecimiento limitado, elíptico, sin vaina, con un casquete de parénquima hacia ambas caras.

***Oenothera serrulata*** Lámina 11.

Gipsovaga.

Hoja sésil, simple, linear, margen serrulado, nanófila.

Anatomía. En vista superficial, células epidérmicas con forma tetragonal alargada, paredes anticlinales rectas o en forma de S; estomas de tipo anomocítico, situados en ambas caras; tricomas no glandulares, simples, unicelulares, solitarios, situados en ambas caras de la lámina. En corte transversal, lámina aplanada, plegada hacia la cara adaxial. Cutícula de 1.15  $\mu\text{m}$  de grosor, con pliegues, sin inclusiones minerales subcuticulares; epidermis uniestratificada, pared periclinal externa tabular o convexa, sin contenidos; estomas por arriba del nivel de las células ordinarias de la epidermis. Mesófilo compuesto por dos capas de parénquima en empalizada hacia ambas caras de la lámina, la capa más externa de tamaño mayor, parénquima esponjoso compuesto por dos

capas, ambos con contenidos minerales de tipo paquetes de rafidios. Venación compuesta por haces vasculares colaterales, sin vaina.

Vena principal. En corte transversal, epidermis con células de paredes periclinales externas colenquimatosas en ambas caras de la lámina; parénquima en empalizada interrumpido hacia ambas caras, esponjoso interrumpido hacia la cara adaxial, dos capas de colénquima anular subyacentes a la epidermis adaxial y tres subyacente a la epidermis de la cara abaxial; un solo haz vascular, colateral, con una traza de cambium vascular, presentando xilema y floema secundarios de crecimiento limitado, con forma de media luna, sin vaina.

## **BRASSICALES.**

### **Brassicaceae.**

***Nerisyrenia incana*** Lámina 12.

Gipsófila.

Hoja peciolada, simple, espatulada, margen entero, nanófila.

Anatomía. En vista superficial, células epidérmicas con forma tetragonal alargada, paredes anticlinales rectas, en forma de U o de S; estomas de tipo anisocítico, situados en ambas caras; tricomas no glandulares, ramificados, unicelulares, solitarios, situados en ambas caras de la lámina.

En corte transversal, lámina aplanada. Cutícula de 1.68  $\mu\text{m}$  de grosor, lisa, sin inclusiones minerales subcuticulares; epidermis uniestratificada, pared periclinal externa convexa, sin contenidos; estomas al mismo nivel que las células ordinarias de la epidermis. Mesófilo compuesto por dos capas de parénquima en empalizada hacia ambas caras de la lámina, parénquima esponjoso compuesto por dos capas, ambos sin contenidos minerales. Venación secundaria compuesta por haces vasculares colaterales, sin vaina.

Vena principal. En corte transversal, epidermis similar a la presente en la lámina; parénquima en empalizada y esponjoso interrumpidos por tres capas de tejido parenquimatoso hacia la cara adaxial y cuatro capas del mismo tejido hacia la cara abaxial, un solo haz vascular colateral, con una traza de cambium vascular, presentando xilema y floema secundarios de crecimiento limitado, elíptico, con un casquete de fibras asociado al xilema y otro al floema, con vaina parenquimatosas.

***Nerisyrenia linearifolia*** Lámina 13.

Gipsófila.

Hoja peciolada, simple, espatulada, margen entero, nanófila.

Anatomía. En vista superficial, células epidérmicas con forma tetragonal y poligonal, alargadas, paredes anticlinales rectas; estomas de tipo anisocítico, situados en ambas caras; tricomas no glandulares, ramificados, unicelulares, solitarios, situados en ambas caras de la lámina. En corte transversal, lámina aplanada. Cutícula de 1.08  $\mu\text{m}$  de grosor, lisa, con inclusiones minerales subcuticulares; epidermis uniestratificada, pared periclinal externa convexa o cónica, sin contenidos; estomas al mismo nivel que las células ordinarias de la epidermis. Mesófilo compuesto por tres capas de parénquima en empalizada hacia ambas caras de la lámina, la capa más externa de menor tamaño, parénquima esponjoso compuesto por dos capas, ambos sin contenidos minerales. Venación compuesta por haces vasculares colaterales, sin vaina.

Vena principal. En corte transversal, epidermis similar a la presente en la lámina; parénquima en empalizada y esponjoso ininterrumpidos, rodeando a un solo haz vascular colateral, con una traza de cambium vascular, presentando xilema y floema secundarios de crecimiento limitado, ovado, sin vaina.

***Nerisyrenia camporum*** Lámina 14.

Glicofita.

Hoja peciolada, simple, espatulada, margen dentado, nanófila.

Anatomía. En vista superficial, células epidérmicas con forma tetragonal alargada, paredes anticlinales rectas; estomas de tipo anisocítico, situados en ambas caras; tricomas no glandulares, ramificados, unicelulares, solitarios, situados en ambas caras de la lámina. En corte transversal, lámina aplanada. Cutícula de 1.12  $\mu\text{m}$  de grosor, lisa, sin inclusiones minerales subcuticulares; epidermis uniestratificada, pared periclinal externa convexa, cónica o cupular, sin contenidos; estomas al mismo nivel que las células ordinarias de la epidermis. Mesófilo compuesto por tres capas de parénquima en empalizada hacia ambas caras de la lámina, la capa más externa de menor tamaño, parénquima esponjoso compuesto por tres capas, ambos sin contenidos minerales. Venación compuesta por haces vasculares colaterales, con un casquete de fibras asociado al xilema y otro al floema, con vaina parenquimatosa.

Vena principal. En corte transversal, epidermis similar a la presente en la lámina; parénquima en empalizada interrumpido por el parénquima esponjoso, parénquima esponjoso ininterrumpido, un solo haz vascular colateral, con una traza de cambium vascular, presentando xilema y floema secundarios de crecimiento limitado, ovado, con un casquete de fibras asociado al xilema y otro al floema, con vaina parenquimatosa.

## **CARYOPHYLLALES.**

### **Amaranthaceae.**

***Suaeda mexicana*** Lámina 15.

Gipsófila.

Hoja sésil, simple, linear, margen entero, nanófila.

Anatomía. En vista superficial, células epidérmicas con forma poligonal y poligonal alargada, paredes anticlinales rectas, en ambas caras de la lámina; estomas de tipo paracítico, situados en ambas caras; tricomas ausentes. En corte transversal, lámina semiaplanada. Cutícula de 0.96  $\mu\text{m}$  de grosor, lisa, sin inclusiones minerales subcuticulares; epidermis uniestratificada, pared periclinal externa convexa, sin contenidos; estomas al mismo nivel que las células ordinarias de la epidermis. Mesófilo compuesto por 2-3 capas de parénquima en empalizada hacia ambas caras de la lámina, la más interna de menor tamaño, con contenidos minerales de tipo drusas, parénquima esponjoso compuesto por dos capas, sin contenidos minerales. Venación compuesta por haces vasculares colaterales, sin vaina.

Vena principal. En corte transversal, epidermis similar a la presente en la lámina; parénquima en empalizada y esponjoso ininterrumpidos, rodeando a un solo haz vascular colateral, con una traza de cambium vascular, presentando xilema y floema secundarios de crecimiento limitado, ovado, sin vaina.

***Suaeda jacoensis*** Lámina 16.

Gipsófila.

Hoja sésil, simple, linear, margen entero, nanófila.

Anatomía. En vista superficial, células epidérmicas con forma poligonal y poligonal alargada, paredes anticlinales rectas, en ambas caras de la lámina; estomas de tipo paracítico, situados en ambas caras; tricomas ausentes. En corte transversal, lámina semiaplanada. Cutícula de 1.16  $\mu\text{m}$  de grosor, lisa, sin inclusiones minerales subcuticulares; epidermis uniestratificada, pared periclinal externa convexa o cónica, sin contenidos; estomas hundidos con respecto al nivel de las células ordinarias de la epidermis. Mesófilo compuesto por dos capas de parénquima en empalizada hacia ambas

caras de la lámina, parénquima esponjoso compuesto por dos capas, ambos sin contenidos minerales. Venación compuesta por haces vasculares colaterales, sin vaina.

Vena principal. En corte transversal, epidermis similar a la presente en la lámina; parénquima en empalizada y esponjoso ininterrumpidos, rodeando a un solo haz vascular colateral, con una traza de cambium vascular, presentando xilema y floema secundarios de crecimiento limitado, ovado, sin vaina.

***Tidestromia rhizomatosa*** Lámina 17.

Gipsófila.

Hoja peciolada, simple, orbicular, margen entero, nanófila.

Anatomía. En vista superficial, células epidérmicas con forma poligonal alargada, paredes anticlinales rectas; estomas de tipo anomocítico, situados en ambas caras; tricomas no glandulares, dendríticos, multicelulares, hasta de siete células, uniseriados, solitarios, situados en ambas caras de la lámina. En corte transversal, lámina aplanada, revoluta. Cutícula de 0.96  $\mu\text{m}$  de grosor, lisa, sin inclusiones minerales subcuticulares; epidermis uniestratificada, pared periclinal externa tabular o convexa, sin contenidos; estomas hundidos con respecto al nivel de las células ordinarias de la epidermis en la cara adaxial y arriba del nivel de las células ordinarias de la epidermis en la cara abaxial. Mesófilo compuesto por una capa de parénquima en empalizada hacia ambas caras de la lámina, sin contenidos minerales, parénquima esponjoso compuesto por dos capas, con contenidos minerales de tipo drusas. Venación compuesta por haces vasculares colaterales, con vaina.

Vena principal. En corte transversal, epidermis similar a la presente en la lámina; parénquima en empalizada y esponjoso interrumpidos por la vaina de la vena principal hacia ambas caras de la lámina, un solo haz vascular colateral, elíptico, con vaina parenquimatosa que se extiende hacia ambas epidermis.

***Tidestromia suffruticosa*** Lámina 18.

Glicofita.

Hoja peciolada, simple, ovada, margen entero, nanófila.

Anatomía. En vista superficial, células epidérmicas con forma tetragonal alargada, paredes anticlinales rectas o en forma de S; estomas de tipo anomocítico, situados en ambas caras; tricomas no glandulares, dendríticos, multicelulares, de hasta cuatro células, uniseriados, solitarios, situados en ambas caras de la lámina. En corte transversal, lámina aplanada. Cutícula de 1.47  $\mu\text{m}$  de grosor, lisa, sin inclusiones minerales subcuticulares; epidermis uniestratificada, pared periclinal externa convexa o tabular, sin contenidos; estomas al mismo nivel que las células ordinarias de la epidermis. Mesófilo compuesto por una capa de parénquima en empalizada hacia ambas caras de la lámina, sin contenidos minerales, parénquima esponjoso compuesto por dos capas, con contenidos minerales de tipo drusas. Venación compuesta por haces vasculares colaterales, con vaina parenquimatosa.

Vena principal. En corte transversal, epidermis similar a la presente en la cara adaxial de la lámina, en la cara abaxial células epidérmicas de paredes periclinales externas cupulares; parénquima en empalizada ininterrumpido hacia la cara adaxial, interrumpido hacia la abaxial por la vaina de la vena principal, esponjoso interrumpido, rodeando a un solo haz vascular colateral, con una traza de cambium vascular, presentando xilema y floema secundarios de crecimiento limitado, obovado, con vaina parenquimatosa que se extiende hacia la epidermis de la cara abaxial.

**Caryophyllaceae.**

***Drymaria lyropetala*** Lámina 19.

Gipsófila.

Hoja sésil, simple, linear, margen entero, leptófila.

Anatomía. En vista superficial, células epidérmicas con forma tetragonal y tetragonal alargada, paredes anticlinales rectas, en ambas caras de la lámina; estomas de tipo anomocítico, situados en ambas caras; tricomas ausentes. En corte transversal, lámina semicircular. Cutícula de 0.96  $\mu\text{m}$  de grosor, lisa, sin inclusiones minerales subcuticulares; epidermis uniestratificada, pared periclinal externa convexa o cupular, sin contenidos; estomas al mismo nivel que las células ordinarias de la epidermis. Mesófilo compuesto por una capa de parénquima en empalizada hacia ambas caras de la lámina, sin contenidos minerales; parénquima esponjoso compuesto por 6-7 capas, con contenidos minerales de tipo drusas. Venación compuesta por haces vasculares colaterales, sin vaina.

Vena principal. En corte transversal, epidermis similar a la presente en la lámina; parénquima en empalizada y esponjoso ininterrumpidos, rodeando a un solo haz vascular colateral, circular, sin vaina.

***Drymaria anomala*** Lámina 20.

Gipsovaga.

Hoja peciolada, simple, lanceolada, margen entero, nanófila.

Anatomía. En vista superficial, células epidérmicas con forma tetragonal alargada, paredes anticlinales en forma de S, de U o de V, en ambas caras de la lámina; estomas de tipo anomocítico, situados en ambas caras; tricomas ausentes. En corte transversal, lámina aplanada. Cutícula de 0.84  $\mu\text{m}$  de grosor, lisa, sin inclusiones minerales subcuticulares; epidermis uniestratificada, pared periclinal externa convexa, cónica o cupular, sin contenidos; estomas al mismo nivel que las células ordinarias de la epidermis. Mesófilo compuesto por una capa de parénquima en empalizada hacia

la cara adaxial, y 3-6 capas de parénquima esponjoso hacia la cara abaxial, ambos con contenidos minerales de tipo drusas. Venación compuesta por haces vasculares colaterales, sin vaina.

Venación principal. En corte transversal, epidermis similar a la presente en la lámina, parénquima en empalizada y esponjoso ininterrumpidos, rodeando a un solo haz vascular colateral, con una traza de cambium vascular, presentando xilema y floema secundarios de crecimiento limitado, elíptico, sin vaina.

### **Nyctaginaceae.**

***Acleisanthes undulata*** Lámina 21.

Gipsófila.

Hoja peciolada, simple, ovada, margen ondulado, leptófila.

Anatomía. En vista superficial, células epidérmicas con forma tetragonal alargada, paredes anticlinales rectas, en ambas caras de la lámina; estomas de tipo paracítico, situados en ambas caras; tricomas de dos tipos, glandulares, multicelulares, uniseriados y solitarios, un tipo simples, capitados, hasta de nueve células, el otro con forma de T, hasta de cinco células, los dos tipos situados en ambas caras de la lámina. En corte transversal, lámina aplanada, conduplicada. Cutícula de 3.85 µm de grosor, lisa, con inclusiones minerales subcuticulares; epidermis uniestratificada, pared periclinal externa tabular o convexa, sin contenidos; estomas al mismo nivel que las células ordinarias de la epidermis. Mesófilo compuesto por una capa de parénquima en empalizada hacia la cara adaxial y tres capas hacia la cara abaxial, con contenidos minerales de tipo rafidios, parénquima esponjoso compuesto por tres capas, sin contenidos minerales. Venación compuesta por haces vasculares colaterales, sin vaina.

Vena principal. En corte transversal, epidermis con células de paredes periclinales externas cupulares, colenquimatosas, en ambas caras de la lámina; parénquima en empalizada

ininterrumpido hacia la cara adaxial, interrumpido hacia la abaxial por la vaina de la vena principal, esponjoso interrumpido, un solo haz vascular colateral, ovado, con un casquete de colénquima angular asociado al floema, con vaina parenquimatosa que se extiende hacia la epidermis de la cara abaxial.

***Acleisanthes lanceolata*** Lámina 22.

Gipsófila.

Hoja peciolada, simple, lanceolada, margen entero, nanófila.

Anatomía. En vista superficial, células epidérmicas con forma poligonal, paredes anticlinales rectas; estomas de tipo anomocítico, situados en ambas caras; tricomas glandulares, simples, capitados, multicelulares, hasta de seis células, uniseriados, solitarios, situados en ambas caras de la lámina. En corte transversal, lámina aplanada. Cutícula de 3.75  $\mu\text{m}$  de grosor, lisa, con inclusiones minerales subcuticulares; epidermis uniestratificada, pared periclinal externa tabular o convexa, sin contenidos; estomas al mismo nivel que las células ordinarias de la epidermis. Mesófilo compuesto por dos capas de parénquima en empalizada hacia la cara adaxial y tres capas hacia la cara abaxial, con contenidos minerales de tipo rafidios, parénquima esponjoso compuesto por dos capas, sin contenidos minerales. Venación compuesta por haces vasculares colaterales, con vaina parenquimatosa.

Vena principal. En corte transversal, epidermis con células de paredes periclinales externas cupulares; parénquima en empalizada ininterrumpido hacia la cara adaxial, interrumpido hacia la abaxial, parénquima esponjoso interrumpido, varias capas de tejido parenquimatoso rodeando a seis haces vasculares, colaterales, de forma variable, sin vaina, los tres más grandes hacia la cara abaxial, entre los haces vasculares algunas células parenquimatosas inician su lignificación.

***Acleisanthes angustifolia*** Lámina 23.

Glicofita.

Hoja peciolada, simple, lanceolada, margen entero, leptófila.

Anatomía. En vista superficial, células epidérmicas con forma tetragonal alargada, paredes anticlinales rectas o con forma de S; estomas de tipo paracítico, situados en ambas caras; tricomas glandulares, multicelulares, uniseriados, solitarios, de dos tipos, unos simples, capitados, hasta de cinco células, los otros con forma de T, hasta de cuatro células, los dos tipos situados en ambas caras de la lámina. En corte transversal, lámina aplanada, conduplicada. Cutícula de 4.52  $\mu\text{m}$  de grosor, lisa, con inclusiones minerales subcuticulares; epidermis uniestratificada, pared periclinal externa convexa, colenquimatosa, sin contenidos; estomas al mismo nivel que las células ordinarias de la epidermis. Mesófilo compuesto por una capa de parénquima en empalizada hacia la cara adaxial y tres capas hacia la cara abaxial, con contenidos minerales de tipo paquetes de rafidios, parénquima esponjoso compuesto por dos capas, sin contenidos minerales. Venación compuesta por haces vasculares colaterales, con vaina.

Vena principal. En corte transversal, epidermis similar a la presente en la lámina; parénquima en empalizada y esponjoso interrumpidos por la vaina de la vena principal, dos haces vasculares colaterales, circulares, con un casquete de colénquima angular asociado al floema, con vaina parenquimatosa que se extiende hacia ambas epidermis.

***Anulocaulis leiosolenus*** Lámina 24.

Gipsovaga

Hoja peciolada, simple, arriñonada, margen crispado, mesófila.

Anatomía. En vista superficial, células epidérmicas con forma poligonal y poligonal alargada, paredes anticlinales rectas; estomas de tipo anomocítico, situados en ambas caras; tricomas ausentes. En corte transversal, lámina aplanada. Cutícula de 11.33 µm de grosor, lisa, con inclusiones minerales subcuticulares; epidermis uniestratificada, pared periclinal externa convexa, con contenidos de color oscuro; estomas al mismo nivel que las células ordinarias de la epidermis. Mesófilo compuesto exclusivamente por cinco capas de parénquima en empalizada, con contenidos minerales de tipo rafidios y con contenidos de color oscuro. Venación compuesta por haces vasculares colaterales, con vaina parenquimatosa con contenidos de color oscuro.

Vena principal. En corte transversal, epidermis con células de paredes periclinales externas cupulares; parénquima en empalizada interrumpido por varias capas de tejido parenquimatoso, con contenidos de color oscuro, algunas células lignificadas, rodeando a siete haces vasculares, colaterales, de forma variable, sin vaina, cada haz con un casquete de fibras que comienzan su lignificación asociado al floema.

## **CORNALES.**

### **Loasaceae.**

***Mentzelia humilis*** Lámina 25.

Gipsófila.

Hoja sésil, simple, oblanceolada, margen dentado, nanófila.

Anatomía. En vista superficial, células epidérmicas con forma poligonal, paredes anticlinales rectas; estomas de tipo anomocítico, situados en ambas caras; tricomas no glandulares, simples, barbados, unicelulares, solitarios, de dos tipos, unos barbados en toda su longitud, otros barbados solo en el ápice, los dos tipos situados en ambas caras de la lámina. En corte transversal, lámina aplanada. Cutícula de 2.48 µm de grosor, con pliegues, sin inclusiones minerales subcuticulares; epidermis

uniestratificada, pared periclinal externa tabular o convexa, sin contenidos; estomas al mismo nivel que las células ordinarias de la epidermis, presencia de cámaras subestomáticas. Mesófilo compuesto por tres capas de parénquima en empalizada hacia ambas caras de la lámina, sin contenidos minerales, parénquima esponjoso compuesto por dos capas, con contenidos minerales de tipo drusas. Venación secundaria compuesta por haces vasculares colaterales, sin vaina.

Vena principal. En corte transversal, epidermis con células de paredes periclinales externas cupulares; hacia ambas caras las capas más externas del parénquima en empalizada interrumpidas por dos capas de colénquima anular, las capas más internas y el parénquima esponjoso rodeando a un solo haz vascular colateral, elíptico, con un casquete de parénquima asociado al floema.

***Eucnide lobata*** Lámina 26. Colectada en suelos yesosos.

Gipsovaga.

Hoja peciolada, simple, cordada, margen lobulado, micrófila.

Anatomía. En vista superficial, células epidérmicas con forma tetragonal y poligonal alargadas, paredes anticlinales rectas en la cara adaxial, en forma de S o de U en la cara abaxial; estomas de tipo anomocítico, situados solamente en la cara abaxial de la lámina; tricomas no glandulares, simples, barbados, unicelulares, solitarios, situados en ambas caras. En corte transversal, lámina aplanada. Cutícula de 1.56  $\mu\text{m}$  de grosor, con pliegues, sin inclusiones minerales subcuticulares; epidermis uniestratificada, pared periclinal externa tabular, convexa o cónica, sin contenidos; estomas arriba del nivel de las células ordinarias de la epidermis. Mesófilo compuesto por 1-2 capas de parénquima en empalizada hacia la cara adaxial y 3-5 capas de parénquima esponjoso hacia la cara abaxial, ambos sin contenidos minerales. Venación secundaria compuesta por haces vasculares colaterales, sin vaina.

Vena principal. En corte transversal, epidermis similar a la presente en la cara adaxial de la lámina, en la cara abaxial epidermis con células de paredes periclinales externas cupulares; parénquima en empalizada y esponjoso interrumpidos por tres capas de tejido parenquimatoso hacia la cara adaxial y cinco capas hacia la abaxial, la capa más interna rodeando a un solo haz vascular colateral, con una traza de cambium vascular, presentando xilema y floema secundarios de crecimiento limitado, elíptico, sin vaina.

***Eucnide lobata*** Lámina 27. Colectada en calizas.

Gipsovaga.

Hoja peciolada, simple, cordada, margen lobulado, micrófila.

Anatomía. En vista superficial, células epidérmicas con forma tetragonal y poligonal alargadas, paredes anticlinales rectas en la cara adaxial, en forma de S, de U o rectas, en la cara abaxial; estomas de tipo anomocítico, situados en ambas caras; tricomas no glandulares, simples, barbados, unicelulares, solitarios, situados en ambas caras de la lámina. En corte transversal, lámina aplanada. Cutícula de 1.34  $\mu\text{m}$  de grosor, con pliegues, sin inclusiones minerales subcuticulares; epidermis uniestratificada, pared periclinal externa tabular, convexa, cónica o cupular, sin contenidos; estomas arriba del nivel de las células ordinarias de la epidermis en ambas caras. Mesófilo compuesto por una capa de parénquima en empalizada hacia la cara adaxial y 3-4 capas de parénquima esponjoso hacia la cara abaxial, ambos sin contenidos minerales. Venación secundaria compuesta por haces vasculares colaterales, sin vaina.

Vena principal. En corte transversal, epidermis con células de paredes periclinales externas cupulares; parénquima en empalizada interrumpido hacia la cara adaxial por el esponjoso, hacia la abaxial por tres capas de tejido parenquimatoso, esponjoso ininterrumpido, rodeando a un solo haz

vascular colateral, con una traza de cambium vascular, presentando xilema y floema secundarios de crecimiento limitado, con forma de media luna, sin vaina.

## **ERICALES.**

### **Fouquieriaceae.**

***Fouquieria shrevei*** Lámina 28.

Gipsófila.

Hoja peciolada, simple, obovada, margen entero, hialino, micrófila.

Anatomía. En vista superficial, células epidérmicas con forma poligonal, paredes anticlinales rectas; estomas de tipo anomocítico o paracítico, situados en ambas caras; tricomas ausentes. En corte transversal, lámina aplanada. Cutícula de 0.76  $\mu\text{m}$  de grosor, lisa, sin inclusiones minerales subcuticulares; epidermis uniestratificada, pared periclinal externa tabular o convexa, colenquimatoso, sin contenidos; estomas al mismo nivel que las células ordinarias de la epidermis. Mesófilo compuesto por una capa de parénquima en empalizada hacia ambas caras de la lámina, sin contenidos minerales, parénquima esponjoso compuesto por tres capas, con contenidos minerales de tipo drusas. Venación compuesta por haces vasculares colaterales, con vaina parenquimatoso.

Vena principal. En corte transversal, cutícula con pliegues, células epidérmicas similares a las presentes en la lámina; parénquima en empalizada interrumpido hacia ambas caras, parénquima esponjoso ininterrumpido rodeando a un solo haz vascular colateral, con una traza de cambium vascular, presentando xilema y floema secundarios de crecimiento limitado, elíptico, con vaina parenquimatoso.

***Fouquieria splendens*** Lámina 29.

Gipsovaga.

Hoja peciolada, simple, obovada, margen entero, hialino, nanófila.

Anatomía. En vista superficial, células epidérmicas con forma poligonal, paredes anticlinales rectas; estomas de tipo anomocítico, situados en ambas caras; tricomas ausentes. En corte transversal, lámina aplanada. Cutícula de 1.5  $\mu\text{m}$  de grosor, con pliegues, sin inclusiones minerales subcuticulares; epidermis uniestratificada, pared periclinal externa tabular, convexa o cónica, colenquimatoso, sin contenidos; estomas al mismo nivel que las células ordinarias de la epidermis. Mesófilo compuesto por una capa de parénquima en empalizada hacia ambas caras de la lámina, sin contenidos minerales, parénquima esponjoso compuesto por tres capas, con contenidos minerales de tipo drusas. Venación compuesta por haces vasculares colaterales, con vaina parenquimatosa.

Vena principal. En corte transversal, epidermis similar a la presente en la lámina; parénquima en empalizada interrumpido hacia ambas caras, parénquima esponjoso rodeando a un solo haz vascular colateral, elíptico, con vaina parenquimatosa.

## **GENTIANALES.**

### **Gentianaceae.**

***Geniostemon gypsophilum*** Lámina 30.

Gipsófila.

Hoja sésil, simple, oblanceolada, margen entero, leptófila.

Anatomía. En vista superficial, células epidérmicas con forma tetragonal alargada, paredes anticlinales en forma de S o de U; estomas de tipo anomocítico, situados en ambas caras; tricomas ausentes. En corte transversal, lámina aplanada. Cutícula de 1.52  $\mu\text{m}$  de grosor, con pliegues, sin inclusiones minerales subcuticulares; epidermis uniestratificada, pared periclinal externa tabular o

convexa, sin contenidos; estomas al mismo nivel que las células ordinarias de la epidermis. Mesófilo compuesto exclusivamente por 5-6 capas de parénquima esponjoso, sin contenidos minerales. Venación compuesta por haces vasculares colaterales, sin vaina.

Vena principal. En corte transversal, epidermis similar a la presente en la lámina en la cara adaxial, en la cara abaxial, células epidérmicas de pared periclinal externa cupular; parénquima esponjoso ininterrumpido hacia ambas caras de la lámina, rodeando a un solo haz vascular colateral, elíptico, sin vaina.

### **Rubiaceae.**

***Hedyotis teretifolia*** Lámina 31.

Gipsovaga.

Hoja sésil, simple, linear, margen entero, nanófila.

Anatomía. En vista superficial, células epidérmicas con forma tetragonal o poligonal y tetragonal o poligonal alargada, paredes anticlinales rectas; estomas de tipo paracítico, situados en ambas caras; tricomas ausentes. En corte transversal, lámina semicircular. Cutícula de 1.35  $\mu\text{m}$  de grosor, con pliegues, sin inclusiones minerales subcuticulares; epidermis uniestratificada, pared periclinal externa convexa, sin contenidos; estomas al mismo nivel que las células ordinarias de la epidermis. Mesófilo compuesto por 2-3 capas de parénquima en empalizada hacia ambas caras de la lámina, parénquima esponjoso compuesto por 3-5 capas, ambos con contenidos minerales de tipo paquetes de rafidios. Venación compuesta por haces vasculares colaterales, sin vaina

Vena principal. En corte transversal, epidermis similar a la presente en la lámina; parénquima en empalizada y esponjoso ininterrumpidos, rodeando a un solo haz vascular colateral, con una traza de cambium vascular, presentando xilema y floema secundarios de crecimiento limitado, circular, sin vaina.

***Hedyotis acerosa*** Lámina 32.

Gipsovaga.

Hoja sésil, simple, acerosa, margen entero, leptófila.

Anatomía. En vista superficial, células epidérmicas con forma tetragonal alargada, paredes anticlinales rectas, en forma de S o de U; estomas de tipo paracítico, situados en ambas caras; tricomas ausentes. En corte transversal, lámina semicircular. Cutícula de 1.21  $\mu\text{m}$  de grosor, con pliegues, sin inclusiones minerales subcuticulares; epidermis uniestratificada, pared periclinal externa convexa, colenquimatosa, sin contenidos; estomas al mismo nivel que las células ordinarias de la epidermis. Mesófilo compuesto por 1-2 capas de parénquima en empalizada hacia ambas caras de la lámina, sin contenidos minerales, parénquima esponjoso compuesto por 2-6 capas, con contenidos minerales de tipo paquetes de rafidios. Venación compuesta por haces vasculares colaterales, sin vaina.

Vena principal. En corte transversal, epidermis similar a la presente en la lámina; parénquima en empalizada y esponjoso ininterrumpidos, rodeando a un solo haz vascular, colateral, circular, con abundantes fibras asociadas al xilema, sin vaina.

## **LAMIALES.**

### **Lamiaceae.**

***Scutellaria potosina*** Lámina 33.

Gipsovaga.

Hoja peciolada, simple, ovalada-ovada, margen entero, nanófila.

Anatomía. En vista superficial células epidérmicas con forma tetragonal y poligonal y tetragonal y poligonal alargadas, paredes anticlinales rectas; estomas de tipo diacítico, situados en ambas caras; tricomas de dos tipos, unos no glandulares, simples, unicelulares, solitarios, los otros glandulares,

simples, bicelulares, uniseriados, solitarios, los dos tipos situados en ambas caras de la lámina. En corte transversal, lámina aplanada. Cutícula de 2.44  $\mu\text{m}$  de grosor, lisa, sin inclusiones minerales subcuticulares; epidermis uniestratificada, pared periclinal externa tabular o convexa, sin contenidos, estomas arriba del nivel de las células ordinarias de la epidermis, presencia de cámaras subestomáticas. Mesófilo compuesto por tres capas de parénquima en empalizada hacia la cara adaxial y 2-3 capas hacia la cara abaxial, parénquima esponjoso compuesto por dos capas, ambos sin contenidos minerales. Venación compuesta por haces vasculares colaterales, con vaina parenquimatosa.

Vena principal. En corte transversal, epidermis similar a la presente en la cara adaxial de la lámina, en la cara abaxial, células epidérmicas de pared periclinal externa cupular; parénquima en empalizada y esponjoso ininterrumpidos hacia la cara adaxial, interrumpidos por la vaina de la vena principal hacia la abaxial, un solo haz vascular colateral, elíptico, con vaina que se extiende hacia la epidermis de la cara abaxial.

### **Orobanchaceae.**

***Castilleja integra*** Lámina 34.

Gipsovaga.

Hoja sésil, simple, linear, margen entero, nanófila.

Anatomía. En vista superficial, células epidérmicas con forma tetragonal, paredes anticlinales en forma de S o rectas; estomas de tipo anomocítico, situados en ambas caras; tricomas de dos tipos, unos no glandulares, simples, tricelulares, uniseriados, solitarios, los otros glandulares, simples, capitados, tetracelulares, uniseriados, con el ápice bicelular, los dos tipos situados en ambas caras de la lámina. En corte transversal, lámina aplanada. Cutícula de 0.72  $\mu\text{m}$  de grosor, lisa, sin inclusiones minerales subcuticulares; epidermis uniestratificada, pared periclinal externa convexa,

sin contenidos; estomas arriba del nivel de las células ordinarias de la epidermis. Mesófilo compuesto por dos capas de parénquima en empalizada hacia ambas caras de la lámina, parénquima esponjoso compuesto por 1-2 capas, ambos sin contenidos minerales. Venación compuesta por haces vasculares colaterales, sin vaina.

Vena principal. En corte transversal, lámina hundida en ambas caras; epidermis similar a la presente en la cara adaxial de la lámina, en la cara abaxial células epidérmicas de pared periclinal externa cupular; parénquima en empalizada y esponjoso interrumpidos por dos capas de tejido parenquimatoso y un grupo de fibras hacia la cara adaxial y 3-4 capas de parénquima hacia la cara abaxial; un solo haz vascular colateral, con una traza de cambium vascular, presentando xilema y floema secundarios de crecimiento limitado, ovado, sin vaina.

***Castilleja tenuiflora*** Lámina 35.

Glicofita.

Hoja sésil, simple, linear, margen entero, nanófila.

Anatomía. En vista superficial, células epidérmicas con forma tetragonal alargada, paredes anticlinales en forma de U o rectas; estomas de tipo anomocítico, situados en ambas caras; tricomas de dos tipos, unos no glandulares, simples, tetracelulares, uniseriados, solitarios, los otros glandulares, simples, capitados, tetracelulares, uniseriados, con el ápice bicelular, solitarios, los dos tipos situados en ambas caras de la lámina. En corte transversal, lámina aplanada. Cutícula de 0.98  $\mu\text{m}$  de grosor, lisa, sin inclusiones minerales subcuticulares; epidermis uniestratificada, pared periclinal externa convexa o cupular, sin contenidos; estomas arriba del nivel de las células ordinarias de la epidermis. Mesófilo compuesto por una capa de parénquima en empalizada hacia la cara adaxial y 3-4 capas de parénquima esponjoso hacia la cara abaxial, ambos sin contenidos minerales. Venación compuesta por haces vasculares colaterales, sin vaina

Vena principal. En corte transversal, epidermis con células de pared periclinal externa cupular; parénquima en empalizada interrumpido por cuatro capas de fibras subyacentes a la epidermis de la cara adaxial, parénquima esponjoso continuo, rodeando a un solo haz vascular colateral, con una traza de cambium vascular, presentando xilema y floema secundarios de crecimiento limitado, con forma de media luna, sin vaina.

### **Scrophulariaceae.**

***Leucophyllum hintoniorum*** Lámina 36.

Gipsófila.

Hoja sésil, simple, oblanceolada, margen entero, nanófila.

Anatomía. En vista superficial, células epidérmicas con forma tetragonal, poligonal y tetragonal y poligonal alargadas, paredes anticlinales rectas; estomas de tipo anisocítico, situados en ambas caras; tricomas de tres tipos, no glandulares, de estos, unos estrellados, unicelulares, solitarios, otros estrellados, multicelulares hasta de cuatro células, uniseriados, solitarios, el tercer tipo simples, multicelulares, hasta de cuatro células, uniseriados, solitarios; todos situados en ambas caras de la lámina. En corte transversal, lámina aplanada. Cutícula de 2.21  $\mu\text{m}$  de grosor, lisa, sin inclusiones minerales subcuticulares; epidermis uniestratificada, pared periclinal externa convexa o cupular, sin contenidos; estomas arriba del nivel de las células ordinarias de la epidermis. Mesófilo compuesto por dos capas de parénquima en empalizada hacia la cara adaxial y una hacia la abaxial, parénquima esponjoso compuesto por cinco capas, con ductos entre los haces vasculares, ambos con contenidos minerales de tipo drusas. Venación compuesta por haces vasculares colaterales, con xilema y floema secundarios, con un casquete de colénquima asociado al xilema y otro al floema, con vaina parenquimatosa.

Vena principal. En corte transversal, epidermis con células de pared periclinal externa cupular o cónica; parénquima en empalizada y esponjoso interrumpidos por tres capas de colénquima anular subyacentes a la cara adaxial y dos capas subyacentes a la cara abaxial, un solo haz vascular colateral, elíptico, con una traza de cambium vascular, presentando xilema y floema secundarios de crecimiento limitado, con un casquete de colénquima angular asociado al floema, con vaina parenquimatosa que se extiende hasta el colénquima anular de ambas caras

***Leucophyllum frutescens*** Lámina 37.

Glicofita.

Hoja peciolada, simple, obovada, margen entero, micrófila.

Anatomía. En vista superficial, células epidérmicas con forma tetragonal alargada, paredes anticlinales rectas; estomas de tipo anomocítico, situados en ambas caras; tricomas de dos tipos, unos no glandulares, dendríticos, multicelulares hasta de once células, uniseriados, solitarios, los otros glandulares, simples, capitados, tetracelulares, uniseriados, con el ápice bicelular, solitarios, los dos tipos situados en ambas caras de la lámina. En corte transversal, lámina aplanada. Cutícula de 3.21  $\mu\text{m}$  de grosor, con pliegues, sin inclusiones minerales subcuticulares; epidermis uniestratificada, pared periclinal externa tabular o convexa, sin contenidos; estomas arriba del nivel de las células ordinarias de la epidermis. Mesófilo compuesto por 2-3 capas de parénquima en empalizada hacia la cara adaxial y dos capas hacia la cara abaxial, parénquima esponjoso compuesto por 4-5 capas, con ductos entre los haces vasculares, ambos con contenidos minerales de tipo drusas. Venación compuesta por haces vasculares colaterales, con xilema y floema secundarios con vaina parenquimatosa, ininterrumpida.

Vena principal. En corte transversal, epidermis similar a la presente en la cara adaxial de la lámina, en la cara abaxial células epidérmicas de pared periclinal externa cupular, colenquimatosa; una capa

de colénquima anular subyacente a la epidermis de la cara abaxial, parénquima en empalizada interrumpido hacia ambas caras, parénquima esponjoso continuo, un solo haz vascular colateral, con una traza de cambium vascular, presentando xilema y floema secundarios de crecimiento limitado, elíptico, con un casquete de colénquima angular asociado al floema, con vaina parenquimatosa.

## **BORAGINALES.**

### **Namaceae.**

***Nama stevensii*** Lámina 38.

Gipsófila.

Hoja sésil, simple, linear, margen entero, leptófila.

Anatomía. En vista superficial, células epidérmicas con forma tetragonal o poligonal alargadas, paredes anticlinales rectas; estomas de tipo anomocítico, situados en ambas caras; tricomas no glandulares, simples, unicelulares, papilados, solitarios, situados en ambas caras de la lámina. En corte transversal, lámina aplanada, revoluta. Cutícula de 0.79  $\mu\text{m}$  de grosor, lisa, sin inclusiones minerales subcuticulares; epidermis uniestratificada, pared periclinal externa convexa o cupular, sin contenidos; estomas al mismo nivel que las células ordinarias de la epidermis. Mesófilo compuesto por 3-4 capas de parénquima en empalizada hacia la cara adaxial y 2-3 capas hacia la cara abaxial, parénquima esponjoso compuesto por dos capas, ambos sin contenidos minerales. Venación compuesta por haces vasculares colaterales, con vaina parenquimatosa; notoriamente las vainas de todos los órdenes de venación se fusionan con la vaina de la vena principal.

Vena principal. En corte transversal, epidermis similar a la presente en la cara adaxial de la lámina, en la cara abaxial, células epidérmicas de pared periclinal externa cupular; parénquima en empalizada y esponjoso interrumpidos, rodeando a un solo haz vascular colateral, con una traza de

cambium vascular, presentando xilema y floema secundarios de crecimiento limitado, elíptico, con vaina parenquimatosa.

***Nama canescens*** Lámina 39.

Gipsófila.

Hoja sésil, simple, linear, margen entero, leptófila.

Anatomía. En vista superficial, células epidérmicas con forma tetragonal, poligonal o poligonal alargada, paredes anticlinales rectas; estomas de tipo anomocítico, situados en ambas caras; tricomas de dos tipos, unos no glandulares, simples, unicelulares, papilados, solitarios, los otros glandulares, simples, tricelulares, uniseriados, solitarios, los dos tipos situados en ambas caras de la lámina. En corte transversal, lámina semicircular, Cutícula de 1.13  $\mu\text{m}$  de grosor, lisa, sin inclusiones minerales subcuticulares; epidermis uniestratificada, pared periclinal externa tabular, convexa o cónica, sin contenidos; estomas arriba del nivel de las células ordinarias de la epidermis. Mesófilo compuesto por dos capas de parénquima en empalizada hacia ambas caras de la lámina, parénquima esponjoso compuesto por 4-5 capas, ambos sin contenidos minerales. Venación compuesta por haces vasculares colaterales, con vaina parenquimatosa.

Vena principal. En corte transversal, epidermis similar a la presente en la lámina; parénquima en empalizada y esponjoso ininterrumpidos, rodeando a un solo haz vascular colateral, con una traza de cambium vascular, presentando xilema y floema secundarios de crecimiento limitado, circular, con un casquete de fibras asociado al floema, con vaina parenquimatosa.

**Boraginaceae.**

***Antiphytum hintoniorum*** Lámina 40.

Gipsófila.

Hoja sésil, simple, linear, margen entero, leptófila.

Anatomía. En vista superficial, células epidérmicas con forma tetragonal alargada, paredes anticlinales rectas; estomas de tipo anomocítico, situados en ambas caras; tricomas no glandulares, simples, unicelulares, papilados, solitarios, situados en ambas caras de la lámina. En corte transversal, lámina semiaplanada. Cutícula de 1.18  $\mu\text{m}$  de grosor, lisa, sin inclusiones minerales subcuticulares; epidermis uniestratificada, pared periclinal externa convexa, colenquimatoso, sin contenidos; estomas hundidos con respecto del nivel de las células ordinarias de la epidermis. Mesófilo compuesto por 2-3 capas de parénquima en empalizada hacia ambas caras de la lámina, parénquima esponjoso compuesto por seis capas, ambos sin contenidos minerales. Venación compuesta por haces vasculares colaterales, sin vaina.

Vena principal. En corte transversal, epidermis similar a la presente en la lámina; parénquima en empalizada y esponjoso ininterrumpidos, rodeando a un solo haz vascular colateral, con una traza de cambium vascular, presentando xilema y floema secundarios de crecimiento limitado, elíptico, sin vaina.

***Antiphytum heliotropioides*** Lámina 41.

Gipsovaga.

Hoja sésil, simple, linear, margen entero, nanófila.

Anatomía. En vista superficial, células epidérmicas con forma tetragonal alargada, paredes anticlinales rectas o en forma de S; estomas de tipo anomocítico, situados en ambas caras; tricomas no glandulares, simples, unicelulares, papilados, solitarios, situados en ambas caras de la lámina. En corte transversal, lámina aplanada. Cutícula de 1.32  $\mu\text{m}$  de grosor, lisa, sin inclusiones minerales subcuticulares; epidermis uniestratificada, pared periclinal externa convexa, sin contenidos; estomas arriba de las células ordinarias de la epidermis. Mesófilo compuesto por dos capas de

parénquima en empalizada hacia ambas caras de la lámina, la capa más externa de tamaño mayor, parénquima esponjoso compuesto por dos a tres capas, ambos sin contenidos minerales. Venación compuesta por haces vasculares colaterales, con vaina parenquimatosa.

Vena principal. En corte transversal, epidermis similar a la presente en la lámina en la cara adaxial, en la cara abaxial, células epidérmicas de pared periclinal externa cupular, colenquimatosa; parénquima en empalizada ininterrumpido y esponjoso interrumpido, un solo haz vascular colateral, circular, con vaina parenquimatosa.

***Phacelia sivinskii*** Lámina 42.

Gipsófila.

Hoja sésil, simple, linear, margen entero, micrófila.

Anatomía. En vista superficial, células epidérmicas con forma tetragonal alargada, paredes anticlinales en forma de S; estomas de tipo anomocítico, situados en ambas caras; tricomas de dos tipos, unos no glandulares, simples, unicelulares, solitarios, los otros glandulares, simples, multicelulares, con el pie unicelular y el ápice multicelular, solitarios, ambos tipos situados en ambas caras de la lámina. En corte transversal, lámina aplanada. Cutícula de 2.08  $\mu\text{m}$  de grosor, lisa, sin inclusiones minerales subcuticulares; epidermis uniestratificada, pared periclinal externa tabular, convexa o cónica, sin contenidos; estomas arriba del nivel de las células ordinarias de la epidermis. Mesófilo compuesto por una capa de parénquima en empalizada hacia la cara adaxial y 5-6 capas de parénquima esponjoso hacia la cara abaxial, ambos sin contenidos minerales. Venación compuesta por haces vasculares colaterales, sin vaina.

Vena principal. En corte transversal, epidermis con células de paredes periclinales externas cupulares, parénquima en empalizada y esponjoso interrumpidos por seis capas de tejido parenquimatoso hacia la cara adaxial y 5-7 capas del mismo tejido hacia la cara abaxial, las capas

más internas rodeando a un solo haz vascular colateral, con una traza de cambium vascular, presentando xilema y floema secundarios de crecimiento limitado, con forma de media luna, sin vaina.

***Tiquilia hispidissima*** Lámina 43.

Gipsovaga.

Hoja sésil, simple, linear, margen entero, leptófila.

Anatomía. En vista superficial, células epidérmicas con forma poligonal alargada, paredes anticlinales rectas; estomas de tipo anomocítico, situados en ambas caras; tricomas de dos tipos, unos no glandulares, simples, unicelulares, solitarios, los otros glandulares, simples, capitados, tricelulares, uniseriados, solitarios, los dos tipos situados en ambas caras de la lámina. En corte transversal, lámina aplanada, revoluta. Cutícula de 0.85 µm de grosor, lisa, sin inclusiones minerales subcuticulares; epidermis uniestratificada, pared periclinal externa tabular o convexa, sin contenidos; estomas arriba del nivel de las células ordinarias de la epidermis. Mesófilo compuesto por una capa de parénquima en empalizada hacia ambas caras de la lámina, sin contenidos minerales, parénquima esponjoso compuesto por 3-4 capas, con contenidos minerales de tipo drusas. Venación compuesta por haces vasculares colaterales, sin vaina.

Vena principal. En corte transversal, epidermis similar a la presente en la lámina; parénquima en empalizada y esponjoso ininterrumpidos, rodeando a un solo haz vascular, colateral, circular, con el xilema agrupado hacia la cara adaxial, abundantes fibras formando un semicírculo con el floema a su alrededor, sin vaina.

***Tiquilia greggii*** Lámina 44.

Gipsovaga.

Hoja peciolada, simple, elíptica, margen entero, leptófila.

Anatomía. En vista superficial, células epidérmicas con forma tetragonal alargada, paredes anticlinales rectas; estomas de tipo anomocítico, situados en ambas caras; tricomas de dos tipos, un tipo no glandulares, simples, unicelulares, solitarios, los otros glandulares, simples, capitados, tricelulares, uniseriados, solitarios, los dos tipos situados en ambas caras de la lámina. En corte transversal, lámina aplanada, revoluta. cutícula de 0.83  $\mu\text{m}$  de grosor, lisa, sin inclusiones minerales subcuticulares; epidermis uniestratificada, pared periclinal externa convexa, sin contenidos; estomas arriba del nivel de las células ordinarias de la epidermis. Mesófilo compuesto por una capa de parénquima en empalizada hacia la cara adaxial y dos capas hacia la cara abaxial, de tamaño menor; parénquima esponjoso compuesto por dos capas, ambos sin contenidos minerales. Venación compuesta por haces vasculares colaterales, sin vaina.

Vena principal. En corte transversal, epidermis similar a la presente en la lámina; parénquima en empalizada y esponjoso ininterrumpidos hacia la cara adaxial, interrumpidos hacia la cara abaxial por 5-6 capas de tejido parenquimatoso, un solo haz vascular colateral, con una traza de cambium vascular, presentando xilema y floema secundarios de crecimiento limitado, elíptico, sin vaina.

## **ASTERALES.**

### **Asteraceae**

***Gaillardia gypsophila*** Lámina 45.

Gipsófila.

Hoja peciolada, simple, elíptica, margen entero-lobado, micrófila.

Anatomía. En vista superficial, células epidérmicas con forma tetragonal y tetragonal alargada, paredes anticlinales rectas o en forma de S; estomas de tipo anomocítico, situados en ambas caras; tricomas de dos tipos, unos no glandulares, simples, multicelulares, de hasta nueve células,

uniseriados, solitarios, los otros glandulares, simples, bicelulares, sésiles, de forma esférica, solitarios, dispuestos sobre depresiones de la epidermis, los dos tipos situados en ambas caras de la lámina. En corte transversal, Lámina aplanada. Cutícula de 1.07  $\mu\text{m}$  de grosor, lisa, sin inclusiones minerales subcuticulares; epidermis uniestratificada, pared periclinal externa convexa, sin contenidos; estomas al mismo nivel que las células ordinarias de la epidermis. Mesófilo compuesto por dos capas de parénquima en empalizada hacia ambas caras de la lámina, parénquima esponjoso compuesto por dos capas, ambos sin contenidos minerales. Venación compuesta por haces vasculares colaterales, con xilema y floema secundarios, sin vaina.

Vena principal. En corte transversal, epidermis con células de pared periclinal externa cupular; parénquima en empalizada y esponjoso interrumpidos por 5-6 capas de tejido parenquimatoso, hacia la cara adaxial y 4-5 capas del mismo tejido hacia la cara abaxial, un solo haz vascular colateral, circular, sin vaina.

***Gaillardia multiceps*** Lámina 46.

Gipsovaga.

Hoja peciolada, simple, oblanceolada, margen entero, micrófila.

Anatomía. En vista superficial, células epidérmicas con forma tetragonal, paredes anticlinales rectas o en forma de S; estomas de tipo anomocítico, situados en ambas caras; tricomas de dos tipos, unos no glandulares, simples, multicelulares, hasta de seis células, uniseriados, solitarios, los otros glandulares, simples, bicelulares, de forma esférica, solitarios, dispuestos sobre depresiones de la epidermis, los dos tipos situados en ambas caras de la lámina. En corte transversal, lámina aplanada. Cutícula de 0.93  $\mu\text{m}$  de grosor, lisa, sin inclusiones minerales subcuticulares; epidermis uniestratificada, pared periclinal externa convexa, sin contenidos; estomas al mismo nivel que las células ordinarias de la epidermis. Mesófilo compuesto por dos capas de parénquima en empalizada

hacia la cara adaxial y 2-3 capas hacia la cara abaxial, parénquima esponjoso compuesto por dos capas, ambos sin contenidos minerales. Venación compuesta por haces vasculares colaterales, con vaina parenquimatosa.

Vena principal. En corte transversal, epidermis similar a la presente en la cara adaxial de la lámina, en la cara abaxial, células epidérmicas de paredes periclinales externas cupulares; parénquima en empalizada y esponjoso interrumpidos por la vaina de la vena principal hacia ambas caras de la lámina, un solo haz vascular colateral, con una traza de cambium vascular, presentando xilema y floema secundarios de crecimiento limitado, elíptico, con un grupo de fibras hacia la cara adaxial no asociado al haz vascular, con vaina parenquimatosa que se extiende hacia la epidermis de ambas caras.

***Gaillardia pinnatifida*** Lámina 47.

Glicofita.

Hoja peciolada, simple, oblanceolada, margen pinnatifido, micrófila.

Anatomía. En vista superficial, células epidérmicas con forma tetragonal alargada, paredes anticlinales en forma de S; estomas de tipo anomocítico, situados en ambas caras; tricomas de dos tipos, unos no glandulares, simples, multicelulares, hasta de once células, uniseriados, solitarios, los otros glandulares, simples, bicelulares, de forma esférica, solitarios, dispuestos sobre depresiones de la epidermis, los dos tipos situados en ambas caras de la lámina. En corte transversal, lámina aplanada. Cutícula de 0.78  $\mu\text{m}$  de grosor, lisa, sin inclusiones minerales subcuticulares; epidermis uniestratificada, pared periclinal externa convexa o cónica, sin contenidos; estomas al mismo nivel que las células ordinarias de la epidermis. Mesófilo compuesto por una capa de parénquima en empalizada hacia ambas caras de la lámina, parénquima esponjoso compuesto por tres capas,

ambos sin contenidos minerales. Venación compuesta por haces vasculares colaterales, con vaina parenquimatosa.

Vena principal. En corte transversal, epidermis con células de pared periclinal externa cupular; parénquima en empalizada y esponjoso interrumpidos por la vaina de la vena principal hacia ambas caras de la lámina, tres haces vasculares colateral, con una traza de cambium vascular, presentando xilema y floema secundarios de crecimiento limitado, circular, con vaina parenquimatosa que se extiende hacia la epidermis de ambas caras.

***Haploestes gregii*** Lámina 48.

Gipsófila.

Hoja sésil, simple, linear, margen entero, nanófila.

Anatomía. En vista superficial, células epidérmicas con forma tetragonal y poligonal alargada, paredes anticlinales rectas; estomas de tipo anisocítico, situados en ambas caras; tricomas ausentes.

En corte transversal, lámina semiaplanada. Cutícula de 0.83  $\mu\text{m}$  de grosor, con pliegues, sin inclusiones minerales subcuticulares; epidermis uniestratificada, pared periclinal externa convexa o cónica, sin contenidos; estomas al mismo nivel que las células ordinarias de la epidermis. Mesófilo compuesto por dos capas de parénquima en empalizada hacia ambas caras de la lámina, parénquima esponjoso compuesto por 3-4 capas, ambos sin contenidos minerales. Venación compuesta por haces vasculares colaterales, sin vaina.

Vena principal. En corte transversal, epidermis con células de pared periclinal externa cupular; parénquima en empalizada y esponjoso ininterrumpidos rodeando a un solo haz vascular colateral, con una traza de cambium vascular, presentando xilema y floema secundarios de crecimiento limitado, circular, sin vaina.

***Sartwellia flaveriae*** Lámina 49.

Gipsófila.

Hoja sécil, simple, linear, margen entero, nanófila.

Anatomía. En vista superficial, células epidérmicas con forma tetragonal, poligonal y poligonal alargada, paredes anticlinales rectas; estomas de tipo anomocítico, situados en ambas caras; tricomas glandulares, simples, multicelulares, hasta de cinco células, uniseriados, situados en ambas caras de la lámina. En corte transversal, lámina aplanada. Cutícula de 1.47  $\mu\text{m}$  de grosor, con pliegues, sin inclusiones minerales subcuticulares; epidermis uniestratificada, pared periclinal externa convexa o cupular, sin contenidos; estomas al mismo nivel que las células ordinarias de la epidermis. Mesófilo compuesto por dos capas de parénquima en empalizada hacia la cara adaxial y 2-3 capas hacia la cara abaxial; parénquima esponjoso compuesto por 3-4 capas, ambos sin contenidos minerales; canales próximos al xilema y al floema. Venación compuesta por haces vasculares colaterales, con xilema y floema secundarios, sin vaina.

Vena principal. En corte transversal, epidermis similar a la presente en la lámina; parénquima en empalizada y esponjoso con canales hacia ambas caras, ininterrumpidos, rodeando a un solo haz vascular colateral, con una traza de cambium vascular, presentando xilema y floema secundarios de crecimiento limitado, circular, sin vaina.

#### **4.2 Porcentaje de las características morfológicas y anatómicas de las hojas, en los tres grupos de acuerdo con su afinidad a suelos yesosos.**

Se elaboraron tres cuadros comparativos con las características morfológicas y anatómicas de la hoja en las especies estudiadas. En el Apéndice 1, se representan las especies ordenadas siguiendo el orden establecido en APG IV, en el Apéndice 2, las especies están ordenadas de acuerdo al grupo

al que pertenecen según su afinidad a suelos yesosos. En el Cuadro 2, se muestra el porcentaje de las características anatómicas en cada grupo estudiado.

**Cuadro 2.** Porcentaje de las especies con cada una de las características morfológicas y anatómicas en cada grupo de estudio definido por su afinidad a suelos yesosos (VS:=Vista superficial, CT:=Corte transversal, PPE:=Pared periclinal externa).

Caracter		Gipsófilas	Gipsovagas	Glicofitas
		%	%	%
<b>A. Morfología de la hoja</b>				
Pecíolo	Presencia	64	47	43
	Ausencia	36	53	57
Tipo	Simple	100	95	100
	Compuesta	0	5	0
Lámina, forma	Acerosa	0	5	0
	Linear	45	37	28
	Lanceolada	4	5	14
	Oblanceolada	14	5	14
	Orbicular	4	0	0
	Elíptica	9	16	0
	Ovada	9	5	14
	Obovada	4	10	14
	Espatulada	9	0	14
	Arriñonada	0	5	0
	Cordada	0	10	0
Lámina, margen	Entero	86	68	71
	Ondulado	4	0	0
	Dentado	4	0	14
	Serrulado	0	10	0
	Lobado	4	0	0
	Pinnatífido	0	0	14
	Crispado	0	5	0
	Lobulado	0	16	0
Lámina, tamaño	Leptófila	32	26	28
	Nanófila	50	53	43
	Micrófila	18	14	28
	Mesófila	0	5	0
Lámina, forma en CT	Plana	77	84	100
	Semiaplanada	18	5	0
	Semicircular	4	5	0
	Circular	0	5	0
Lámina, recurvamiento	Presencia	14	0	14
<b>B. Anatomía foliar</b>				

<b>I. Epidermis en vista superficial</b>		%	%	%
Células epidérmicas, forma en VS *Algunas especies tienen más de dos tipos	Tetragonal	27	37	0
	Tetragonal alargada	59	68	100
	Poligonal	36	21	0
	Poligonal alargada	41	31	0
Paredes anticlinales, forma *Algunas especies tienen más de dos tipos	Recta	82	63	57
	En S	27	63	43
	En U	9	42	14
	En V	4	5	0
Estomas, tipo	Anomocítico	59	73	57
	Anisocítico	14	5	14
	Paracítico	23	5	28
	Diacítico	0	5	0
	Helicocítico	0	5	0
	Halteriforme	4	0	0
Estomas, posición con respecto a las células ordinarias de la epidermis * <i>T. rhizomatosa</i> (gipsófila) tiene tanto estomas hundidos como estomas por arriba de la epidermis.	Hundidos	14	5	0
	Al mismo nivel	68	58	71
	Arriba	23	37	28
Tipo de hoja de acuerdo a la posición de los estomas	Anfistomática	100	95	100
	Hipostomática	0	5	0
Tricomas	Presentes	68	58	71
	Ausentes	32	42	29
	Glandulares, cuando presentes	41	26	57
	No glandulares, cuando presentes	54	58	71
<b>II. Epidermis en corte transversal</b>				
Cutícula	Grosor promedio ( $\mu\text{m}$ )	1.87	1.81	2.05
		%	%	%
	Presencia de pliegues	18	47	14
	Inclusiones minerales subcuticulares	14	5	14

PPE, forma *Algunas especies tienen más de dos tipos	Cóncava	0	5	0
	Tabular	41	42	28
	Convexa	100	95	100
	Cónica	32	26	43
	Cupular	23	16	28
	Papila	4	0	0
	Gibosa	4	5	0
PPE. Colenquimatos a	Presencia	9	26	14
Contenidos	Presencia	4	10	14
<b>III. Mesófilo</b>		<b>%</b>	<b>%</b>	<b>%</b>
Tipo	Indiferenciado empalizada	0	5	0
	Indiferenciado esponjoso	4	5	0
	Isolateral	91	74	86
	Dorsiventral	4	16	14
Cámaras subestomáticas	Presencia	4	10	14
Parénquima en empalizada, contenidos minerales	Drusas	18	5	14
	Rafidios	9	21	14
Parénquima esponjoso, contenidos minerales	Drusas	23	26	37
	Rafidios	0	21	0
Estructuras internas especializadas en secreción	Canales con células epiteliales	4	0	14
	Ductos sin células epiteliales	4	0	0
Venas secundarias	Colénquima angular asociado al haz vascular	4	5	14
	Fibras lignificadas asociadas al haz vascular	9	0	14
	Crecimiento secundario	14	5	14
	Vaina parenquimatosa	32	26	57
<b>IV. Vena principal</b>		<b>%</b>	<b>%</b>	<b>%</b>
Cutícula	Presencia de pliegues	18	26	14
Células epidérmicas, forma de la PPE en CT *Algunas especies tienen más de dos tipos	Cóncava	0	5	0
	Tabular	23	37	28
	Convexa	68	84	71
	Cónica	23	21	14
	Cupular	54	52	86
	Gibosa	4	5	0

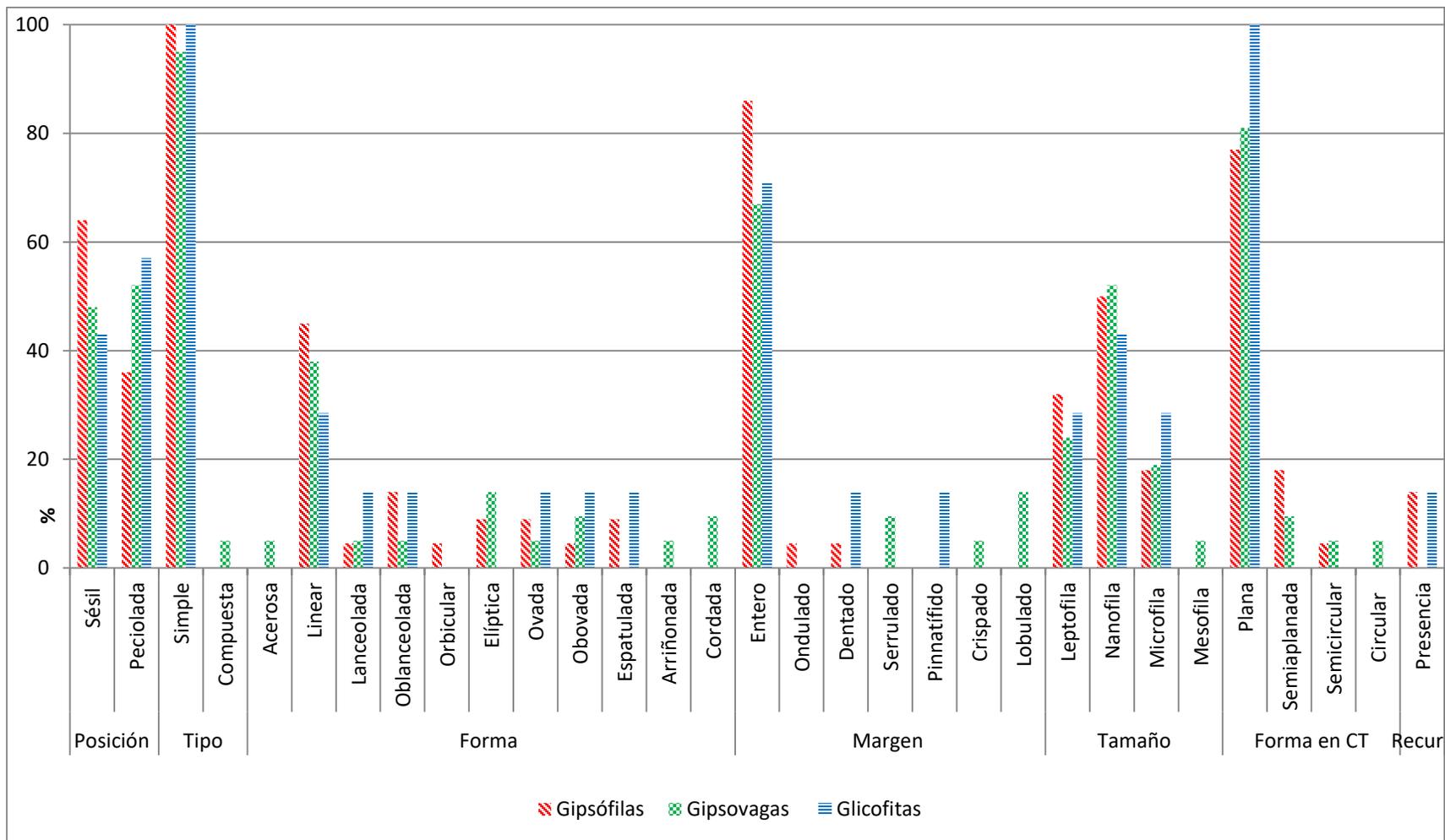
Células epidérmicas	PPE colenquimatososa presencia	14	32	28
Parénquima en empalizada	Ininterrumpido	54	47	14
	Interrumpido en esta zona	45	53	86
Parénquima esponjoso	Ininterrumpido	64	53	29
	Interrumpido en esta zona	36	47	71
Parénquima no clorofílico	Presencia	18	31	28
Colénquima anular no asociado al haz vascular	Presencia	14	21	14
Fibras lignificadas no asociadas al haz vascular	Presencia	9	16	14
Número de haces vasculares	Uno	95	89	86
	Más de uno	4	10	14
Fibras asociadas al haz vascular	Lignificadas	18	21	14
	Gelatinosas	0	5	0
Crecimiento secundario	Presencia	54	58	86
Vaina parenquimatos a	Presencia	36	21	71

#### **4.3 Análisis de las características morfológicas y anatómicas de las hojas, en los tres grupos de acuerdo con su afinidad a suelos yesosos.**

##### **4.3.1 Morfología de la hoja (Gráfico 1).**

Lo común entre las gipsófilas es presentar hojas sésiles con 64%, mientras que entre las gipsovagas y entre las glicofitas, es más frecuente observar hojas pecioladas con 53% y 57% de presencia respectivamente. Solo una especie gipsovaga posee hojas compuestas, lo común son las hojas simples con valores de 100% entre las gipsófilas y las glicofitas. La forma de la hoja más común es la linear en los tres grupos, principalmente entre las gipsófilas con un 45%, seguido por las gipsovagas con 37% y las glicofitas con el 28%. Las demás formas de la hoja tienen porcentajes menores de 16% en los tres grupos de plantas; las gipsovagas muestran mayor diversidad en la forma de las hojas. El margen de la lámina más común es el entero presente en el 86% de las gipsófilas, 68% de las

gipsovagas y 71% de las glicofitas. Los demás tipos de margen se presentan en porcentajes menores de 16% de las especies de los tres grupos, resaltando que las glicofitas son las únicas con el margen pinnatífido en el 14% de las especies, mientras que las gipsovagas son las únicas con el margen lobulado en el 16% de las especies. Las hojas generalmente tienen tamaños pequeños; las nanófilas son las más frecuentes entre las gipsófilas, gipsovagas y glicofitas con 50%, 53% y 43%, respectivamente, seguidas por las leptófilas con porcentajes de 32%, 24% y 28.5 en las gipsófilas, gipsovagas y glicofitas, respectivamente. Las mesófilas solamente se encontraron en el 5% de las gipsovagas. Las formas más usuales de las láminas en corte transversal son láminas aplanadas presentes en el 100% de las especies glicofitas, seguidas de las gipsovagas y gipsófilas con 84% y 77%, respectivamente. Las gipsovagas presentan mayor variación con formas semiaplanadas, semicirculares y circulares. Las láminas no muestran curvatura, excepto en el 14% de las glicofitas hacia la cara adaxial, así como en el 9% de las gipsófilas, además del 4% de las gipsófilas en la cara abaxial.



**Gráfico 1.** Características morfológicas de la hoja y porcentaje de especies que las presentan. Forma en CT: Forma en corte transversal; Recur: Recurvamiento de la lámina.

#### 4.3.2 Epidermis en vista superficial (Gráfico 2).

Un alto porcentaje de gipsófilas tienen células epidérmicas de forma tetragonal alargada, poligonal alargada y poligonal, con 59%, 41%, y 36% respectivamente. Todas las glicofitas tienen células tetragonales alargadas, mientras que, en las gipsovagas, se presenta la forma tetragonal alargada, tetragonal, poligonal alargada y la poligonal. La forma de las paredes anticlinales que aparece con mayor frecuencia es la recta para los tres grupos de especies con porcentajes de 82% en las gipsófilas, 63% de las gipsovagas y 57% de las glicofitas, aunque se observan combinaciones de más de una forma en una misma hoja. La segunda forma más común de las paredes anticlinales en todos los grupos es la de S, con valores de 27%, 63% y 43%, respectivamente. Los tipos de estomas más frecuentes para todos los grupos fueron el anomocítico, en 59% de las gipsófilas, 73% de las gipsovagas y 57% de las glicofitas, seguido del tipo paracítico con porcentajes del 23% de las gipsófilas, 28% de las glicofitas y 5% en las gipsovagas. Las gipsovagas presentan otros tipos de estomas, como el diacítico y el helicocítico que no se observaron en las gipsófilas ni en las glicofitas. Los estomas se encuentran en tres posiciones diferentes, es común observarlos al mismo nivel que las células ordinarias de la epidermis, esta característica se presenta en el 68% de las gipsófilas, el 58% de las gipsovagas y el 71 % de las glicofitas. La segunda posición más común de los estomas es por arriba de las células ordinarias de la epidermis, está presente en un 23% de las gipsófilas, y en un 48% en las gipsovagas y 28%glicofitas. La posición menos común es la de los estomas hundidos, observada en 14% de las gipsófilas y 5% de las gipsovagas.

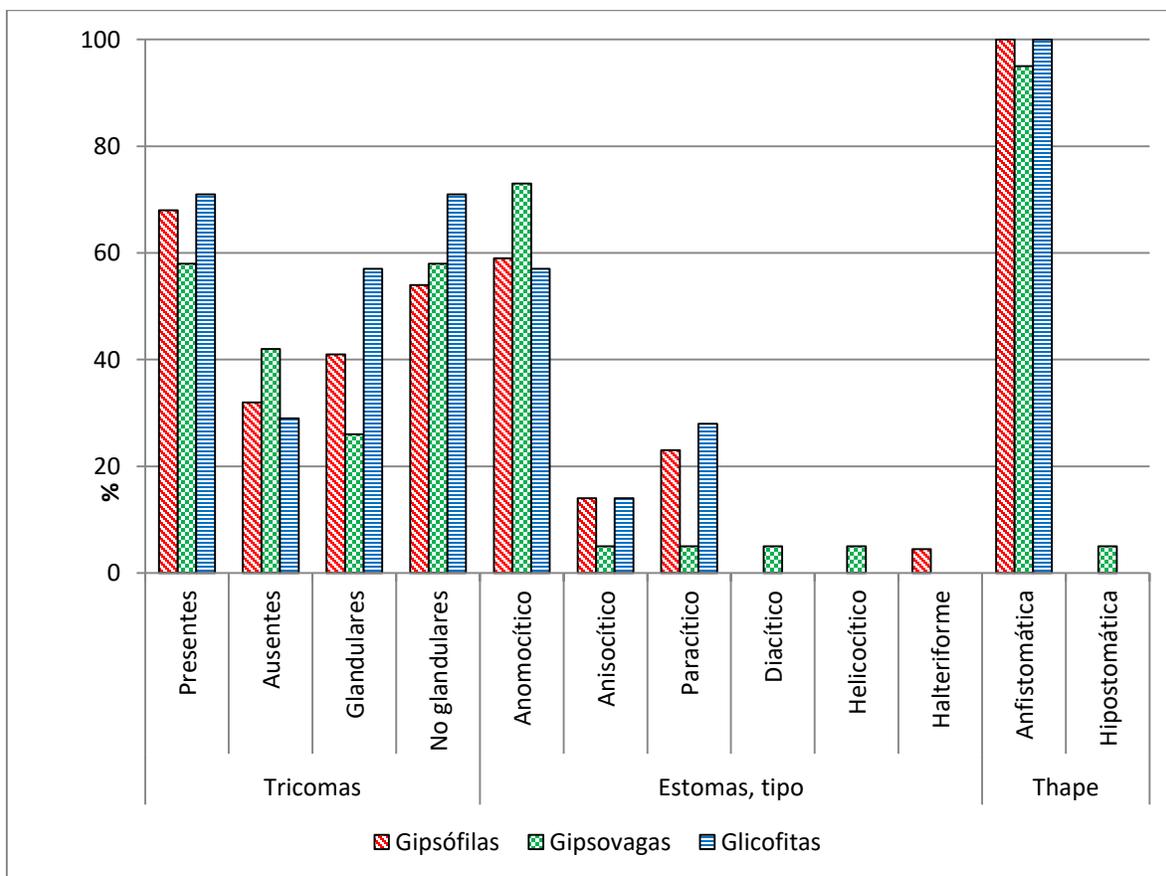
Las hojas anfistomáticas se observaron en todas las gipsófilas y glicofitas, mientras que las hipostomáticas se observaron solamente en una especie gipsovaga (5%). La presencia de tricomas es común en los tres grupos, con valores mayores al 50%, el 68% en las gipsófilas, 58% en las gipsovagas y sobre todo en las glicofitas, donde el 71% de las especies poseen tricomas.

#### 4.3.3 Epidermis en corte transversal (Gráfico 3).

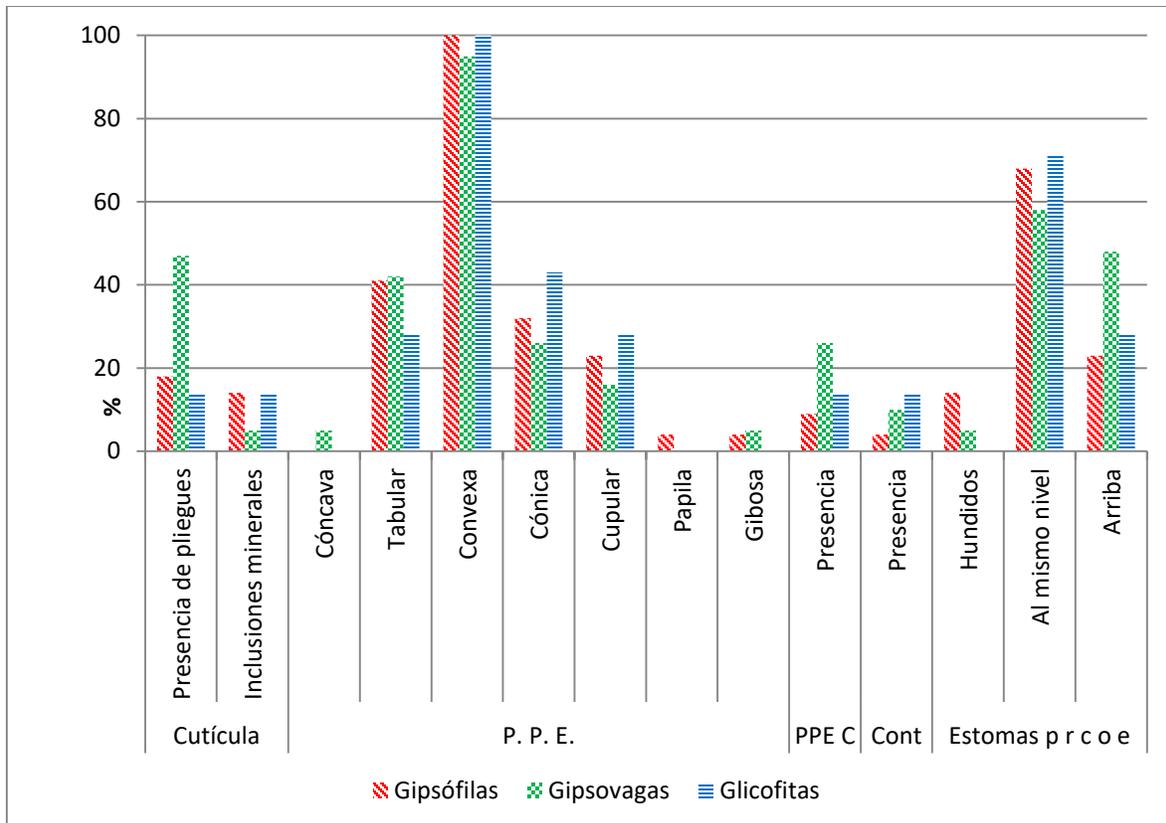
El grosor de la cutícula es muy similar en las gipsófilas y las gipsovagas con un promedio de 1.87  $\mu\text{m}$  y 1.81  $\mu\text{m}$  respectivamente, con una mayor variación en las gipsovagas, mientras que las glicofitas presentan el valor más alto con 2.05  $\mu\text{m}$  de grosor. Los pliegues en la cutícula se observaron en los tres grupos, en 47% de las gipsovagas, 18% de las gipsófilas, y 14% de las glicofitas. Las inclusiones minerales subcuticulares son poco frecuentes y se observaron en tan solo el 14% de las gipsófilas y glicofitas y en el 5% de las gipsovagas. La forma de la pared periclinal externa es muy variable en todas las especies, encontrándose combinaciones entre las siete formas observadas. Las gipsófilas y las gipsovagas presentan mayor variación que las glicofitas. Con excepción de las gipsovagas en donde el porcentaje es ligeramente menor, en las gipsófilas y glicofitas se observaron paredes convexas en todas las especies. La forma tabular se encuentra en porcentajes altos en gipsófilas (41%) y gipsovagas (42%), siendo la forma cónica la que presenta el porcentaje más alto de las glicofitas 43%, esta última forma también es común en las gipsófilas y gipsovagas. Las formas de papila y gibosas solamente se encontraron en el 4% de las gipsófilas, 5% de las gipsovagas mostraron la forma gibosa y en las glicofitas no se observaron. Las paredes periclinales externas colenquimatosas se encuentran en todos los grupos, siendo las gipsovagas las que presentan el valor más alto (26%), seguidas de las glicofitas (14%) y de las gipsófilas (9%). Los contenidos en las células epidérmicas se observaron tan solo en 4% de las gipsófilas, en el 10% de las gipsovagas y 14% de las glicofitas.

Los estomas se encuentran en tres posiciones diferentes, lo más común es observarlos al mismo nivel que las células ordinarias de la epidermis, esta característica se presenta en el 68% de las gipsófilas, el 52% de las gipsovagas y el 71 % de las glicofitas. La segunda posición más común de los estomas es por arriba de las células ordinarias de la epidermis, está presente en un 23% de las gipsófilas, y en un 28.5% de las gipsovagas y glicofitas. La posición menos común es la de estomas

hundidos, observada en 14% de las gipsófilas y 9.5% de las gipsovagas. Debe resaltarse que de los caracteres de la epidermis, las gipsófilas y gipsovagas presentan una alta variación en la forma de la célula en vista superficial, mientras que las glicofitas tan solo tienen forma tetragonal alargada; que la forma recta de las paredes anticlinales muestra un porcentaje mayor en las gipsófilas, que hay un mayor porcentaje de gipsófilas con estomas hundidos respecto a las células ordinarias de la epidermis, respecto a las gipsovagas o glicofitas que no presentan esta característica, que el grosor promedio de la cutícula es menor en las gipsófilas y gipsovagas, que hay mayor variación en la forma de la pared periclinal externa en las gipsófilas. Por último, la PPE colenquimatosa y los contenidos se encuentra en un porcentaje reducido de especies gipsófilas en comparación con los porcentajes de gipsovagas o glicofitas que los presentan.



**Gráfico 2.** Características anatómicas de la epidermis en vista superficial y porcentaje de especies que las presentan. Thape: Tipo de hoja de acuerdo a la posición de los estomas.



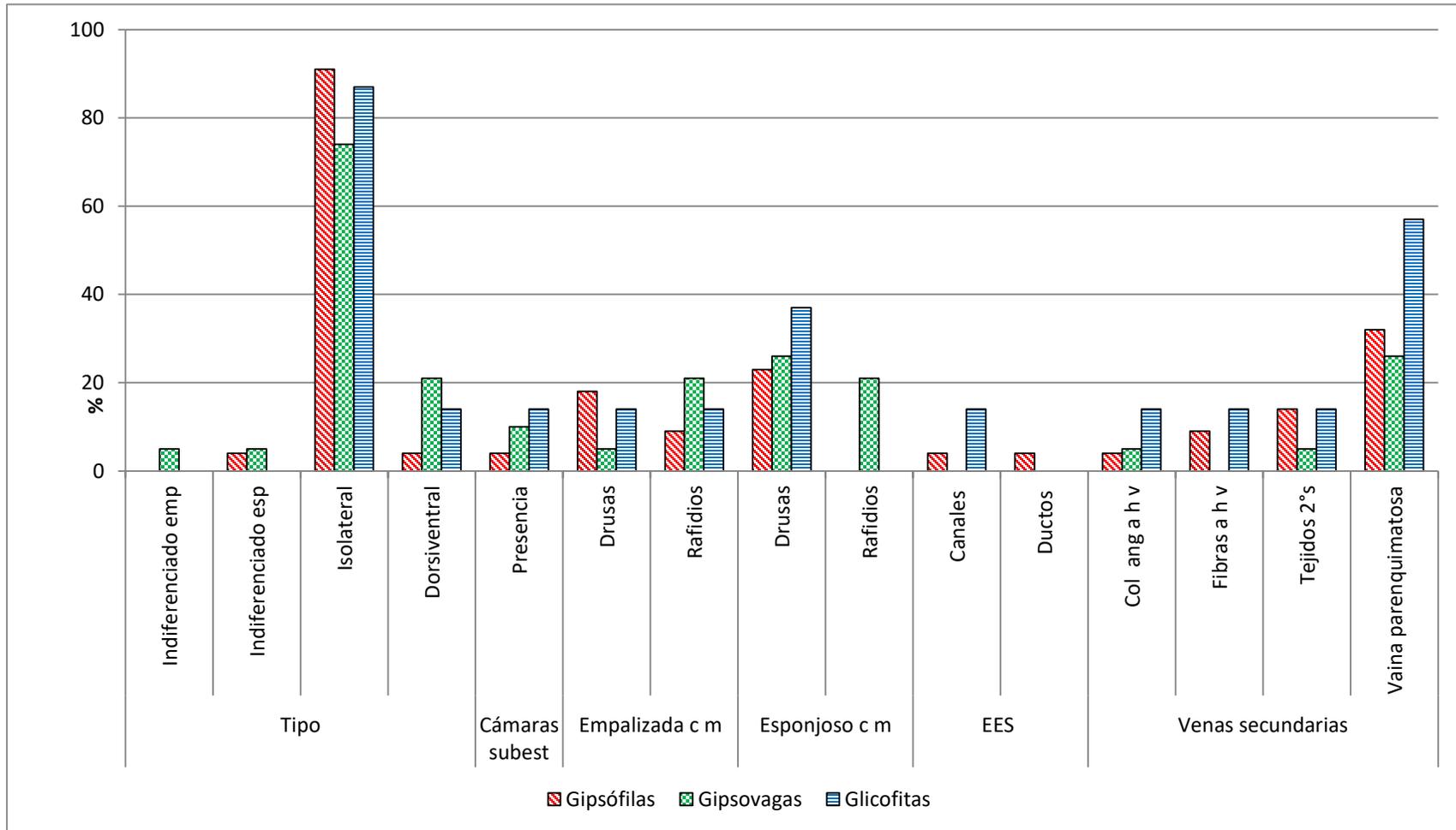
**Gráfico 3.** Características anatómicas de la epidermis en corte transversal y porcentaje de especies que las presentan. PPE: forma de la pared periclinal externa; Cont.: Contenidos; PPE C: Pared periclinal externa colenquimatosa; Estomas prcoe: Posición de los estomas con respecto a las células ordinarias de la epidermis.

#### 4.3.4 Mesófilo (Gráfico 4).

El principal tipo de mesófilo en los tres grupos es el isolateral; se presentó en el 91% de las especies gipsófilas, 74% de las gipsovagas y 87% de las glicofitas, el dorsiventral esta presentó en el 4% de las gipsófilas, 21% de las gipsovagas y 14% de las glicofitas. El mesófilo indiferenciado esponjoso se observó solo en el 4% de las gipsófilas y el 5% de las gipsovagas, mientras que el mesófilo indiferenciado en empalizada solo se presentó en 5% de las gipsovagas. Las cámaras subestomáticas son poco comunes en el mesófilo, el porcentaje más alto se presenta en las glicofitas (14%), seguida de las gipsovagas (10%) y de las gipsófilas (4%). Los contenidos minerales en el mesófilo corresponden a drusas o rafidios, tanto en el parénquima en empalizada como en el esponjoso, cabe

señalar que los rafidios del parénquima esponjoso solo se observaron en el 21% de las gipsovagas. En las gipsófilas las drusas se distribuyen en el parénquima en empalizada en un porcentaje más alto (18%), seguidas de las glicofitas (14%) y las gipsovagas (5%). El porcentaje de especies con rafidios en el mismo parénquima se comporta a la inversa con 21% en gipsovagas, 14% en glicofitas y 9% en gipsófilas. El porcentaje más alto de especies con drusas en el parénquima esponjoso se observa en las glicofitas (37%), seguido por las gipsovagas (26%), mientras que en las gipsófilas solo es de 23%. Las gipsófilas estudiadas presentan estructuras internas especializadas en secreción, ductos (4%) y canales (4%), mientras que las gipsovagas no presentan estas estructuras y el 14% de las glicofitas presentan canales. Las venas secundarias tienen haces vasculares colaterales en todas las especies estudiadas de los tres grupos, con colénquima angular asociado al haz vascular en el 14% de las glicofitas, el 4% de las gipsófilas y el 5% de las gipsovagas; el 14% de las glicofitas tienen fibras asociadas al haz vascular, así como el 4% de las gipsófilas, mientras que en las gipsovagas no se encontraron. Se observan tejidos secundarios, caracterizados por la presencia de xilema y floema secundario en el haz vascular del 14% de las gipsófilas, 5% de las gipsovagas y 14% de las glicofitas y vaina parenquimatosa en el 57% de las glicofitas, 32% de las gipsófilas y 26% de las gipsovagas.

En síntesis, las gipsovagas tienen cuatro tipos de mesófilo, las gipsófilas tres y las glicofitas dos; en los tres grupos de plantas el mesófilo isolateral tiene los más altos porcentajes, pero en gipsófilas es del 91%. El porcentaje de especies con cámaras subestomáticas es menor de 10% en gipsófilas, mientras que en glicofitas es de 14%. Las gipsófilas son el grupo que presenta canales y ductos, mientras que las gipsovagas no presentan. Un alto porcentaje (57%) de glicofitas tiene vaina parenquimatosa, carácter que comparte con el 32% y 26% de gipsófilas y gipsovagas.



**Gráfico 4.** Características anatómicas del mesófilo y porcentaje de especies que las presentan. Indiferenciado emp: indiferenciado en empalizada; Indiferenciado esp: indiferenciado en esponjoso; Cámaras subest: Cámaras subestomáticas; Empalizada cm: Empalizada contenidos minerales; Esponjoso c m: esponjoso, contenidos minerales; EES: Estructuras Especializadas en Secreción; Col ang a h v: Colénquima angular asociado al haz vascular; Fibras a h v: fibras asociadas al haz vascular; Tejidos 2°s: tejidos secundarios.

#### 4.3.5 Vena principal (Gráfico 5).

Respecto a la vena principal, el porcentaje de especies con pliegues en la cutícula es más alto en las gipsovagas (26%) y más bajo en las gipsófilas (18%) y glicofitas (14%). La forma de la pared periclinal externa es muy variable en las gipsovagas con seis formas (cóncava, tabular, convexa, cónica, cupular y gibosa), cabe señalar que las gipsófilas y glicofitas no tienen la forma cóncava. La forma más común es la convexa, seguida de la cupular, la tabular y por último la gibosa. En las gipsófilas predominan las formas convexa y cupular, seguidas de la tabular y cónica; en las gipsovagas es común la convexa, seguida por la cupular, tabular y cónica, mientras que en las glicofitas el porcentaje disminuye de cupular, convexa, tabular y cónica.

Las paredes periclinales externas colenquimatosas en esta zona se encuentran en las gipsófilas en un 14% de las especies, en las gipsovagas el 32% y en las glicofitas el 28%. El parénquima empalizada de las gipsófilas se encuentra ininterrumpido en el 54% de los casos y se interrumpe en el 45% de los casos; en las gipsovagas está ininterrumpido en el 47% de las veces y el 53% de las veces se interrumpe, mientras que en las glicofitas el parénquima empalizada se encuentra ininterrumpido en el 14% de las especies e interrumpe en el 86% de las especies.

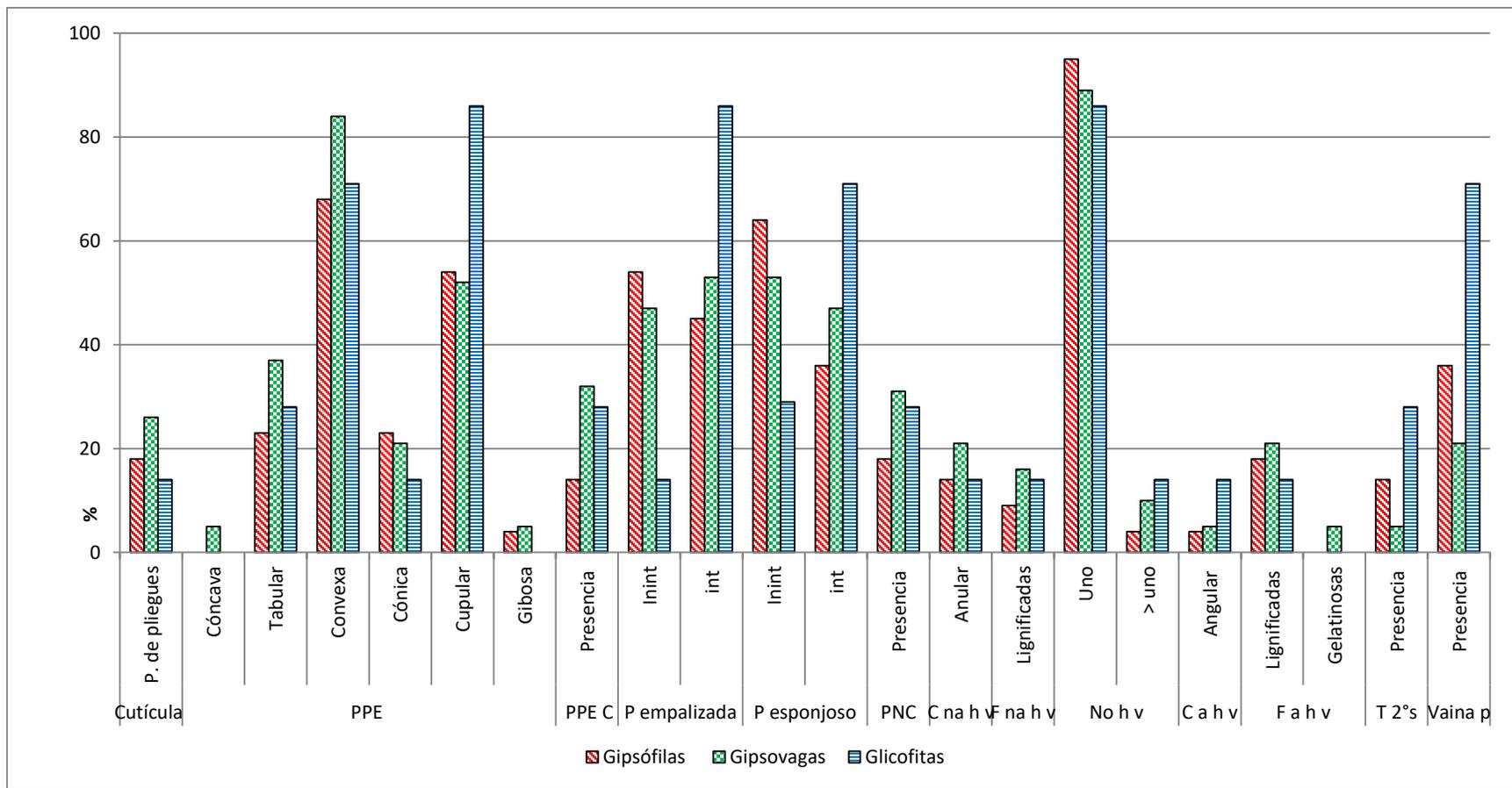
El parénquima esponjoso se encuentra ininterrumpido en el 64% de las gipsófilas, se interrumpe en el 36% de los casos; en las gipsovagas está ininterrumpido en el 53% de las especies, interrumpe en 47% de las especies; 29% de las glicofitas presentan parénquima esponjoso ininterrumpido, mientras que se interrumpe en el 71%. En esta zona, el 18% de las especies gipsófilas muestran parénquima no clorofílico, pero el 31% de gipsovagas y el 28% de las glicofitas, sí lo presentan. Se observaron dos tipos de tejidos de sostén no asociados al haz vascular: colénquima anular y fibras lignificadas. El primero se presenta en 14% de las gipsófilas, 21% de las gipsovagas y 14% de las glicofitas; las fibras lignificadas se presentan en 9% de las gipsófilas y 14% de las gipsovagas y

glicofitas. La característica más común en las venas principales es presentar un solo haz vascular en el 95% las gipsófilas y el 86% de las gipsovagas y glicofitas. El 5% de las gipsófilas y el 14% de gipsovagas y glicofitas presentan más de un haz vascular. Se observa tejido secundario, caracterizado por la presencia de xilema y floema secundario, en el haz vascular del 54% de las gipsófilas, 58% de las gipsovagas y 86% de las glicofitas. La vaina parenquimatosa se observó en 36% de las especies gipsófilas y en 71% de las glicofitas, así como en el 21% de las gipsovagas.

Los pliegues en la cutícula tanto en esta zona como en el resto de la lámina, se observaron en el 47% de las gipsovagas, 18% de las gipsófilas y 14% glicofitas. Para las glicofitas la forma de la pared periclinal externa cupular es más común en esta zona y no la convexa observada en el resto de la lámina. En gipsófilas y gipsovagas el porcentaje de especies con la forma convexa es mayor seguida por la cupular y el menor porcentaje de las especies tiene paredes tabulares, cónicas y gibosas, que no se presentan en las glicofitas. Solo en 5% de las gipsovagas se observan paredes periclinales externas cóncavas. Las paredes periclinales externas colenquimatosas en esta zona se observaron en casi la mitad de las glicofitas y en menor porcentaje de gipsovagas y gipsófilas, habiendo un aumento en los tres grupos en comparación con lo observado en el resto de la lámina. El parénquima en empalizada se encuentra ininterrumpido en la mitad de las gipsófilas, en las gipsovagas el valor baja a 47%, mientras que en las glicofitas solo se observa en el 14% de las especies, se interrumpe en los tres grupos más frecuentemente hacia la cara abaxial que hacia la adaxial, aunque en las glicofitas, el valor es el mismo; en cuanto al parénquima esponjoso, se encuentra ininterrumpido con un frecuencia superior que el parénquima en empalizada y que se interrumpe de forma similar hacia ambas caras en las gipsófilas, en mayor medida hacia la cara adaxial en las glicofitas y hacia la abaxial en las gipsovagas.

La presencia de parénquima no clorofílico en esta área es más alta en las glicofitas, en gipsófilas y gipsovagas el valor es similar. Se observaron tejidos de sostén, tanto colénquima angular como fibras, asociados o no al haz vascular. Los asociados al haz vascular se observaron sobre todo en las glicofitas y en las gipsovagas y en menor medida en las gipsófilas. Entre los tejidos de sostén que no están asociados al haz vascular está el colénquima anular que se encuentra casi en el mismo porcentaje de gipsófilas y gipsovagas y en menor porcentaje en las glicofitas. Se observaron fibras lignificadas en los tres grupos, en el mismo porcentaje de gipsovagas y glicofitas decreciendo en las gipsófilas, así como fibras gelatinosas solo en las gipsovagas.

La presencia de una vaina de parénquima alrededor de los haces vasculares es menor en esta zona que en las venas secundarias; se presenta sobre todo en las gipsófilas y glicofitas y en menor porcentaje de las gipsovagas. La generalidad en los tres grupos es presentar un solo haz vascular, sobre todo en la gipsófilas, sin embargo, pueden presentarse más de un haz vascular. Una característica interesante es la presencia de tejido secundario en el haz vascular de gipsófilas, gipsovagas y sobre todo glicofitas.



**Gráfico 5.** Características anatómicas de la vena principal y porcentaje de especies que las presentan. P. de pliegues: presencia de pliegues; PPE: forma de la pared periclinal externa; PPE C: pared periclinal externa colenquimatosa; P en empalizada: parénquima en empalizada; Inint: ininterrumpido; Int: interrumpido; P esponjoso: parénquima esponjoso; Inint: ininterrumpido; Int interrumpido; PNC: parénquima no clorofílico; C nahv: colénquima no asociado al haz vascular; F nahv: fibras no asociadas al haz vascular; No h v: número de haces vasculares; C a h v: colénquima asociado al haz vascular; F a h v: fibras asociadas al haz vascular; T 2°s: tejidos secundarios; Vaina p: vaina parenquimatosa.

## 5. DISCUSIÓN

### 5.1 Morfología foliar de las especies estudiadas, en los tres grupos definidos de acuerdo con su afinidad a suelos yesosos.

Según Mangum (1950), Fahn (1969), Radford *et al.* (1974), Givnish (1987), Fahn y Cutler (1992) y Mc Donald *et al.* (2003), el tamaño de las hojas tiende a disminuir al decrecer la precipitación media anual o la fertilidad del suelo; la reducción en el tamaño de la hoja y de su superficie está correlacionado con la disminución de la tasa de transpiración y con el desarrollo del parénquima en empalizada a expensas del tejido esponjoso; se ha observado que las plantas con hojas pequeñas son características de hábitats secos. En sitios menos fértiles, las plantas con hojas más pequeñas se ven favorecidas porque los escasos nutrientes del suelo son más costosos de absorber y, por lo tanto, limitan el nivel de enzimas fotosintéticas en las hojas y el grado en que se puede mejorar la fotosíntesis (Givnish 1987). Mc Donald *et al.* (2003) indican que en un gradiente hacia la escasez de humedad o de fósforo en el suelo se favorece la presencia de hojas de tamaño pequeño. Las especies de este estudio presentan hojas lineares, nanófilas o leptófilas, principalmente dentro del grupo de las gipsófilas. A diferencia de las glicofitas y gipsófilas la variación de estas características dentro de las gipsovagas muestra mayor cantidad de formas y el mayor tamaño que las hojas pueden alcanzar. En las glicofitas observamos un porcentaje mayor de especies con hojas micrófilas, en comparación con las gipsovagas, posiblemente por crecer en suelos más favorables, ya que las especies utilizadas en este estudio provienen de localidades del Desierto Chihuahuense, similares en precipitación media anual.

Givnish (1982) y Damascos (1997) mencionan que las áreas abiertas favorecen la presencia de especies con hojas simples y sésiles, ya que se asocian a una mayor iluminación y deficiencia hídrica, mientras que las hojas pecioladas, son generalmente más abundantes en comunidades desarrolladas en sitios sombreados y húmedos. En esta contribución las hojas de las gipsófilas son

en su mayoría hojas sésiles y simples, mientras que en las gipsovagas y glicofitas son principalmente pecioladas; es en las gipsovagas donde encontramos a la única especie con hojas compuestas (*Dalea filiciformis*). Según Rzedowski (1978) y las observaciones propias en el campo, la vegetación que se desarrolla sobre suelos yesosos es por lo general abierta, lo que expone a las plantas a cantidades mayores de luz y deficiencia hídrica, Los márgenes dentados en especies xerófitas incrementan la transferencia de calor por convección, reduciendo así el calentamiento de la hoja; se ha observado que las hojas con lóbulos profundos son más efectivas en la pérdida de calor que las hojas con lóbulos pequeños (Fahn y Cutler, 1992). Jones *et al.* (2009), señalan que los márgenes enteros están mejor representados en los linajes xerófilos de *Pelargonium*, mientras que los demás linajes pueden presentar otras combinaciones de márgenes. La mayor parte de gipsófilas tienen márgenes enteros y, aunque, en los otros dos grupos también son comunes las especies de hojas con este tipo, también son frecuentes las especies con márgenes de tipo serrulado, crispado y lobulado en las gipsovagas y los márgenes dentados y pinnatífidos en las glicofitas.

Si bien el recurvamiento de la lámina, se observó tanto en las gipsófilas como en las glicofitas, esta característica falta en las gipsovagas. Según Fahn y Cutler (1992), esta característica puede formar una capa húmeda limitante alrededor de los poros estomáticos, o bien, limitar la radiación solar hacia el tejido en empalizada. Las especies que presentan esta característica cuentan con esta ventaja que las protege del sobre calentamiento y la pérdida de agua.

## **5.2 Anatomía foliar de las especies estudiadas en los tres grupos definidos de acuerdo con su afinidad a suelos yesosos.**

### **5.2.1. Epidermis en vista superficial.**

Según Fahn y Cutler (1992) las células pequeñas pueden soportar mejor la presión negativa de la turgencia, haciéndolas más resistentes al colapso, el autor indica que, de acuerdo con Cutler *et al.* (1977), la reducción del tamaño aparece como una respuesta de las células a la deficiencia de agua

y concluye que las células pequeñas, pueden por lo tanto, ser una adaptación a condiciones de sequía. Las especies gipsófilas muestran las cuatro formas de las células epidérmicas definidas por Koch *et al.* (2009) pero predomina la forma tetragonal alargada, cabe señalar que se pueden encontrar más de una forma en la misma hoja. Las gipsovagas presentan características similares, aunque en ellas la forma tetragonal es tan común como la tetragonal alargada que es la única observada en las glicofitas estudiadas. Aunque no necesariamente, tal vez, la forma de las células epidérmicas en vista superficial está relacionada con su tamaño, ya que las células poligonales, observadas en gipsófilas y gipsovagas, son más pequeñas que las células tetragonales, sobre todo las tetragonales alargadas.

Fahn y Cutler (1992), indican que la epidermis de las xerófitas generalmente consiste de células con paredes anticlinales usualmente rectas; Ceolin *et al.* (2009), citan a Pyykko (1979), quien sugiere una correlación entre la sinuosidad de las paredes y la intensidad luminosa: paredes rectas en los estratos altos de un bosque tropical, donde las hojas están sometidas a niveles de luz más intensos y paredes fuertemente sinuosas en los estratos bajos, donde la intensidad de la luz es menor. Sin embargo, los mismos autores indican que la sinuosidad de la pared anticlinal en las especies que estudiaron está más relacionada con el género al que pertenecen que con las condiciones ambientales. En esta contribución, se observa que las especies gipsófilas presentan principalmente paredes anticlinales rectas, esto podría relacionarse con una mayor exposición a la luz, ya que como se mencionó anteriormente, las comunidades vegetales que se desarrollan sobre suelos yesosos son generalmente abiertas; esta característica anatómica también se observa en gipsovagas y glicofitas, aunque en estos grupos son más comunes otras formas de pared anticlinal, como las de S o de U, lo que indicaría que no están expuestas a niveles de iluminación tan altos como las gipsófilas.

La presencia de tricomas es considerada una adaptación a condiciones de aridez, ya que éstos pueden afectar la transpiración al influir en la capa límite de difusión de agua de la superficie de la

hoja. En consecuencia, el indumento decrece el movimiento del aire en la superficie y crea una zona de aire inmóvil a través de la cual el vapor de agua se difunde desde el interior de la hoja hasta el aire relativamente seco que la rodea (Fahn, 1969; Fahn y Cutler, 1992). En un estudio de especies de *Encelia* (Asteraceae) de zonas áridas de Norte y Suramérica, Ehleringer *et al.* (1981) reportan que a lo largo de los gradientes de precipitación estudiados, las especies con hojas glabras en zonas con mayor precipitación, son sustituidas por otras con hojas moderadamente pubescentes, y éstas a su vez, por especies densamente pubescentes conforme los sitios eran más secos. Además de la influencia directa en la transpiración, los tricomas pueden influir indirectamente en la economía del agua de la planta, a través de la regulación de la temperatura (Fahn y Cutler, 1992). Una alta densidad de tricomas, incrementa substancialmente la reflectancia y reduce la absorción de radiación, lo que resulta en un menor calentamiento (Ehleringer, 1984). Los resultados del presente estudio, muestran que más de la mitad de las especies en cada grupo considerado tienen tricomas, siendo las glicofitas las que presentan el valor más alto de presencia (71%), se esperaba que, debido a las condiciones de humedad del suelo fueran las gipsófilas y no las glicofitas, las que tuvieran el registro más alto de especies con tricomas. Mangum (1951) reporta resultados similares en plantas que crecen en suelos yesosos, número no muy alejado a lo reportado en esta contribución La presencia de estomas tanto en la cara adaxial como en la abaxial, tiende a ser más común en hojas gruesas y en hojas de hábitats xéricos al incrementar la conductancia del CO<sub>2</sub> de la lámina y, por lo tanto, la fotosíntesis (Fahn y Cutler, 1992; Koch *et al.*, 2009). Mott y Michaelson (1991), observaron que las hojas de *Ambrosia cordifolia* (A. Gray) W. W. Payne (Asteraceae), producidas en altas intensidades de luz, eran anfistomáticas, mientras que las producidas en la sombra eran hipostomáticas y, cuando las plantas con hojas anfistomáticas eran transferidas a bajas intensidades luminosas, comenzaban a producir hojas hipostomáticas. De las 49 especies estudiadas, solamente una gipsovaga (*Eucnide lobata*) desarrolla hojas hipostomáticas en la muestra proveniente de suelos

yesosos, mientras la colectada en suelos calizos tiene hojas anfistomáticas al igual que las otras 48 especies. Ya que las comunidades gipsófilas son comúnmente sitios abiertos, se esperaría que las hojas de esta muestra fueran anfistomáticas, sin embargo que muestre hojas hipostomáticas probablemente se deba a que fue colectada en una ladera, lo que podría provocar que esta planta estuviera en condiciones de sombra una gran parte del día.

### **5.2.2. Epidermis en corte transversal.**

Una de las características más frecuentes entre las xerófitas es la presencia de una cutícula gruesa, que influye en la reducción de la pérdida de agua (Granados-Sánchez, *et al.* 1998). Las cutículas más gruesas se observaron en las glicofitas (2  $\mu\text{m}$ ), mientras que en las gipsófilas y gipsovagas es menor (1.8  $\mu\text{m}$ ), estos resultados, coinciden con lo observado por Mangum (1951), donde reporta la presencia de cutículas delgadas para la mayoría de las especies de suelos yesosos en su contribución. La presencia de pliegues en la cutícula se entiende como una característica adaptativa al aumentar el reflejo de la luz solar directa, reduciendo la exposición a la luz y el calentamiento en regiones de luz intensa (Selvi y Bigazzi, 2001). Las gipsovagas presentan el mayor número de especies con esta característica, seguidas por las gipsófilas y por último las glicofitas, lo que podía interpretarse también como una adaptación al ambiente en el que se desarrollan, sin ser una característica distintiva de las especies gipsófilas.

Entre las funciones sugeridas de la presencia de cristales en las plantas, dependiendo de su distribución espacial, se encuentran el acopio o la reflexión de la luz (Franceschi y Nakata, 2005). De acuerdo con los resultados obtenidos, tanto gipsófilas como glicofitas presentan inclusiones minerales subcuticulares, mientras que esta característica en las gipsovagas es rara. Se esperaría que en las especies que habitan sobre suelos yesosos, esta característica fuera más común que entre

las glicofitas, debido a las condiciones de intensa luminosidad en las que se desarrollan, tanto de luz directa, como de la luz reflejada por el suelo.

Todas las especies gipsófilas y glicofitas presentan paredes periclinales externas convexas, en las gipsovagas es la forma más común. Además, se observó que, en algunas especies, se presentan combinaciones de las formas de las paredes periclinales externas en la misma hoja. Por ejemplo, en la mayoría de las gipsófilas y gipsovagas se observaron tanto paredes convexas como tabulares, mientras que en las glicofitas son más frecuentes las paredes convexas junto con paredes cónicas o cupulares. Voghelman *et al.* (1996), mencionan que junto con los pigmentos, la apariencia de las células epidérmicas pueden influir en la cantidad de luz que entra en los tejidos de la hoja, lo que coincide con Fahn y Cutler (1992), quienes señalan que las células epidérmicas con proyecciones en su pared periclinal presentan una menor reflexión de la luz. También se ha observado que el estrés hídrico y de nutrientes sumado a los altos niveles de luz, pueden llevar a la fotoinhibición, afectando la eficiencia fotosintética (Powles, 1984). Las células epidérmicas tabulares funcionan como espejos, cuando la luz incide en ellas, la reflejan al medio y cuanto más oblicua sea la luz, se reflejará casi por completo (Brodersen y Voghelmann, 2007), es posible que en las especies que se desarrollan en suelos yesosos y que presentan células epidérmicas tabulares, disminuya la incidencia de la luz, el calentamiento de la lámina de la hoja y la tasa de transpiración. Sin embargo, Brodersen y Voghelmann (2007), comparan la acción de las células epidérmicas como lentes para concentrar la luz directa e indirecta en dos grupos de plantas, uno con células epidérmicas de paredes convexas y otro con células de paredes tabulares, encontrando que no existía gran diferencia entre ellos.

La falta de compuestos nitrogenados o de agua en el suelo puede resultar en la aparición de paredes celulares externas gruesas; en condiciones áridas, cuando la presión de la turgencia es negativa, las células epidérmicas con paredes engrosadas muestran una considerable resistencia al colapso (Fahn, 1969; Fahn y Cutler, 1992). En un estudio de monocotiledóneas de zonas áridas, Kasapligil

(1961) observó que en 10 de 18 especies pertenecientes a las familias Poaceae, Liliaceae e Iridaceae, se incrementaba el grosor de la pared de las células epidérmicas debido a la aridez y las denominó como células epidérmicas con paredes periclinales externas colenquimatosas, señalando que no se observaron engrosamientos en las paredes anticlinales o en las periclinales internas. Esta característica se presentó con mayor frecuencia en las gipsovagas, seguidas por las glicofitas, y por último de las gipsófilas, en la que fueron poco comunes.

La aparición de resinas, aceites o taninos en la hoja, es considerada una condición con valor adaptativo a condiciones xerofíticas; Fahn y Cutler (1992) mencionan que de acuerdo con Atay (1958), el vapor de los aceites puede disminuir las tasas de evaporación y transpiración; mencionan también, lo dicho por Transeau (1904) acerca de la presencia de resinas o aceites en las células epidérmicas y las células alrededor de las venas de *Rumex acetosella* L. (Polygonaceae), durante condiciones de sequía. La presencia de contenidos en las células epidérmicas, resultó poco común entre las especies aquí estudiadas, sin embargo, se encontraron en los tres grupos, sobre todo en las glicofitas y en menor medida en las gipsófilas. Hull *et al.* (1971), mencionan que las resinas en la superficie de la hoja de *Larrea* Cav. pueden filtrar eficazmente y hasta cierto punto la nociva radiación ultravioleta, aunque parece dudoso que la resina dentro de las células epidérmicas tenga esa función. El tipo de contenidos observados en las células epidérmicas de las especies estudiadas, está fuera de los objetivos de esta contribución, por lo que sus características quedan aún por resolverse. En el género *Dalea* se conoce la composición de los aceites esenciales de cuatro especies y su función ha sido estudiada desde un punto de vista médico (Villa-Ruano *et al.* 2017), pero no su función fisiológica.

En muchas plantas xerófitas los estomas están hundidos en depresiones, surcos cubiertos por tricomas o criptas estomáticas (Fahn, 1969; Fahn y Cutler, 1992). En algunas especies xeromórficas de la familia Xantorrhoeaceae (actualmente Xanthorrhoeoideae, Asphodelaceae según APG) de

Australia, los estomas pueden estar al mismo nivel que las células epidérmicas contiguas o hundidos a varios niveles, acompañados por células epidérmicas con o sin apariencia de papila. Los resultados de Kasapligil (1961) en plantas de zonas áridas, muestran que 10 especies pertenecientes a las familias Poaceae, Liliaceae e Iridaceae, tienen estomas hundidos. En esta contribución, observamos que las especies de glicofitas poseen en su mayoría estomas que se encuentran al mismo nivel que las células ordinarias de la epidermis o estomas que se proyectan por arriba de la epidermis y que, no presentan estomas hundidos. También en las gipsófilas y gipsovagas, lo más común es observar estomas al mismo nivel que las células ordinarias de la epidermis, sin embargo, en comparación con las gipsovagas, la presencia de estomas por arriba del nivel de la epidermis es menor en las gipsófilas; los estomas hundidos, aunque no son frecuentes, se encuentran en mayor medida en las gipsófilas. La presencia de estomas hundidos y de estomas por arriba de las células epidérmicas adyacentes en menor cantidad, podrían ser un ejemplo de las estrategias que siguen los grupos que habitan sobre suelos yesosos para hacer frente a la deficiencia de agua en el suelo.

### **5.2.3 Mesófilo.**

El mesófilo isolateral, con parénquima en empalizada hacia ambas caras y el esponjoso en el centro de la lámina, es el más frecuente en las especies estudiadas, sobre todo en las gipsófilas y en menor cantidad en las glicofitas y gipsovagas, esto coincide con lo reportado por Mangum (1951), donde 26 de 44 especies que habitan en suelos yesosos presentan este tipo de mesófilo. El mesófilo dorsiventral, con parénquima en empalizada hacia la cara adaxial y el esponjoso hacia la abaxial, es más común en las gipsovagas, se observa con menor frecuencia en las glicofitas y es prácticamente inexistente en las gipsófilas; esto podría ser un indicio de la eficiencia en la conducción del agua en las especies que habitan en suelos yesosos ya que la estructura de su tejido fotosintético les haría más eficientes en la distribución del agua a lo largo de la lámina. Cabe señalar, que, estas especies

podrían tener una eficiencia fotosintética mayor que aquellas que habitan sobre suelos de otra naturaleza. El mesófilo indiferenciado, donde no observamos una distinción entre las células que lo componen, está presente solo en las especies que habitan sobre suelos yesosos, lo que coincide con los resultados de Mangum (1951) quien reportó este tipo de mesófilo en siete de las 44 especies que estudió. Una de las características más notorias en las especies con hojas xeromórficas es la disminución de la superficie foliar externa en relación con el volumen, acompañada de cambios en la estructura interna de la lámina, como el incremento en el desarrollo del parénquima en empalizada a expensas del tejido esponjoso Fahn y Cutler (1992). El agua en las hojas, no solo es conducida por las venas y sus vainas, sino también por el mesófilo, del cual pasa a la epidermis, donde puede ser distribuida a lo largo y ancho de la lámina; sin embargo, los espacios intercelulares, especialmente en el parénquima esponjoso, limitan el transporte del agua, mientras que la ausencia de estos espacios le otorga al parénquima en empalizada una mayor eficiencia en el transporte del agua. La especialización del tejido en empalizada, que resulta en una fotosíntesis más eficiente, se debe no solo al incremento en el número de cloroplastos en las células, sino también por las dimensiones de su superficie libre interna (Fahn, 1969).

La presencia de cámaras subestomáticas es más común en las glicofitas, seguidas por las gipsovagas y se presentan en menor medida entre las gipsófilas. Según Fahn y Cutler (1992), las cámaras subestomáticas establecen un gradiente de difusión largo y poco profundo entre el tejido fotosintético y el ambiente, así como una alta resistencia a la difusión. Por lo tanto, aun cuando el estoma esté totalmente abierto, una baja densidad estomática, la resistencia cuticular y la resistencia de las cámaras subestomáticas, permiten solamente tasas bajas de transpiración, sacrificando productividad fotosintética por un menor uso de agua. Esto podría sugerir una mayor eficiencia en cuanto al manejo del CO<sub>2</sub> y el agua por parte de las especies que habitan estrictamente en suelos yesosos. Todos los grupos estudiados tienen contenidos minerales en el mesófilo,

incluyendo arenas, sin embargo, drusas y rafidios son los más abundantes. Las drusas fueron observadas principalmente en el parénquima empalizada de las gipsófilas y en el parénquima esponjoso de las glicofitas, mientras que los rafidios se encontraron en el de empalizada de todos los grupos, sobre todo en las gipsovagas y solo en el esponjoso de este último grupo. Franceschi y Nakata (2005), mencionan que los cristales de oxalato de calcio son abundantes en angiospermas y gimnospermas y que su producción es un proceso fisiológico normal. Existen numerosas hipótesis sobre la función de los cristales en las plantas, incluyendo la regulación del calcio, protección de la planta, desintoxicación de metales pesados o de ácido oxálico, balance iónico, soporte de los tejidos y rigidez de la planta, así como el acopio o la reflexión de la luz. También se ha demostrado la participación del oxalato de calcio como parte de un mecanismo de alta capacidad, que regula los niveles de calcio en los tejidos y órganos de las plantas (Franceschi y Nakata, 2005). Palacio *et al.* (2014), en su estudio sobre la composición química de las hojas de especies que habitan suelos yesosos de la Península Ibérica, reportan que aquellas de amplia distribución, acumulan cantidades considerables de contenidos inorgánicos como Ca, S en forma de sulfatos, y particularmente, yeso; con excepción de *Lepidium subulatum* L., todas acumulan yeso en forma de cristales en sus hojas. Estos autores mencionan que la habilidad de algunas plantas para secuestrar el exceso de S como cristales, acumulándolos en sus tejidos de forma que no cause daño, puede ser un mecanismo adaptativo para habitar en suelos yesosos. Palacio *et al.* (2014) indican que la gran cantidad de Ca en todas las especies estudiadas, no solo se explica por la presencia de los cristales de yeso ( $\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ ), sino que ante un exceso de calcio las plantas pueden acumularlo en forma de oxalato de calcio. Se ha sugerido que las plantas con distribución restringida que habitan estrictamente sobre suelos yesosos, están aún en proceso de adaptación a los mismos y utilizan la vía de liberación del exceso de Ca en forma de oxalato de calcio, que es un mecanismo relativamente más fácil de implementar. El análisis de la composición de los contenidos minerales que fueron observados en

el mesófilo de los grupos estudiados, todavía no se ha realizado y aunque es sabido que drusas y rafidios están compuestos generalmente por oxalato de calcio, sería interesante conocer su composición exacta y compararla con los resultados de Palacio *et al.* (2014).

Se observaron dos tipos de estructuras internas especializadas en secreción en el mesófilo de tres especies, canales no glandulares en *Leucophyllum hintonianum* y *Leucophyllum frutescens* (una gipsófila y una glicofita) y ductos secretores en *Sartwellia flaveriae* (gipsófila). Los canales no glandulares en las especies de *Leucophyllum* podrían ser de origen lisígeno y se encuentran entre el mesófilo esponjoso. Fahn (1969), menciona que los espacios intercelulares en el mesófilo, usualmente son de origen esquizógeno, pero en ciertas plantas es lisígeno debido a la desintegración de grupos de células. Los canales en el mesófilo de las especies de *Leucophyllum* podrían desarrollarse como una manera de permitir una mayor difusión del aire entre los tejidos fotosintéticos, debido a la manera tan compacta en que están dispuestos y al tamaño de la hoja. En *Sartwellia flaveriae*, se encontraron ductos secretores a la altura de las venas, próximos tanto al floema como al xilema. Castro *et al.* (1997), listan ocho tipos de estructuras secretoras en la familia Asteraceae. Señalan que Pyykko (1966), concluye que las estructuras secretoras en plantas xeromórficas del este de la Patagonia, tienen un significado taxonómico, siendo más características en ciertas familias y géneros, sin especificar cuales, que en grupos ecológicos. La observación de ductos secretores o tricomas glandulares, permiten establecer relaciones de afinidad a nivel genérico e incluso, en algunos casos entre tribus de Asteraceae. Aunque *Sartwellia flaveriae* no ha sido estudiada previamente, es posible que la presencia de los ductos secretores en esta especie esté más relacionada con el grupo taxonómico al que pertenece, que con la adaptación a suelos yesosos.

Todas las especies estudiadas tienen venas secundarias o de segundo orden con haces vasculares colaterales. Pocas especies tienen tejidos de sostén, la presencia de fibras solo se observa en

glicofitas y gipsófilas. La falta de compuestos nitrogenados o de agua en el suelo, a menudo resulta en la aparición de caracteres xeromórficos como un desarrollo adicional del esclerénquima (Fahn, 1969). Montenegro *et al.* (1981) indican que, una mayor cantidad de fibras esclerenquimáticas es considerada como una característica xeromórfica. Por ejemplo, la presencia de colénquima de refuerzo en ambos lados de la lámina de *Lippia turbinata* Griseb. es considerada una característica xeromórfica (Andersen *et al.*, 2006). Las características observadas, no indican un mayor grado de xerofitismo en las especies que crecen en suelos yesosos, ya que se esperaría encontrar una mayor presencia de tejidos de sostén que en las glicofitas.

En las angiospermas, las venas secundarias usualmente están rodeadas por una capa compacta de células parenquimatosas distinta en su morfología y en el desarrollo de sus cloroplastos, llamada vaina del haz vascular; esta vaina interviene en numerosas funciones, entre ellas la conducción del agua hacia el mesófilo y la epidermis, desde donde se distribuye a lo largo de la lámina, el transporte de nutrientes, principalmente durante el desarrollo de la lámina, el soporte del floema y el almacenamiento de agua (Esau, 1959; Fahn, 1969; Metcalfe y Chalk, 1979; Fahn y Cutler, 1992; Sack y Scoffoni, 2013).

En las plantas con metabolismo  $C_3$ , la vaina del haz, mantiene la integridad hidráulica del haz vascular al prevenir la entrada de aire al xilema, además, puede ser un almacén de agua que amortigüe los picos de transpiración, comunes en climas tropicales secos (Leegood, 2008; Shatil-Cohen *et al.* 2011; Sack y Scoffoni, 2013). En las plantas con metabolismo  $C_4$ , la vaina del haz juega un rol específico en la fijación del  $CO_2$  fotosintético, forma un compartimento especializado donde el  $CO_2$  es concentrado en torno a la enzima Rubisco, suprimiendo así la fotorrespiración, en adición con otras posibles funciones (Leegood, 2008). Metcalfe y Chalk (1979), mencionan la presencia de vaina del haz vascular en por lo menos 31 familias, entre ellas Amaranthaceae, Asteraceae, Boraginaceae, Fabaceae, Lamiaceae, y Nyctaginaceae. Schutze *et al.* (2003), en su contribución sobre las relaciones

moleculares y morfológicas de la subfamilia Suaedoideae (Chenopodiaceae s.s. = Amaranaceae s.l.), mencionan, que la estructura anatómica de la hoja se reconoce como un caracter de importancia taxonómica, así el tipo de hoja y su distribución aparece asociado con los clados y subclados individuales; todos los taxa del clado *Brezia* tienen metabolismo  $C_3$ , son carentes de una vaina que rodee a los haces vasculares y poseen una estructura anatómica uniforme, mientras que en el clado *Suaeda*, la mayoría de los taxa poseen metabolismo  $C_4$ , algunos como el subclado *Salsinia* presentan una vaina rodeando a los haces vasculares (llamada “capa Kranz”=“vaina clorenquimatosá”, Fisher *et al.* (1997)), o sin vaina periférica como en los otros subclados. En este estudio se observaron vainas parenquimatosas en los tres grupos de plantas, aunque están presentes en mayor proporción en las glicofitas, mientras que las gipsófilas y gipsovagas mostraron valores similares. Es innegable la función de las vainas de los haces vasculares, como estructuras que brindan, una ventaja, sobre todo, en cuanto al manejo del agua y su almacenamiento a las especies de zonas áridas que las poseen. Sin embargo, los estudios en *Suaeda* demuestran también la importancia taxonómica de esta estructura.

#### **5.2.4. Vena principal.**

Al analizar la anatomía de la lámina al nivel de la vena principal, se observan muchos de los caracteres que ya se han discutido anteriormente, sin embargo, se advierte que entre los grupos y dentro de ellos, la frecuencia de aparición varía o aparecen características que están ausentes en el resto de la lámina.

En esta zona, la presencia de pliegues en la cutícula es similar a lo observado en el resto de la lámina, es decir, se presentan con mayor frecuencia en gipsovagas, mientras que en las glicofitas son menos comunes. La proporción de formas de la pared periclinal externa, presente en cada grupo, cambia en comparación con el resto de la lámina. De esta manera, la forma convexa deja de ser la más

común en glicofitas y disminuye su presencia en gipsófilas y gipsovagas. La forma tabular de la pared periclinal externa en las células epidérmicas de esta zona también aparece menos en gipsófilas y gipsovagas, mientras que en las glicofitas es la misma que en el resto de la lámina. La forma cupular aumenta notablemente en esta zona en comparación con el resto de la lámina, sobre todo en glicofitas y en menor medida en gipsófilas y gipsovagas. Tal vez la menor presencia de la forma cupular en estos dos últimos grupos, aunado a las combinaciones de las formas de las paredes periclinales externas que presentan los grupos que habitan suelos yesosos, siga respondiendo, como en el resto de la lámina, a las presiones que ejerce el ambiente en el que se desarrollan, como lo mencionan Fahn y Cutler (1992), Voghelman *et al.* (1996) y Brodersen y Voghelman (2007), sobre la forma de la pared periclinal externa de las células epidérmicas y su relación con la luz.

La frecuencia de paredes periclinales externas gruesas en la epidermis de esta zona varía con respecto a lo observado en el resto de la lámina de los tres grupos, se esperaría que esta característica fuera más común en las especies que habitan en suelos yesosos. Aunque se observa un aumento en la presencia de esta característica en gipsófilas y gipsovagas, en comparación con el resto de la lámina, es en las glicofitas donde esta característica aparece con mayor frecuencia, por lo que al parecer la presencia de esta característica en esta zona no está relacionada con la falta de nutrientes o con el déficit hídrico del suelo.

En la vena media, el tejido fotosintético, sobre todo el parénquima en empalizada, se ve interrumpido por la presencia de parénquima no clorofílico y tejidos de sostén no asociados al haz vascular, como colénquima anular y fibras. Pueden estar dispuestos hacia ambas caras o solo hacia alguna de ellas, causando la interrupción de la continuidad de los tejidos fotosintéticos de la lámina, sobre todo en las glicofitas. Por el contrario, la presencia de parénquima no clorofílico y de fibras es menor, la mitad de las gipsófilas tienen parénquima en empalizada continuo y el 64% de las especies, parénquima esponjoso continuo. En las gipsovagas la frecuencia de estos caracteres es

similar a la de las gipsófilas, aunque se incrementa el porcentaje de especies donde se interrumpe el tejido fotosintético. La mayor presencia de tejidos de sostén en glicofitas podría estar relacionada con el mayor tamaño de la lámina, pero conllevaría a un déficit de flujo de agua entre el tejido fotosintético y la epidermis.

La generalidad en los tres grupos de plantas estudiadas es la presencia de un solo haz vascular en la vena principal, sobre todo en la gipsófilas y en menor medida en las gipsovagas y glicofitas que presentan valores similares; sin embargo, la presencia de más de un haz vascular se registra para los tres grupos. La presencia de una vaina de parénquima alrededor de los haces vasculares suele ser menor en esta zona que en las venas secundarias para los grupos que pueden habitar en suelos yesosos, aunque está presente sobre todo en las glicofitas y gipsófilas, en menor medida en las gipsovagas.

Se requieren estudios sobre las características anatómicas foliares de las especies que crecen en ambientes áridos y en suelos especiales. El género *Polygala* es un claro ejemplo, en este estudio se reporta por primera vez fibras gelatinosas en *Polygala dolichocarpa* especie perenne y gipsovaga. Las fibras gelatinosas son propias del xilema secundario de dicotiledóneas y características de la madera de tensión (Fahn, 1969; Carlquist, 2001). En las fibras gelatinosas la capa más interna de la pared secundaria, llamada capa G, contiene mucha  $\alpha$ -celulosa y es pobre en lignina, absorbe gran cantidad de agua y puede hincharse hasta llenar todo el lumen de la fibra, aunque al secarse, esta capa se encoge irreversiblemente (Fahn, 1969). Estas fibras se han observado en los zarcillos de varias trepadoras, intervienen en el enrollamiento del órgano y en la fijación de su posición final (Meloche *et al.*, 2007; Bowling y Vaughn, 2009; Sousa-Baena *et al.*, 2014). Podría ser que gracias a su capacidad de absorber agua, la presencia de fibras gelatinosas le brinde a *P. dolichocarpa* una ventaja frente a las condiciones de aridez en las que se desarrolla

Se observa la presencia de una traza de cambium vascular, presentando xilema y floema secundarios de crecimiento limitado, en los haces vasculares de las venas principales en el 54% de las gipsófilas, el 58% de las gipsovagas y el 86% de las glicofitas y en las venas secundarias de los tres grupos, con los mismos valores para gipsófilas y glicofitas y con el valor más bajo para las gipsovagas. En las hojas de dicotiledóneas las venas principales pueden tener tejidos primarios y secundarios, mientras que las venas de menor tamaño consisten solo de tejidos primarios Esau (1959) y Fahn (1969). El crecimiento secundario en las hojas de las dicotiledóneas dista mucho de estar comprendido. Plymale y Wylie (1944), reportan el crecimiento secundario limitado en las venas principales de 58 especies dicotiledóneas (sin proporcionar los nombres de las especies), incluyendo hierbas, arbustos y árboles, no mencionan la presencia de cambium y dicen que las venas principales siguen la organización del tallo, permitiendo la acumulación de más tejido. Steingraeber y Fisher (1986) reportan en miembros de la familia Meliaceae, crecimiento secundario en hojas con crecimiento indeterminado, donde el raquis tiende a engrosar y volverse leñoso. En las hojas de *Guarea*, estas características pueden otorgarle una ventaja, al darle a cada hoja cierta plasticidad, en micrositios más favorables como claros de luz, que les permitiría expandirse y mantener más pinnas por hoja que las hojas en sitios menos favorables, lo que da como resultados una área fotosintética incrementada; aunque el crecimiento secundario se asocia más comúnmente con tallos y raíces, no es desconocido en las hojas, se ha encontrado especialmente en hojas de larga vida de especies perennes, en las cuales, el cambium vascular comúnmente es unidireccional y produce floema o xilema secundarios. Las hojas que presentan crecimiento secundario se caracterizan por ser de gran tamaño o altamente longevas, mientras que las hojas de las especies aquí estudiadas son pequeñas, de las cuales desconocemos su duración, distinguiéndose así de lo esperado para una hoja con crecimiento secundario.

## 6. CONCLUSIONES

En esta contribución, se describe por primera vez las características anatómicas de la hoja de 48 especies, 22 gipsófilas, 20 gipsovagas y siete glicofitas, del Desierto Chihuahuense.

El estudio de la anatomía foliar de estas especies permitió observar un amplio intervalo de caracteres anatómicos, que incluyen características mesomórficas y xeromórficas en los tres grupos. La diferencia en la distribución de estas características, en los tres grupos estudiados, parece estar relacionada con el tipo de suelo en el que se desarrollan.

En las especies que crecen en suelos yesosos, sobre todo en las especies gipsófilas, predominan las características xeromórficas, mientras que en las especies gipsovagas, son menos comunes; aun así, su presencia es superior en comparación con las glicofitas, que muestran características mesomórficas con mayor frecuencia.

En las especies gipsófilas y gipsovagas, el porcentaje de especies con hojas pequeñas y de forma linear, es mayor que entre las glicofitas; características, comunes en la vegetación de lugares con precipitaciones bajas y suelos pobres en nutrientes. Características como la forma recta de las paredes anticlinales de las células epidérmicas, se observan en plantas de lugares sometidos a intensos niveles de iluminación, como en las gipsófilas y gipsovagas, en comparación con las glicofitas. En el mesófilo, el parénquima en empalizada isolaral es más común en las gipsófilas y glicofitas, en contraste, las gipsovagas es el grupo donde se observa con menor frecuencia, esta característica se relaciona con una mayor producción fotosintética y una mejor conducción del agua; la presencia de cristales, relacionados con el manejo del calcio, azufre, metales pesados, ácido oxálico, etc., por otro lado, es más frecuente entre gipsovagas y glicofitas que entre gipsófilas. Características como el tipo de estomas o los ductos secretores, son propias del grupo taxonómico al que pertenece la especie que los presenta. La gran variación en sus características anatómicas de

las gipsovagas, explica en parte su capacidad para desarrollarse tanto dentro como fuera de los suelos yesosos.

La variación de la anatomía foliar observada en las especies que habitan los suelos yesosos, refleja la amplia diversidad de linajes estudiados, abarcando desde monocotiledóneas hasta Asterales.

Las características anatómicas foliares de las gipsófilas y gipsovagas están relacionadas con adaptaciones a condiciones de aridez marcada. No existe una característica anatómica foliar propia de cada uno de los grupos estudiados afines a suelos yesosos, más bien, se observa una combinación de ellas, en ocasiones compartidas con las glicofitas, siendo distintivas las proporciones en que se presentan.

## 7. LITERATURA CITADA

Allred K. W. e Ivey R. D. 2012. *Flora Neomexicana III: An illustrated Identification Manual*. 719 pp.

Andersen A., Lucchini F., Moriconi J. y Fernández E. A. 2006. Variabilidad en la morfo-anatomía foliar de *Lippia turbinata* (Verbenaceae) en la provincia de San Luis (Argentina). *Phyton*. 75: 137-143.

Atay S. 1958. Über die Einwirkung de ätherischen Öle auf die Evaporation und Transpiration. *Instab. Univ. Fen. Fak. Meum. ser. B*. 23:143-170.

Brodersen C. R. y Vogelmann T. C. 2007. ¿Do epidermal lens cells facilitate the absorptance of diffuse light?. *American Journal of Botany*. 94(7): 1061-1066.

Bowling A. J. y Vaughn K. C. 2009. Gelatinous fibers are widespread in coiling tendrils and twining vines. *American Journal of Botany*. 96(4): 719–727.

Carlquist S. 2001. *Comparative Wood Anatomy. Systematic, Ecological, and Evolutionary Aspects of Dicotyledon Wood*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. 2ed. 448pp.

Castro M. M., Leitão-Filho H. de F. y Monteiro W. R. 1997. Utilização de estruturas secretoras na identificação dos gêneros de Asteraceae de uma vegetação de cerrado. *Revista Brasileira de Botanica*. 20(2): 163-174.

Ceolin G. B., Rosito J. M. y do Canto-Dorow T. S. 2009. Leaf surface characters applied to Lauraceae taxonomy in a seasonal forest of southern Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology*. 52(6): 1453-1460.

Cervantes M. A., Flores O. H. y Valdés J. 2001. Las Euphorbiaceae halófilas y gipsófilas de México, excepto *Euphorbia*. *Anales del instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica*. 72(1): 1-83.

Correll D. S. y Johnston M. 1979. *Manual of the vascular plants of Texas*. The University of Texas at Dallas. 2a imp. Texas.

Cole T. C. H. y Hilger H. H. 2016. Angiosperm Phylogeny Poster. Flowering Plant Systematics, Update to APG IV.

Cutler D. F. y Brandham P. E. 1977. Experimental evidence for the genetic control of leaf surface characters in hybrid Aloineae (Liliaceae). *Kew Bulletin*. 32(1): 23-32.

Cutler J. M., Rains D. W. y Loomis R. S. 1977. The importance of cell size in the water relations of plants. *Physiologia Plantarum*. 40(4): 255-260.

Czaja A., Estrada-Rodríguez J. L. y Flores Olvera H. 2014. The gypsum dunes of Cuatro Ciénegas valley, Mexico a secondary sabkha ecosystem with gypsophytes. En: Khan M.A., Böer B. Öztürk M., Al Abdessalaam T. Z., Clüsener-Godt M. y Gul B. eds. *Sabkha ecosystems: Volume IV: Cash crop halophyte and biodiversity*. 81 Conservation, Tasks for vegetation science 47, Springer. pp. 81-92

Damascos M. 1997. Caracteres morfológicos de las plantas del bosque y su relación con la alteración del ambiente. *Bosque*. 18(2): 109-114.

Duvigneaud P. y Denaeyer-de Smet, S. 1968. Essai de classification chimique (éléments minéraux) des plantes gypsicoles du bassin de l'Ebre. *Bulletin de la Société Royale de Botanique de Belgique*. 101: 279-291.

Ehleringer J. 1984. Ecology and ecophysiology of leaf pubescence in North American desert plants. En: Rodriguez E., Healey P. L., Mehta I. Eds. *Biology and chemistry of plant trichomes*. Plenum Press: New York. pp.113-32.

Ehleringer J., Mooney H. A., Gulmon S. L. y Rundel P. W. 1981. Parallel evolution of leaf pubescence in *Encelia* in coastal deserts of North and South America. *Oecologia*. 49: 38-41.

Esau K. 1959. *Anatomía vegetal*. Ediciones Omega. Barcelona. 729 pp.

Escudero A. 2009. Vegetación gipsícola mediterránea (Gypsophiletalia). En: Ministerio de medio Ambiente y Medio Rural y Marino. Secretaria general técnica Centro de Publicaciones. eds. *Bases ecológicas preliminares para la conservación de los tipos de hábitat de interés comunitario en España*. Madrid: Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino. 78 p.

Escudero A., Palacio S., Maestre F. T., y Luzuriaga A. L. 2014. Plant life on gypsum: a review of its multiple facets. *Biological Reviews*. 90: 1-18.

Fahn A. 1969. *Plant Anatomy*. Pergamon Press. 534 pp.

Fahn A. y Cutler D. F. 1992. *Xerophytes*. Gebrüder Borntraeger. Berlin. Stuttgart. 185pp.

Fisher D. D., Schenk H. J., Thorsch J. A. y Ferren Jr W. R. 1997. Leaf anatomy and subgeneric affiliations of C3 and C4 species of *Suaeda* (Chenopodiaceae) in North America. *American Journal of Botany*. 84(9): 1198–1210.

Franceschi V. R. y Nakata P. A. 2005. Calcium oxalate in plants: formation and function. *The Annual Review of Plant Biology*. 56: 41–71.

Givnish T. J. 1987. Comparative Studies of leaf form: assessing the relative roles of selective pressures and phylogenetic constraints. *The New Phytologist*. 106(1): 131-160.

González-Medrano M. F. 2004. *Las comunidades vegetales de México propuesta para la unificación de la clasificación y nomenclatura de la vegetación de México*. 2da ed. Instituto Nacional de Ecología (INE-SEMARNAT). México D.F. 82 pp.

González-Medrano M. F. 2012. *Las zonas áridas y semiáridas de México y su vegetación*. 1a ed. Instituto Nacional de Ecología (INE-SEMARNAT). México D.F. 194 pp.

Granados-Sánchez D., López-Ríos G. F. y Gama-Flores J. L. 1998. Adaptaciones y estrategias de las plantas de zonas áridas. *Revista Chapingo Sene Ciencias Forestales y del Ambiente*. 4(1): 169-178.

Harris J. G. y Harris M. W. 2001. *Plant identification terminology: an illustrated glossary*. 2a ed. Spring Lake Publishing. Spring Lake Utah. 216pp.

Hull H. M., Shellhorn S. J. y Saunier R. E. 1971. Variations in creosotebush (*Larrea divaricata*) epidermis. *Journal of the Arizona Academy of Science*. 6(3): 196-205.

IUSS Working Group WRB, 2015. Base referencial mundial del recurso suelo 2014, Actualización 2015. Sistema internacional de clasificación de suelos para la nomenclatura de suelos y la creación de leyendas de mapas de suelos. Informes sobre recursos mundiales de suelos 106. FAO, Roma

Jones C. S., Bakker F. T., Schlichting C. D. y Nicotra A. B. 2009. Leaf shape evolution in the South African genus *Pelargonium* L' Hér. (Geraniaceae). *Evolution*. 63(2): 479-497.

Jstor.org, en <<https://www.jstor.org>>.

Kasapligil B. 1961. Foliar xeromorphy of certain geophytic monocotyledons. *Madroño*. 16(2): 43-70.

Koch K., Bhushan B. y Barthlott W. 2009. Multifunctional surface structures of plants: An inspiration for biomimetics. *Progress in Materials Science*. 54: 137–178.

Leegood R. C. 2008. Roles of the bundle sheath cells in leaves of C3 plants. *Journal of Experimental Botany*. 59(7): 1663–1673.

Mangum S. L. 1950. Leaf xeromorphy as related to physiological and structural influences. *Botanical Review*. 16(8): 399-447.

Mangum S. L. 1951. Leaf xeromorphy in dicotyledon species from a gypsum sand deposit. *American Journal of Botany*. 38(3):175-190.

Marius-Nicusor G., Lacramioara I. y Constantin T. 2014. *Halophytes: An Integrative Anatomical Study*. Springer International Publishing. pp. 548.

Mc Donald P. G. M., Fonseca C. R., Overton J. Mc C. y Westoby M. 2003. Leaf-size divergence along rainfall and soil-nutrient gradients: is the method of size reduction common among clades?. *Functional Ecology*. 17: 50–57.

Mc Vaugh R. y Mickel J. T. 1963. Notes on Pinguicula, Sect. Orcheosanthus. *Brittonia*. 15: 134-140.

Meloche C.G., J. Knox P. y Vaughn K.C. 2007. A cortical band of gelatinous fibers causes the coiling of redvine tendrils: a model based upon cytochemical and immunocytochemical studies. *Planta*. 225: 485–498.

Merlo M. E., Mota J. F., Aleman M. M. y Cabello J. 1998. La gipsofilia en plantas: un apasionante edafismo. *Investigación + Gestión*. 3: 103-111.

Merlo M. E., Mota J. F. y Sanchez-Gomez P. 2011. Ecofisiología y adaptaciones de las plantas vasculares a las características físicas y químicas de sustratos especiales. En: Mota J. F., Sánchez-Gómez P. y y Guirado J.S. eds. *Diversidad vegetal de las yeseras ibéricas. El reto de los archipiélagos edáficos para la biología de la conservación*. ADIF-Mediterráneo Asesores Consultores. Almería. pp. 51-74.

Metcalfe C. R. y Chalk L. 1979. *Anatomy of the Dicotyledons, Vol. 1, Systematic Anatomy of the Leaf and Stem*. 2nd ed. Clarendon Press Oxford. Gran Bretaña. 276 pp.

Montenegro G., Aljaro M. E., Walkowiak A. y Saenger R. 1981. Growth. Net-productivity and senescence in herbs and shrubs of the native vegetation in Central Chile. En: Conrad C.E. y Oechel W.C. eds. *Dynamics and management of Mediterranean type ecosystems*. United States. Department of Agriculture and Forest Service. General Technical Reports. P.S.W. 58 pp.

Moore M. J., Mota J. F., Douglas N. A., Flores Olvera H. y Ochoterena H. 2014. The ecology, assembly and evolution of gypsophile floras. En: Rajakaruna N., Boyd R. S. y Harris T. B. eds. *Plant Ecology Evolution in Harsh Environments (Environmental Research Advances)*. Nova Publishers. Hauppauge N. Y. pp. 97-128.

Mota J. F., Sánchez-Gómez P. y Guirado J. S. (Eds.). 2011. *Diversidad vegetal de las yeseras ibéricas. El reto de los archipiélagos edáficos para la biología de la conservación*. ADIF-Mediterráneo Asesores Consultores. Almería. 636 pp.

Mott K. A. y Michaelson O. 1991. Amphistomy as an adaptation to high light intensity in *Ambrosia cordifolia* (Compositae). *American Journal of Botany*. 78(1): 76-79.

Náder G. J. J. 1992. Las Boraginaceae en la flora halófila y gipsófila de México. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. 166pp.

Palacio S., Escudero A., Montserrat-Martí G., Maestro M., Milla R. y Albert M.J. 2007. Plants living on gypsum: beyond the specialist model. *Annals of Botany*. 99: 333-343.

Palacio S., Aitkenhead M., Escudero A., Montserrat-Martí G., Maestro M. y Jean R. A. H. 2014. Gypsophile chemistry unveiled: fourier transform infrared (FTIR) Spectroscopy provides new insight into plant adaptations to gypsum soils. *PLoS ONE*. 9(9): 1-13.

Plymale E. L. y Wylie R. B. 1944. The Major Veins of Mesomorphic Leaves. *American Journal of Botany*. 31(2): 99-106.

Powell A. M. y Turner B. L. 1977. Aspects of the plant biology of the gypsum outcrops of the Chihuahuan Desert. En: Wauer R.H. y Riskind D.H. eds. *Transactions of the symposium on the biological resources of the Chihuahuan Desert region*. United States and Mexico. Sul Ross State University. Alpine. Texas. 17–18 October 1974. National Park Service Transactions and Proceedings Series, Number 3. U.S. Department of the Interior, Washington, DC, U.S.A. pp. 315–325.

Powles S.B. 1984. Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light. *The Annual Review of Plant Biology*. 35: 15-44.

Pyykko M. 1966. The leaf anatomy of east Patagonian xeromorphic plants. *Annales Botanici Fennici*. 3: 453-622.

Pyykkö M. 1979. Morphology and anatomy of leaves from some woody plants in a humid tropical forest of Venezuelan Guayana. *Acta Botanica Fennica*. 112: 1-41.

Radford A. E., Dickison W. C., Massey J. R. y Bell C. R. 1974. *Vascular plant systematics*. Harper & Row. 891 pp.

Raunkiaer C. 1934. *The life forms of plants and statistical plant geography*. Clarendon Press. Oxford. 632 pp.

Ruzin S. A. 1999, *Plant microtechnique and microscopy*. Oxford, New York: Oxford University Press. 322 pp.

Rzedowski J. 1978. *Vegetación de México*. México D.F. 432pp.

Sack L. y Scoffoni C. 2013. Leaf venation: structure, function, development, evolution, ecology and applications in the past, present and future. *The New Phytologist*. 198(4): 983-1000.

Sánchez del P. I. 1996. La familia Amaranthaceae en la flora halófila y gipsófila de México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México D. F. 164 pp.

Sánchez-Del Pino I. Flores Olvera H. y Valdés J. 1999. La familia Amaranthaceae en la flora halófila y gipsófila de México. *Anales del Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica*. 70(1): 29-135. Schutze P., Freitag H. y Weising K. 2003. An integrated molecular and morphological study of the subfamily Suaedoideae Ulbr. (Chenopodiaceae). *Plant Systematics and Evolution*. 239: 257–286.

Selvi F. y Bigazzi M. 2001. Leaf surface and anatomy in Boraginaceae tribe Boragineae with respect to ecology and taxonomy. *Flora*. 196: 269-285. Shatil-Cohen A., Attia Z. y Moshelion M. 2011. Bundle-sheath cell regulation of xylem-mesophyll water transport via aquaporins under drought stress: a target of xylem-borne ABA?. *Plant Journal*. 67: 72–80.

Sousa-Baena M. S., Sinha N. R. y Lohmann L. G. 2014. Evolution and development of tendrils in Bignoniaceae (Lamiales, Bignoniaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 99(3): 323-347.

Steingraeber D. A. y Fisher J. B. 1986. Indeterminate growth of leaves in *Guarea* (Meliaceae): a twig analogue. *American Journal of Botany*. 73 (6): 852-862.

The Biodiversity Heritage Library, en: < <https://www.biodiversitylibrary.org> >.

Transeau E. N. 1904. On the development of palisade tissue and resinous deposits in leaves. *Science*. 19: 866-867.

Tropicos.org. Missouri Botanical Garden, en: <<http://www.tropicos.org>>

Valdés J. y Flores Olvera H. 1987 a. Las pteridofitas en la flora halófila y gipsófila de México. *Anales del Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botanica* 54:173-188.

Valdés J. y Flores Olvera H. 1987 b. Las gimnospermas en la flora halófila y gipsófila de México *Anales del Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botanica*. 57: 45-58.

Villa-Ruano N., Pacheco-Hernández Y., Rubio-Rosas E., Zarate-Reyes J.A., Lozoya-Gloria E. y Cruz-Duran R. 2017. Chemical profile, nutraceutical and anti-phytobacterial properties of the essential oil from *Dalea foliolosa* (Fabaceae). *Emirates Journal of Food and Agriculture*. 29(9): 724-728.

Villarreal-Quintanilla. J. A. 1998. Familia Gentianaceae. En: Rzedowski J. y Calderón de Rzedowski G. (eds.). *Flora del Bajío y de regiones adyacentes*. Fascículo 65. Instituto de Ecología, A.C., Centro Regional del Bajío. Pátzcuaro, Michoacán, México.

Villarreal-Quintanilla J. A. y Encina-Domínguez J. A. 2005. Plantas vasculares endémicas de Coahuila y algunas áreas adyacentes, México. *Acta Botanica Mexicana*. 70: 1-46.

Villarreal-Quintanilla J. A. y Estrada-Castillón. A. E. 2008. A new species of *Drymaria* (Caryophyllaceae) from northeastern Mexico. *Brittonia* 60(4): 329-331. Forma correcta de citarse

Vogelmann T. C, Bomman J. F. y Yates D. J. 1996. Focusing of light by leaf epidermal cells. *Physiologia Plantarum*. 98: 43-56.

Waisel Y. 1972. *Biology of halophytes*. Academic Press: New York. USA. 1a ed. 410pp.

Weigend M., Luebert F., Gottschling M., Couvreur T. L. P., Hilger H. H. y Miller J. S. 2014. From capsules to nutlets –phylogenetic relationships in the Boraginales. *Cladistics*. 30: 508-518.

Yeats T. H. y Rose J.K.C. 2013. The Formation and Function of Plant Cuticles. *Plant Physiology*. 163 (1): 5-20.

Zamudio R. S. 2005. Dos especies nuevas de *Pinguicula* (Lentibulariaceae) de la Sierra Madre Oriental, México. *Acta Botanica Mexicana*. 70: 69-83.

Zamudio R. S. y Rzedowski J. 1986. Tres especies nuevas de *Pinguicula* (Lentibulariaceae) de México. *Phytologia* 60(4): 255-265.

Zamudio R. S. y Studnicka M. 2000. Nueva especie gipsicola de *Pinguicula* (Lentibulariaceae) del estado de Oaxaca. *Acta Botanica Mexicana*. 53: 67-74.

## ANEXO I. LÁMINAS

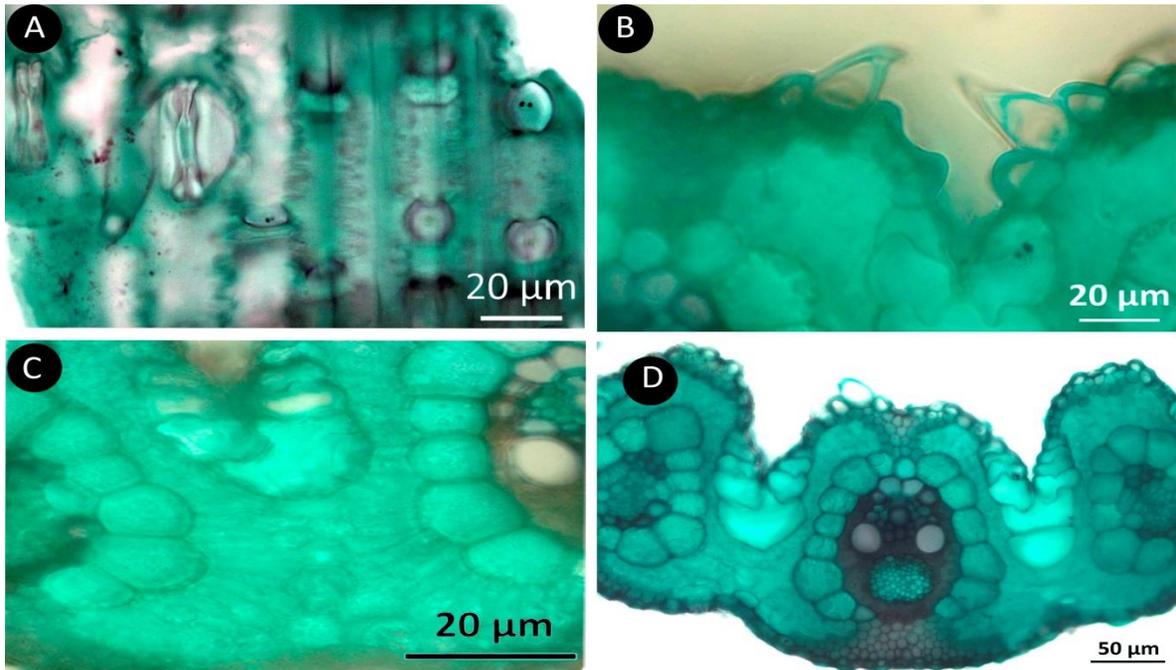


Lámina 1. Características anatómicas de la hoja de *Sporobolus nealleyi*. Cortes a mano alzada. A. Epidermis en vista superficial, B. Epidermis en corte transversal, C. Mesófilo, D. Vena principal.

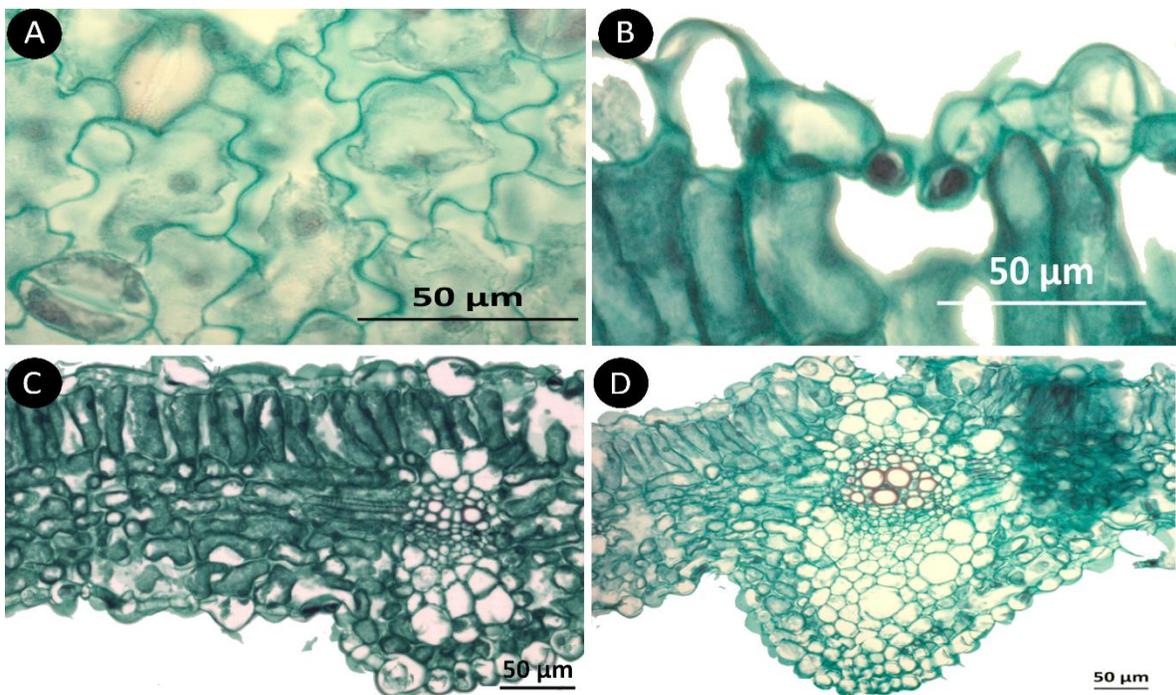


Lámina 2. Características anatómicas de la hoja de *Hunnemannia fumariifolia*. Cortes con micrótopo. A. Epidermis en vista superficial, B. Epidermis en corte transversal, C. Mesófilo, D. Vena principal.

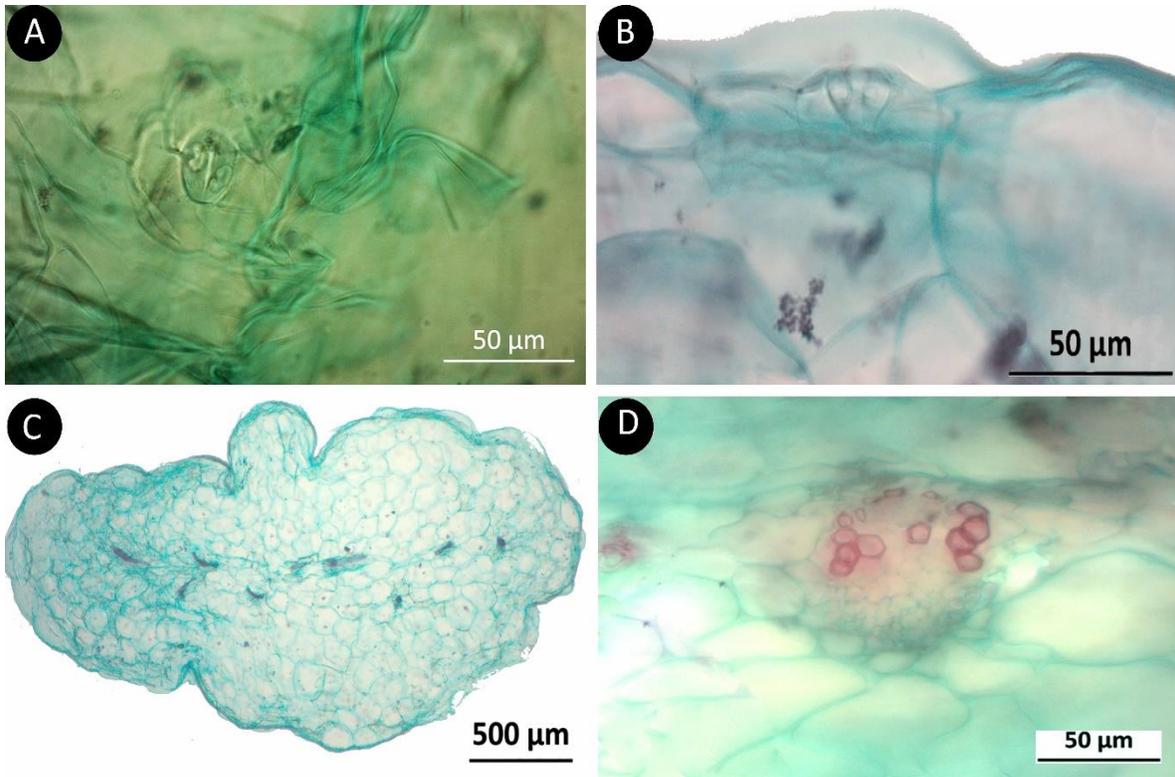


Lámina 3. Características anatómicas de la hoja de *Sedum wrightii*. Cortes a mano alzada. A. Epidermis en vista superficial, B. Epidermis en corte transversal, C. Mesófilo, D. Vena principal.

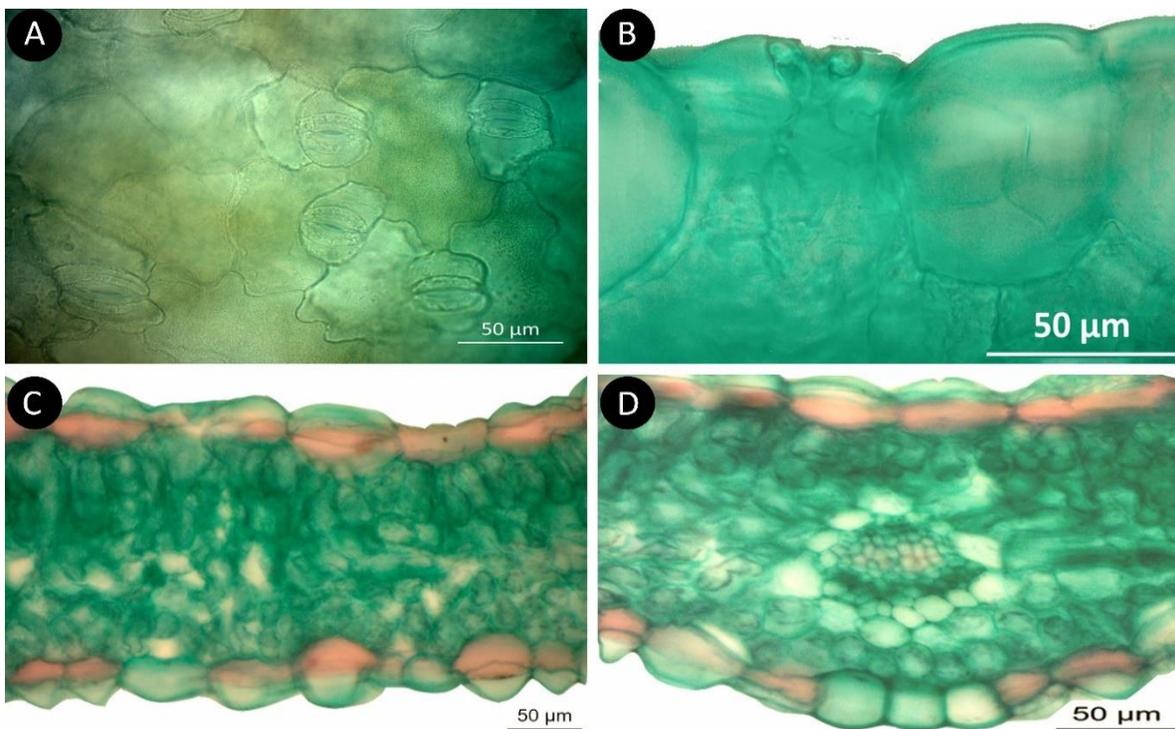


Lámina 4. Características anatómicas de la hoja de *Linum modestum*. Cortes a mano alzada. A. Epidermis en vista superficial, B. Epidermis en corte transversal, C. Mesófilo, D. Vena principal.

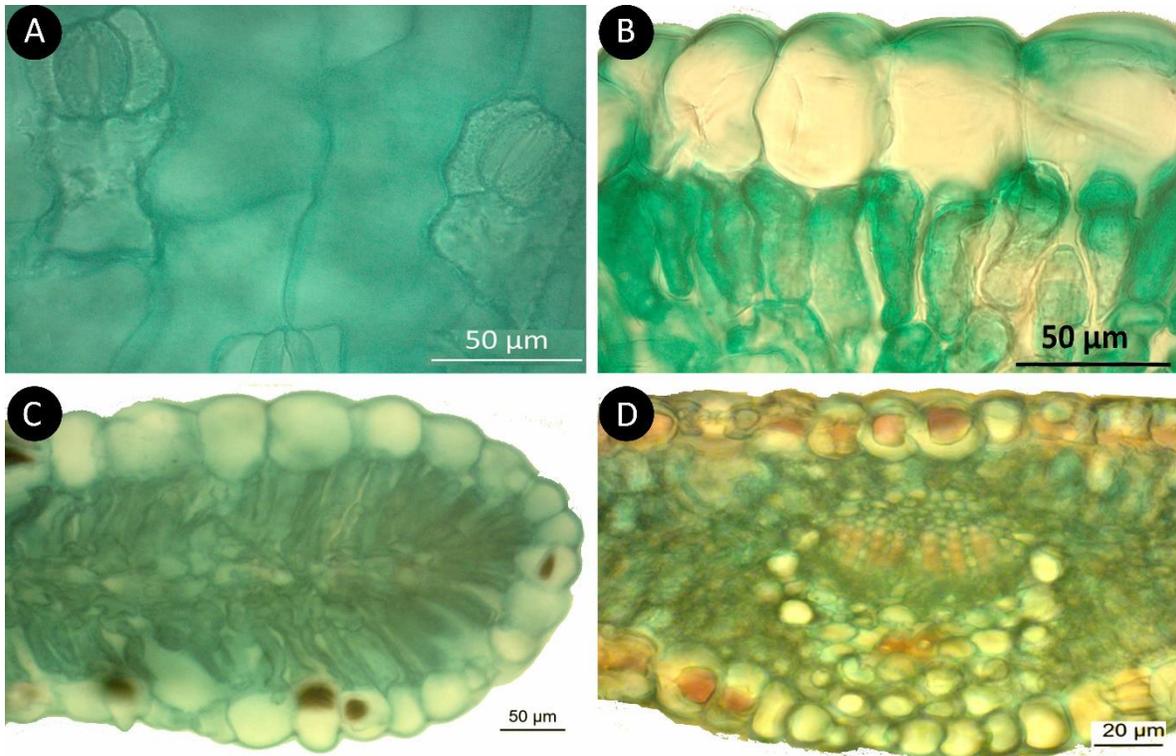


Lámina 5. Características anatómicas de la hoja de *Linum flagellare*. Cortes a mano alzada. A. Epidermis en vista superficial, B. Epidermis en corte transversal, C. Mesófilo, D. Vena principal.

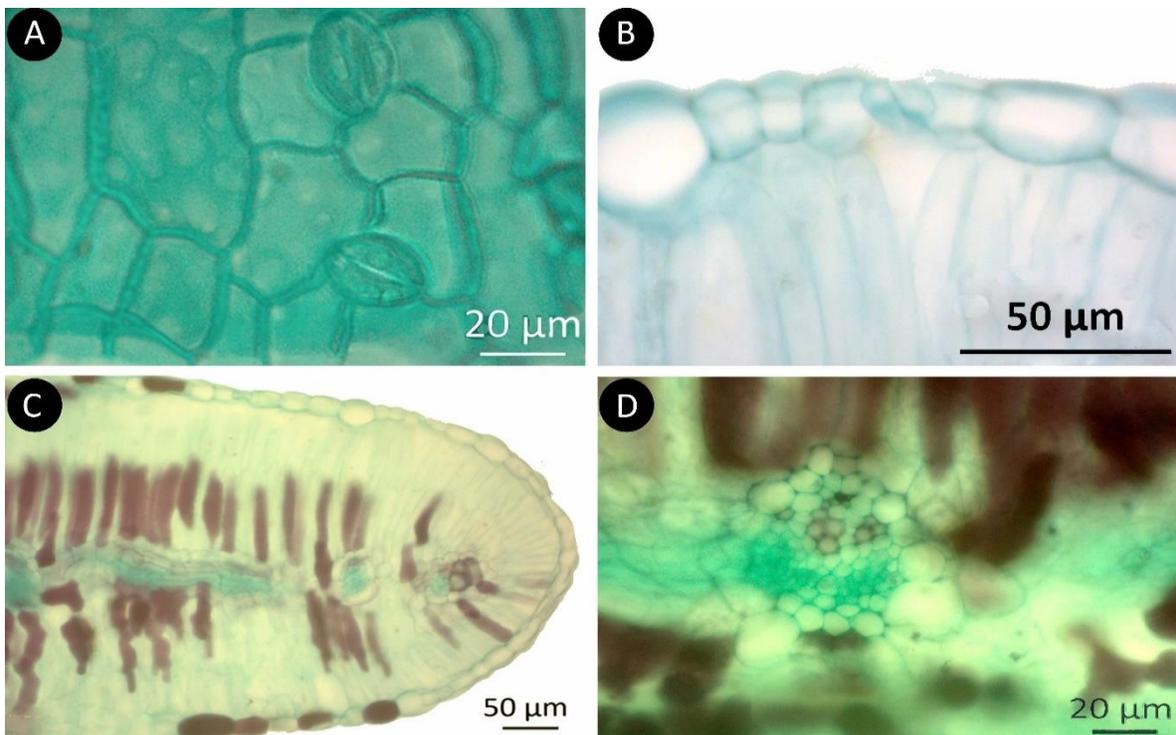


Lámina 6. Características anatómicas del foliolo de *Dalea filiciformis*. Cortes a mano alzada. A. Epidermis en vista superficial, B. Epidermis en corte transversal, C. Mesófilo, D. Vena principal.

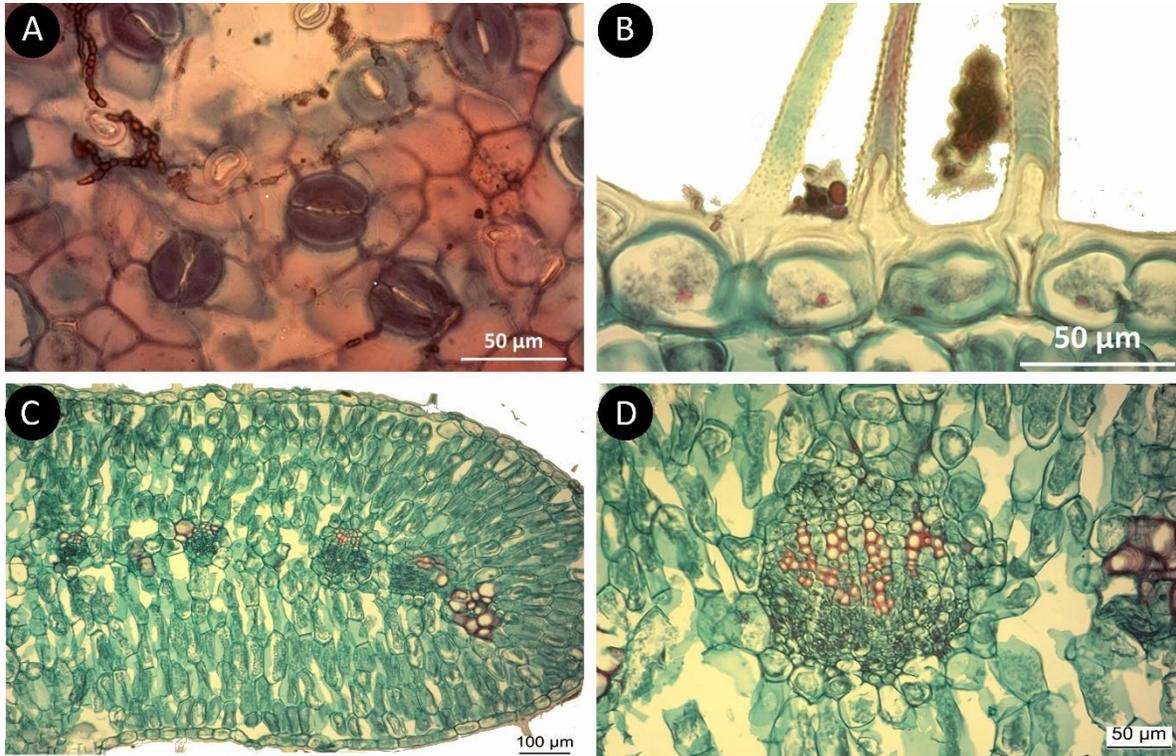


Lámina 7. Características anatómicas de la hoja de *Polygala oedophylla*. Cortes con micrótopo. A. Epidermis en vista superficial, B. Epidermis en corte transversal, C. Mesófilo, D. Vena principal.

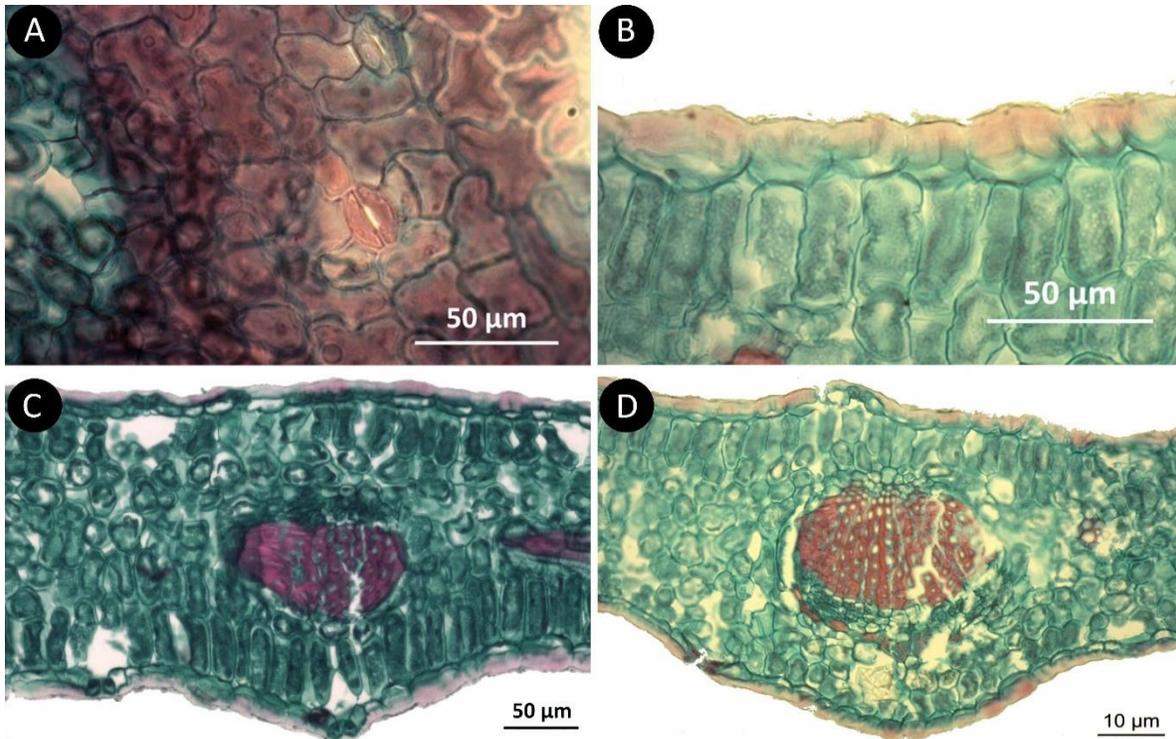


Lámina 8. Características anatómicas de la hoja de *Polygala lindheimeri*. Cortes con micrótopo. A. Epidermis en vista superficial, B. Epidermis en corte transversal, C. Mesófilo, D. Vena principal.

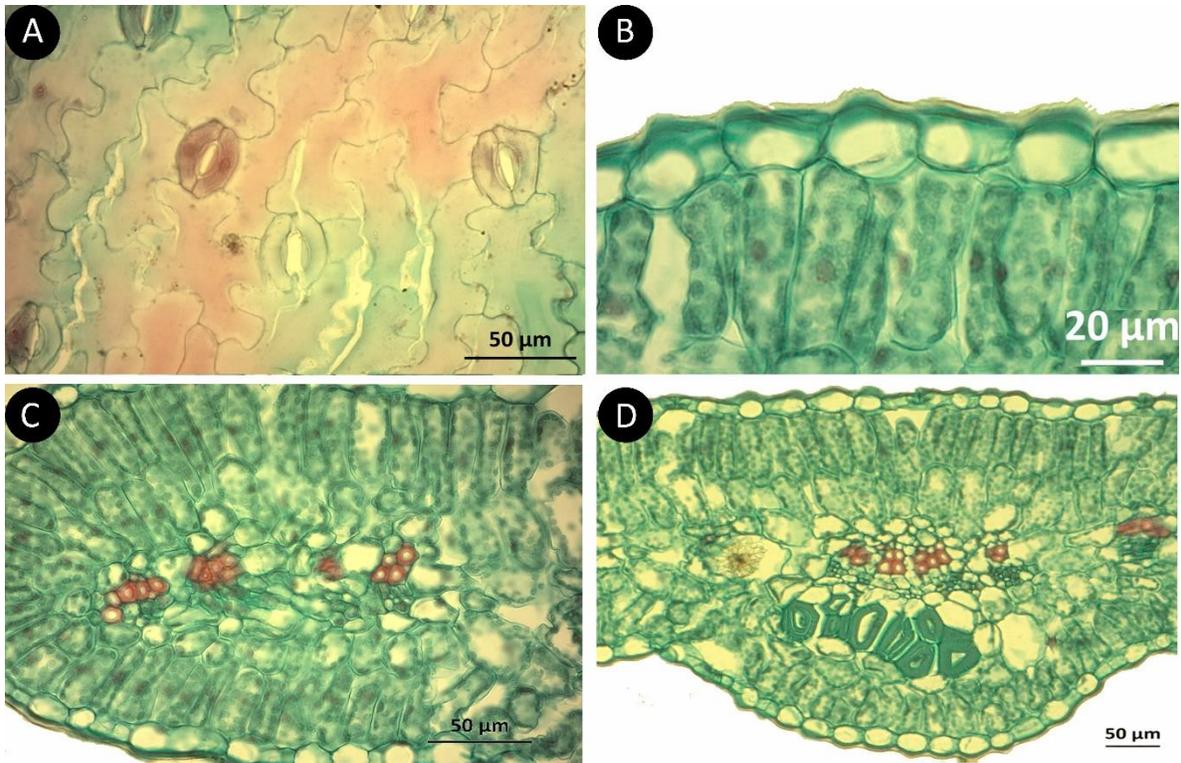


Lámina 9. Características anatómicas de la hoja de *Polygala dolichocarpa*. Cortes con micrótopo. A. Epidermis en vista superficial, B. Epidermis en corte transversal, C. Mesófilo, D. Vena principal.

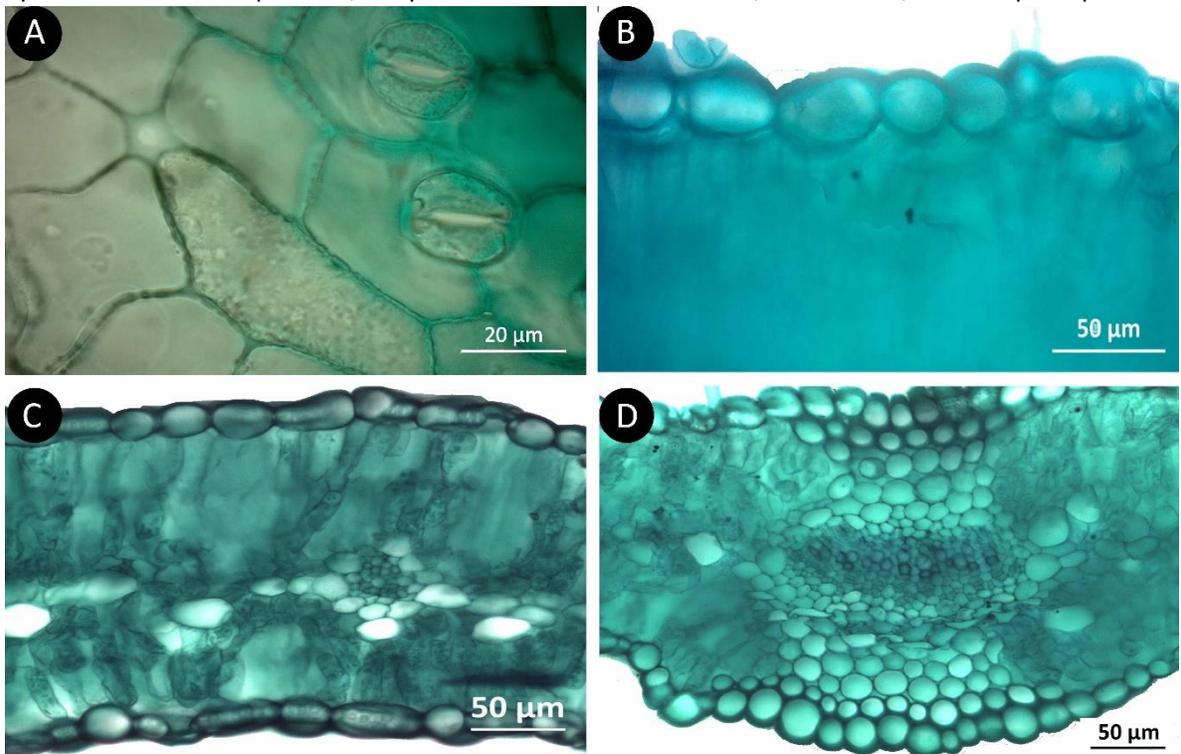


Lámina 10. Características anatómicas de la hoja de *Oenothera suffrutescens*. Cortes a mano alzada. A. Epidermis en vista superficial, B. Epidermis en corte transversal, C. Mesófilo, D. Vena principal.

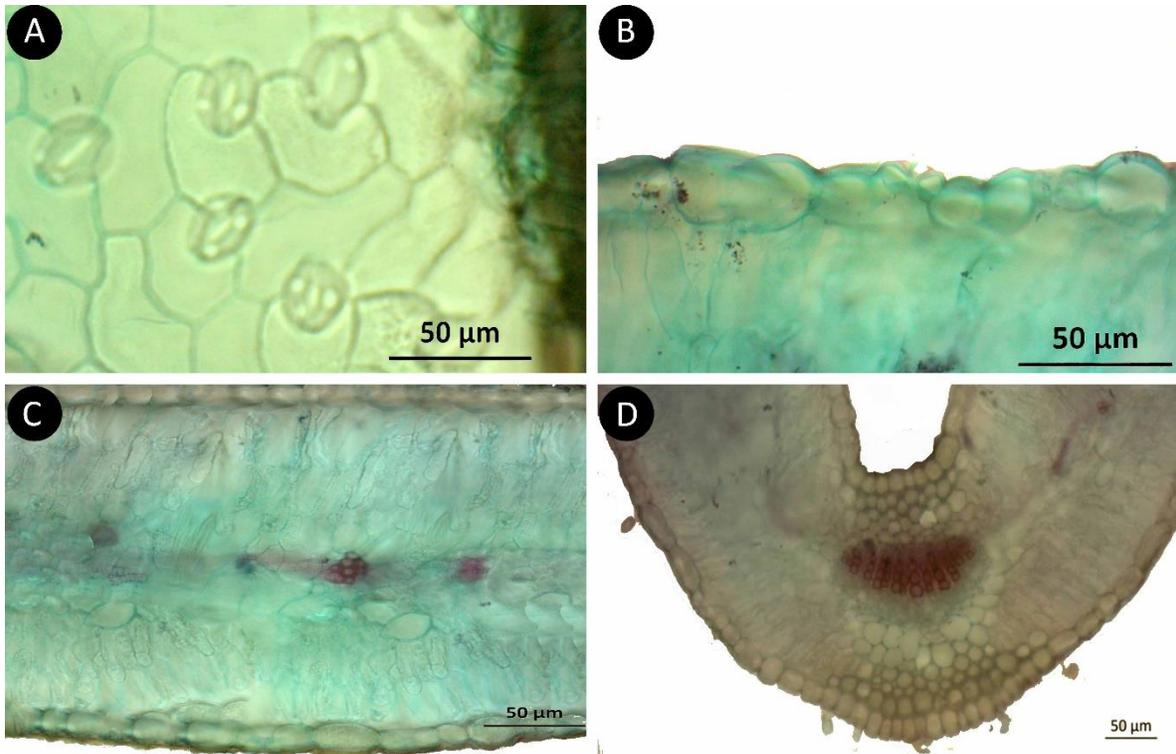


Lámina 11. Características anatómicas de la hoja de *Oenothera serrulata*. Cortes a mano alzada. A. Epidermis en vista superficial, B. Epidermis en corte transversal, C. Mesófilo, D. Vena principal.

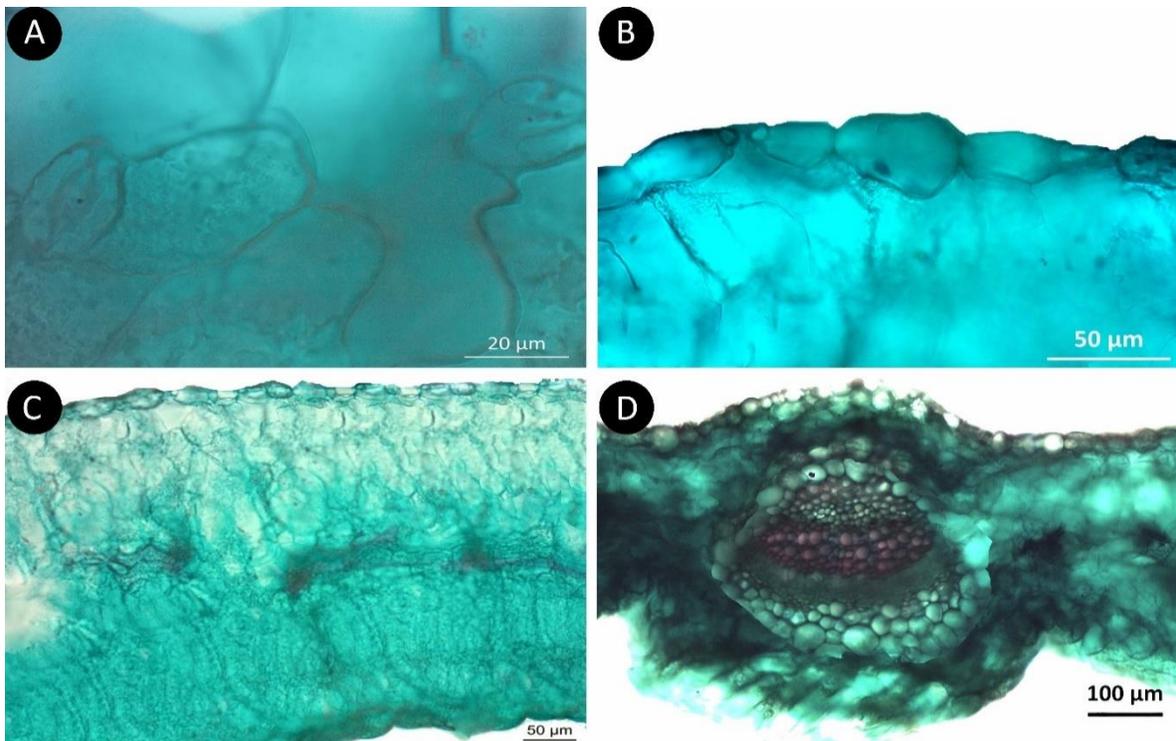


Lámina 12. Características anatómicas de la hoja de *Nerisyrenia incana*. Cortes a mano alzada. A. Epidermis en vista superficial, B. Epidermis en corte transversal, C. Mesófilo, D. Vena principal.

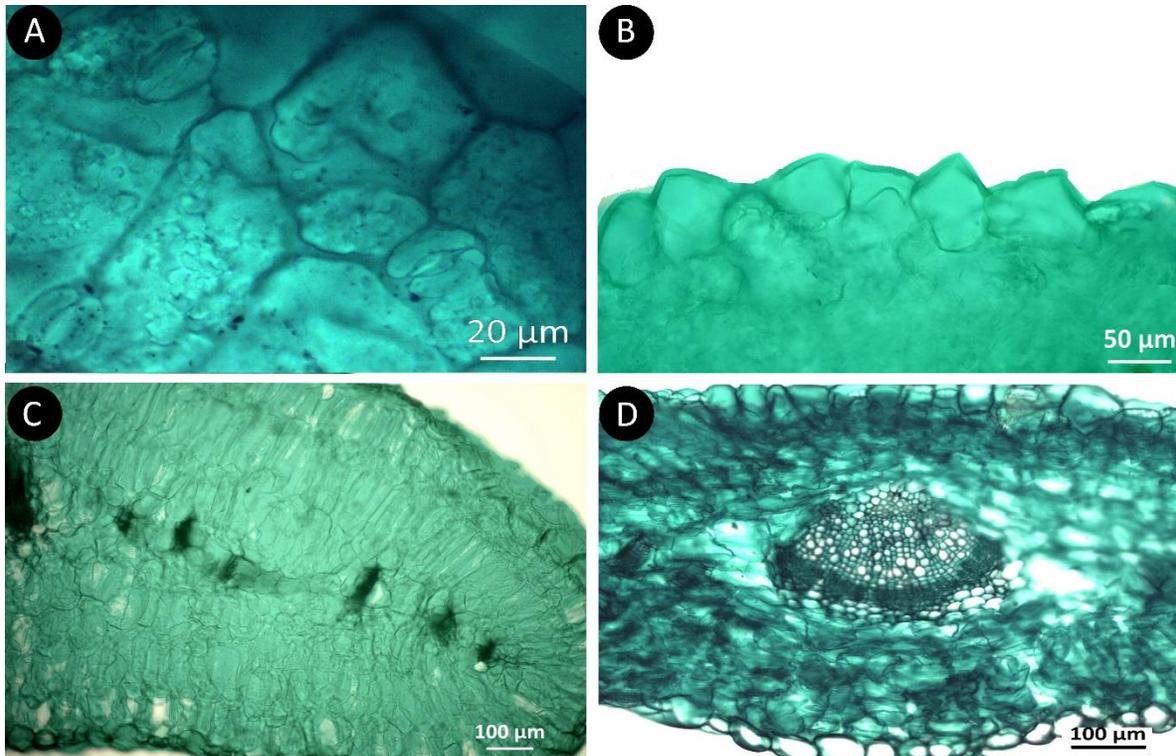


Lámina 13. Características anatómicas de la hoja de *Nerisyrenia linearifolia*. Cortes a mano alzada. A. Epidermis en vista superficial, B. Epidermis en corte transversal, C. Mesófilo, D. Vena principal.

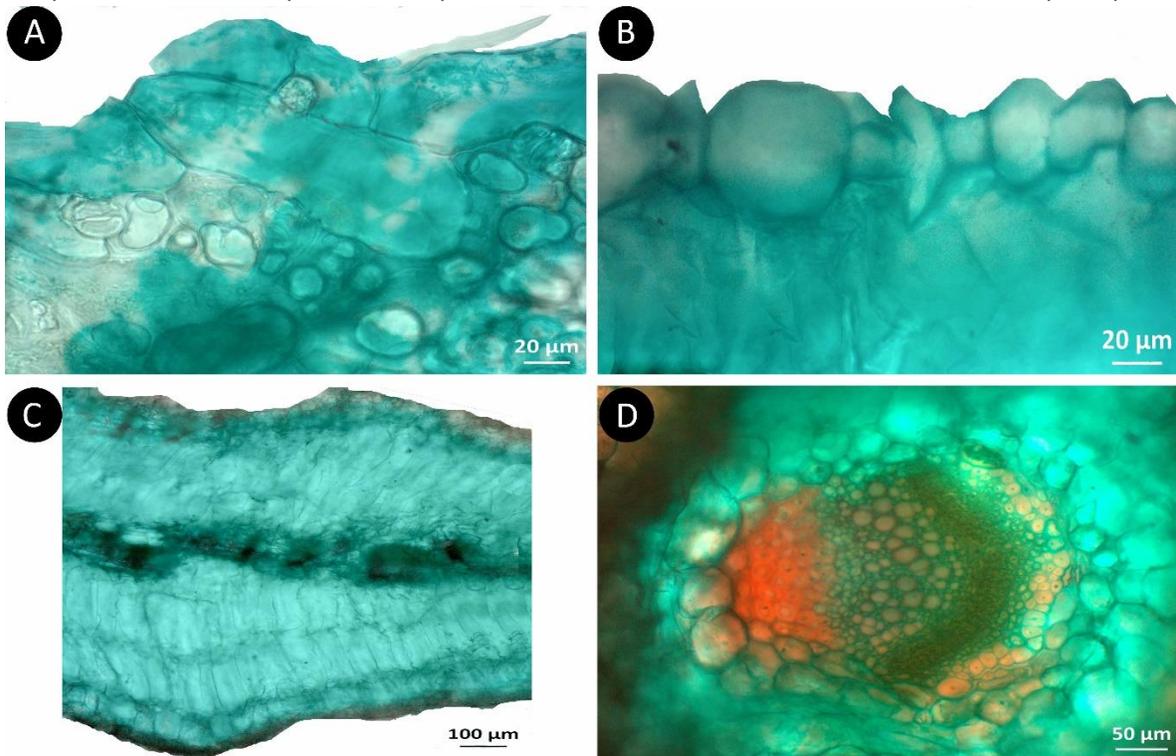


Lámina 14. Características anatómicas de la hoja de *Nerisyrenia camporum*. Cortes a mano alzada. A. Epidermis en vista superficial, B. Epidermis en corte transversal, C. Mesófilo, D. Vena principal.

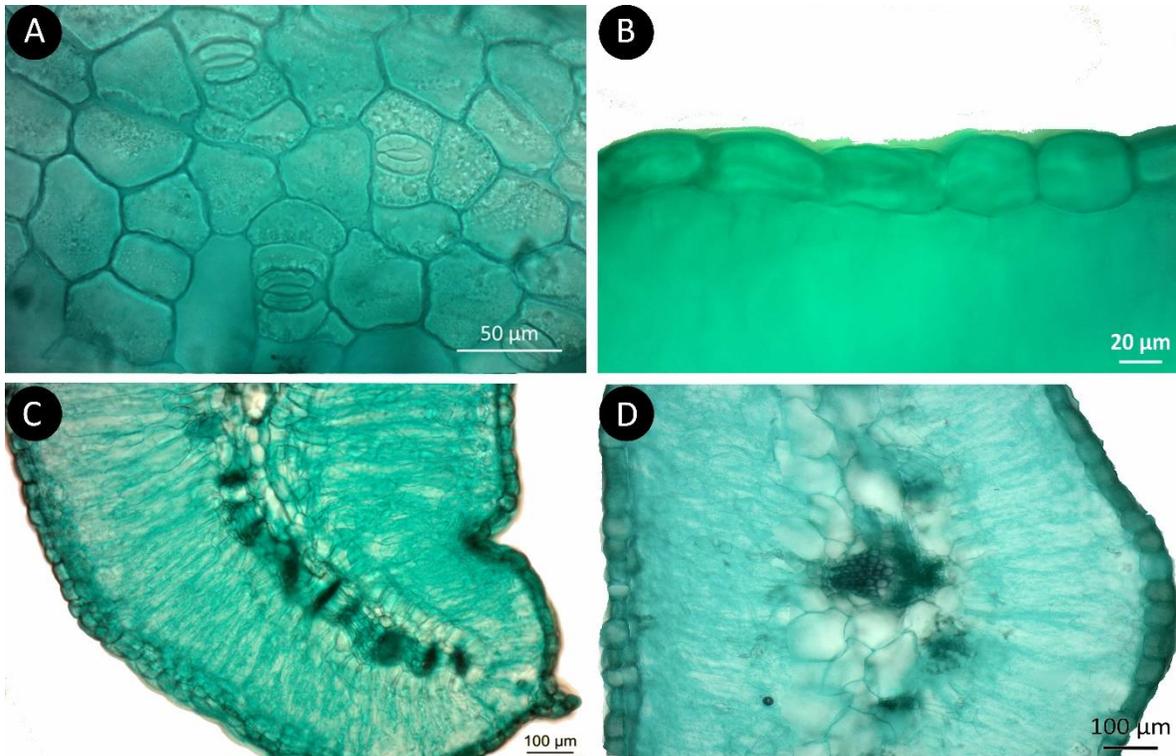


Lámina 15. Características anatómicas de la hoja de *Suaeda mexicana*. Cortes a mano alzada. A. Epidermis en vista superficial, B. Epidermis en corte transversal, C. Mesófilo, D. Vena principal.

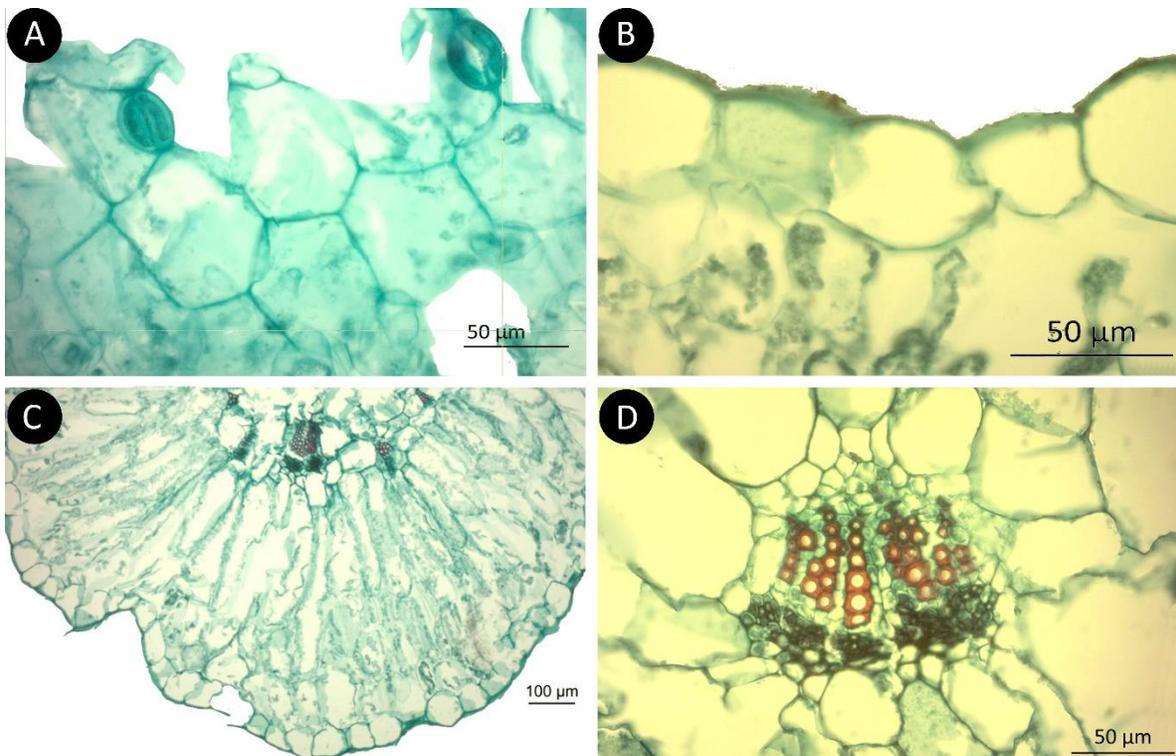


Lámina 16. Características anatómicas de la hoja de *Suaeda jacoensis*. Cortes con micrótopmo. A. Epidermis en vista superficial, B. Epidermis en corte transversal, C. Mesófilo, D. Vena principal.

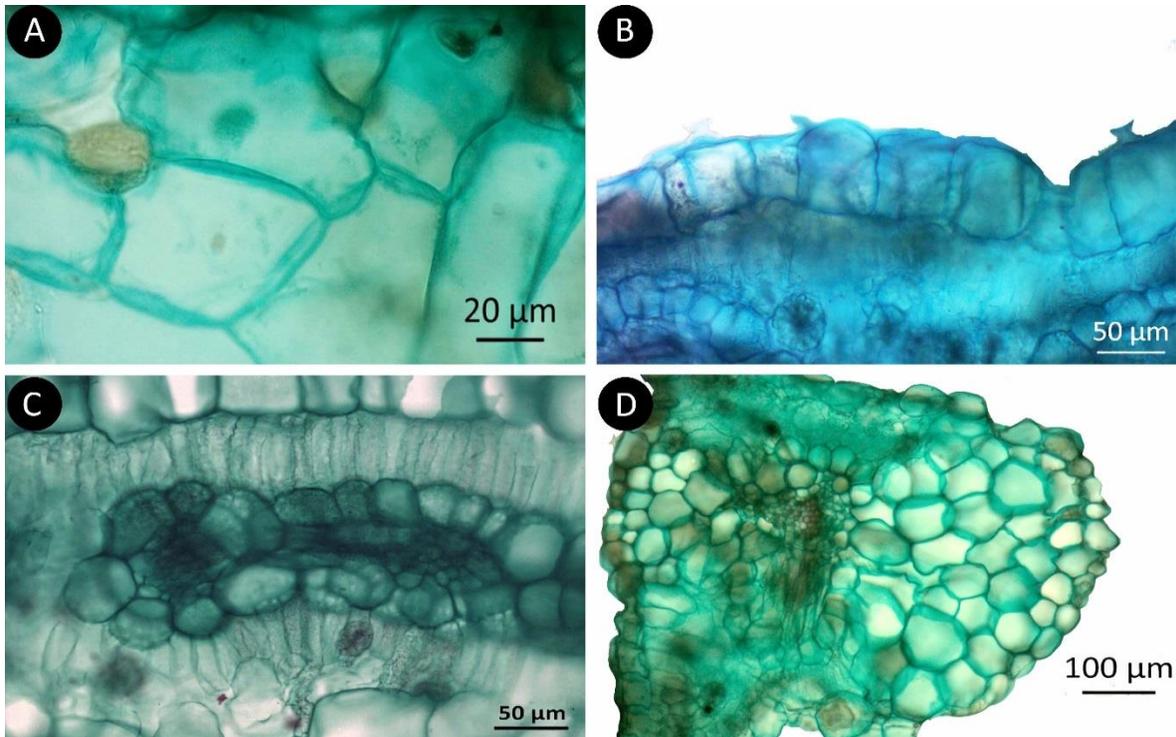


Lámina 17. Características anatómicas de la hoja de *Tidestromia rhizomatosa*. Cortes a mano alzada. A. Epidermis en vista superficial, B. Epidermis en corte transversal, C. Mesófilo, D. Vena principal.

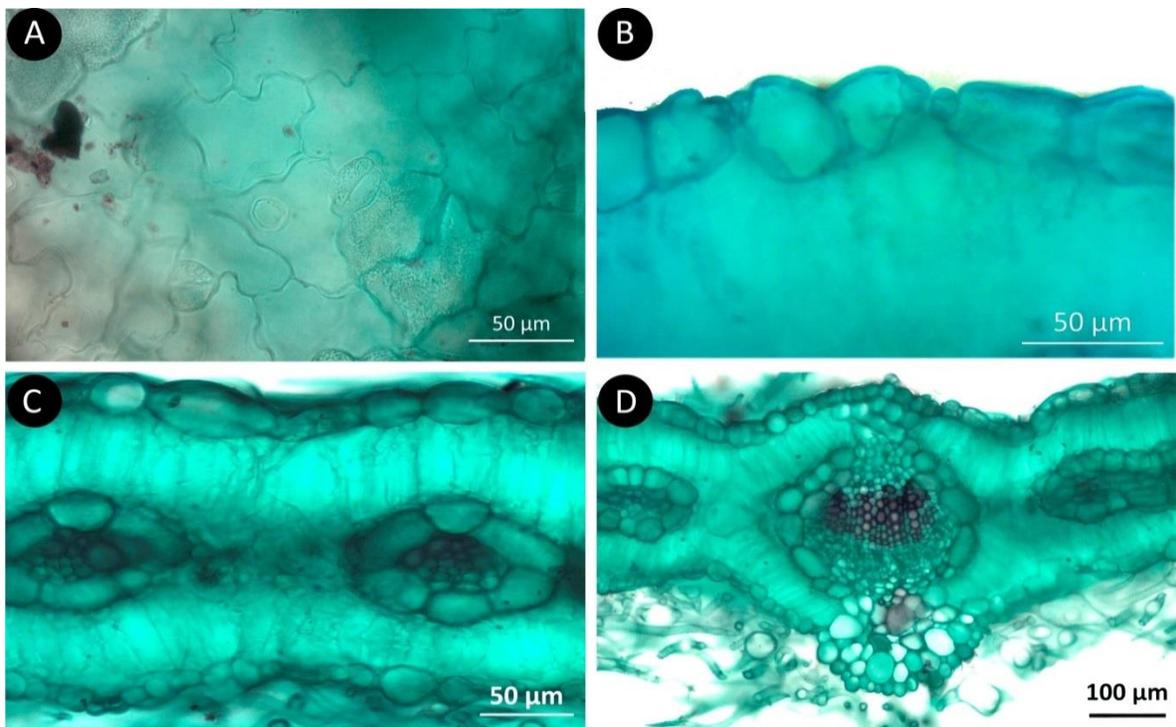


Lámina 18. Características anatómicas de la hoja de *Tidestromia sufruticosa*. Cortes a mano alzada. A. Epidermis en vista superficial, B. Epidermis en corte transversal, C. Mesófilo, D. Vena principal.

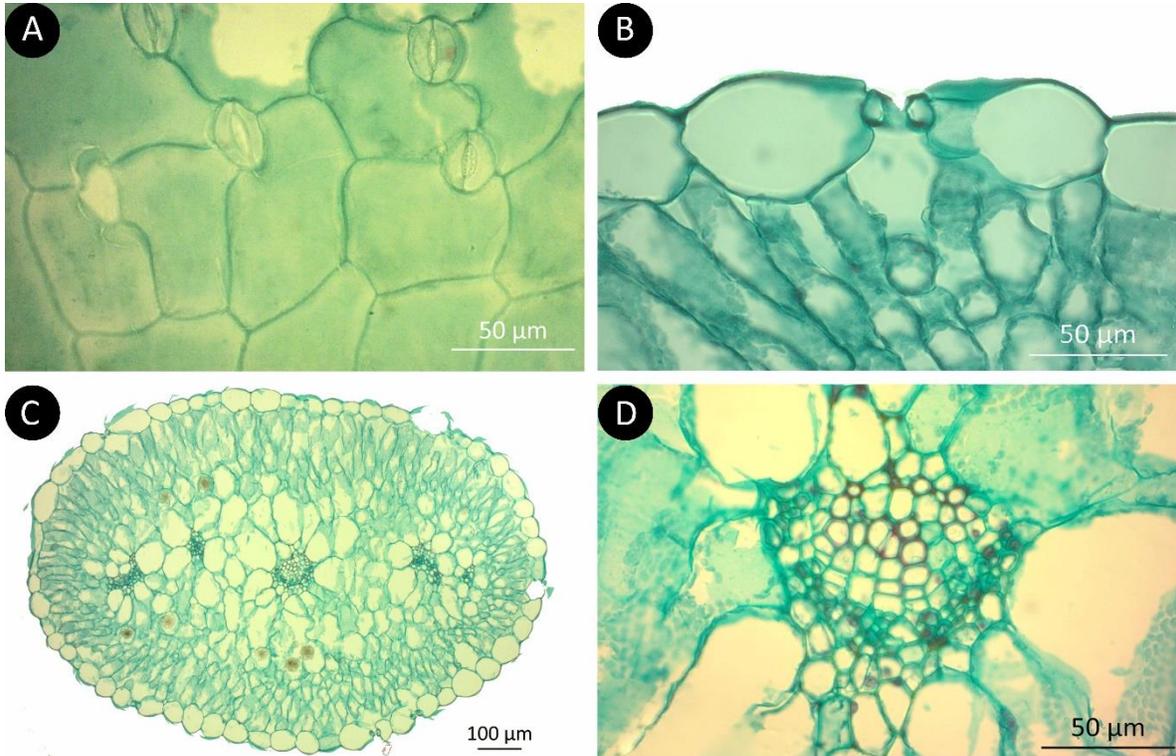


Lámina 19. Características anatómicas de la hoja de *Drymaria lyropetala*. Cortes con micróscopo  
Epidermis en vista superficial, B. Epidermis en corte transversal, C. Mesófilo, D. Vena principal.

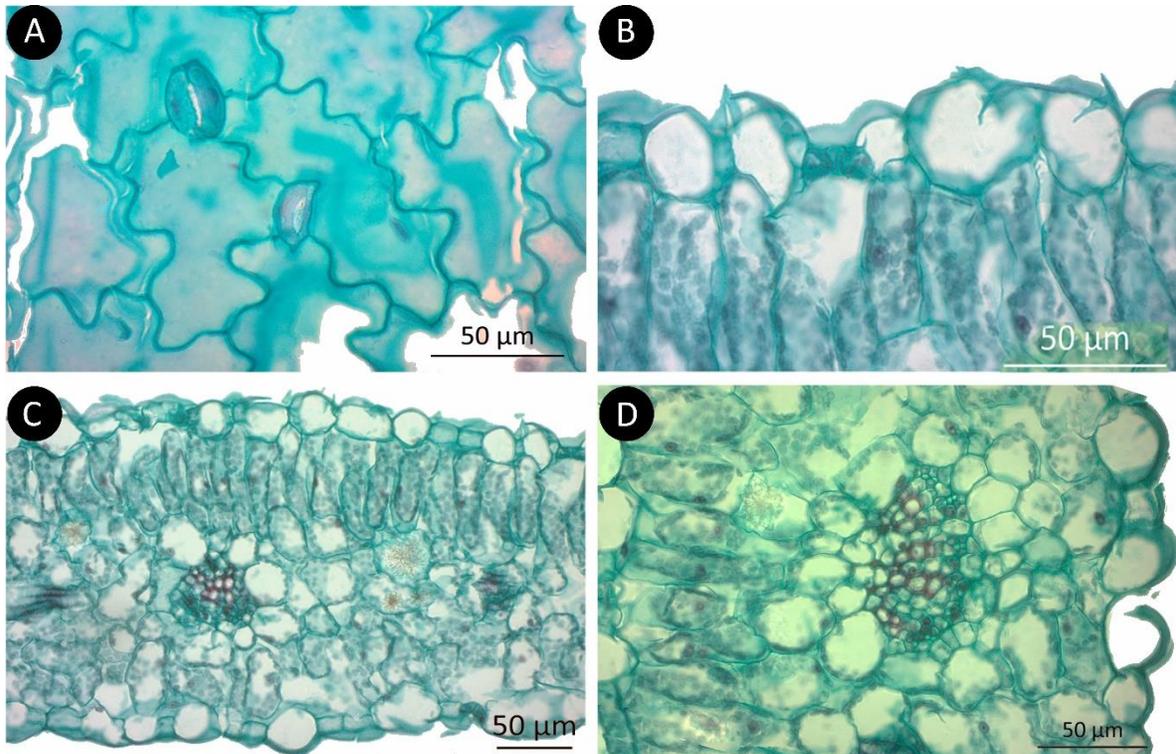


Lámina 20. Características anatómicas de la hoja de *Drymaria anomala*. Cortes con micróscopo  
Epidermis en vista superficial, B. Epidermis en corte transversal, C. Mesófilo, D. Vena principal.

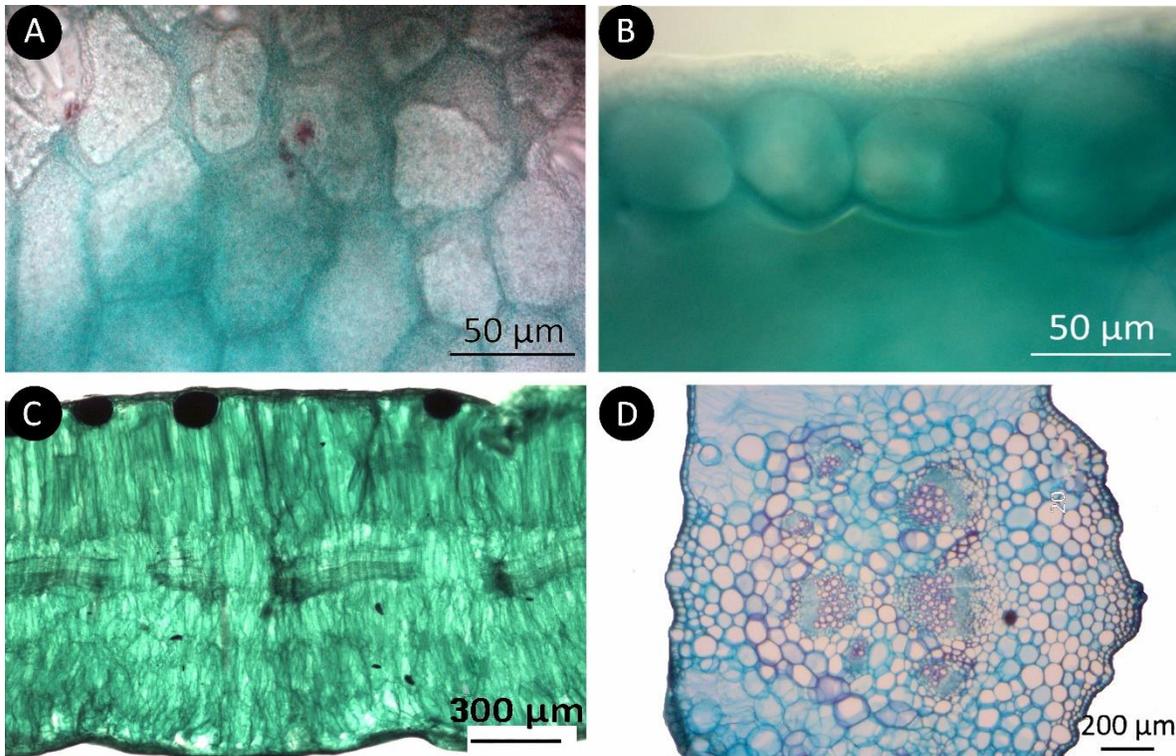


Lámina 21. Características anatómicas de la hoja de *Anulocaulis leiosolenus*. Cortes a mano alzada. A. Epidermis en vista superficial, B. Epidermis en corte transversal, C. Mesófilo, D. Vena principal.

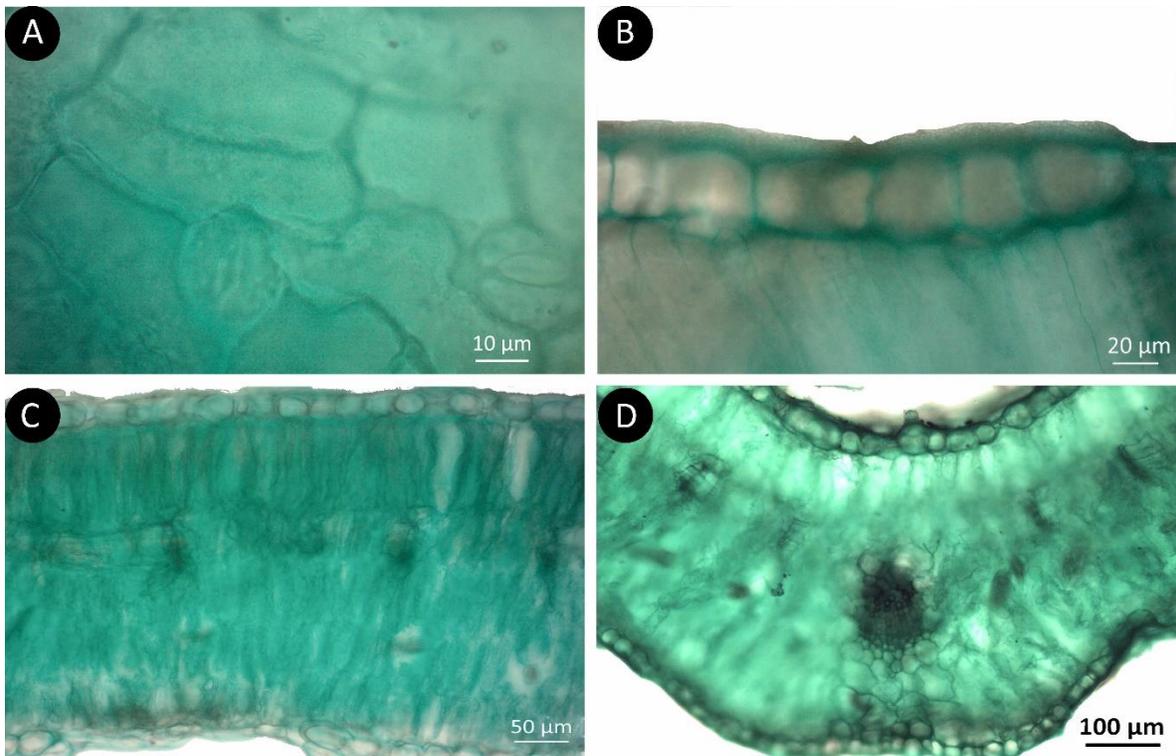


Lámina 22. Características anatómicas de la hoja de *Acleisanthes undulata*. Cortes a mano alzada. A. Epidermis en vista superficial, B. Epidermis en corte transversal, C. Mesófilo, D. Vena principal.

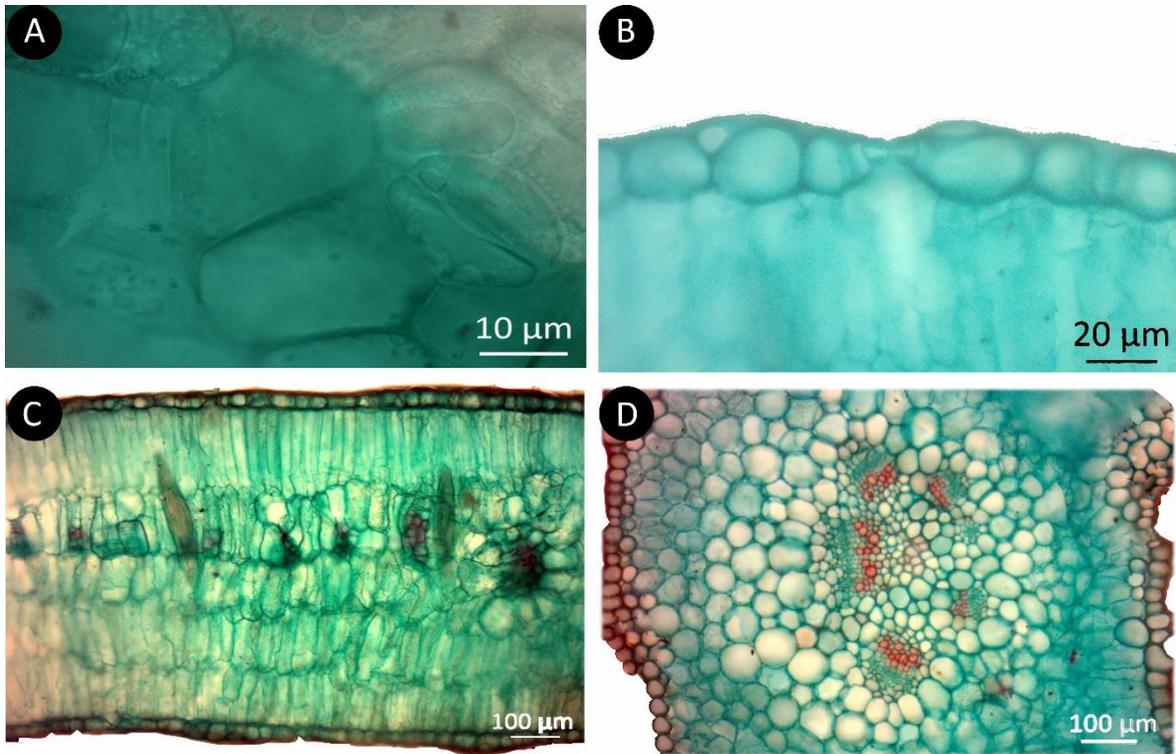


Lámina. 23. Características anatómicas de la hoja de *Acleisanthes lanceolata*. Cortes a mano alzada. A. Epidermis en vista superficial, B. Epidermis en corte transversal, C. Mesófilo, D. Vena principal.

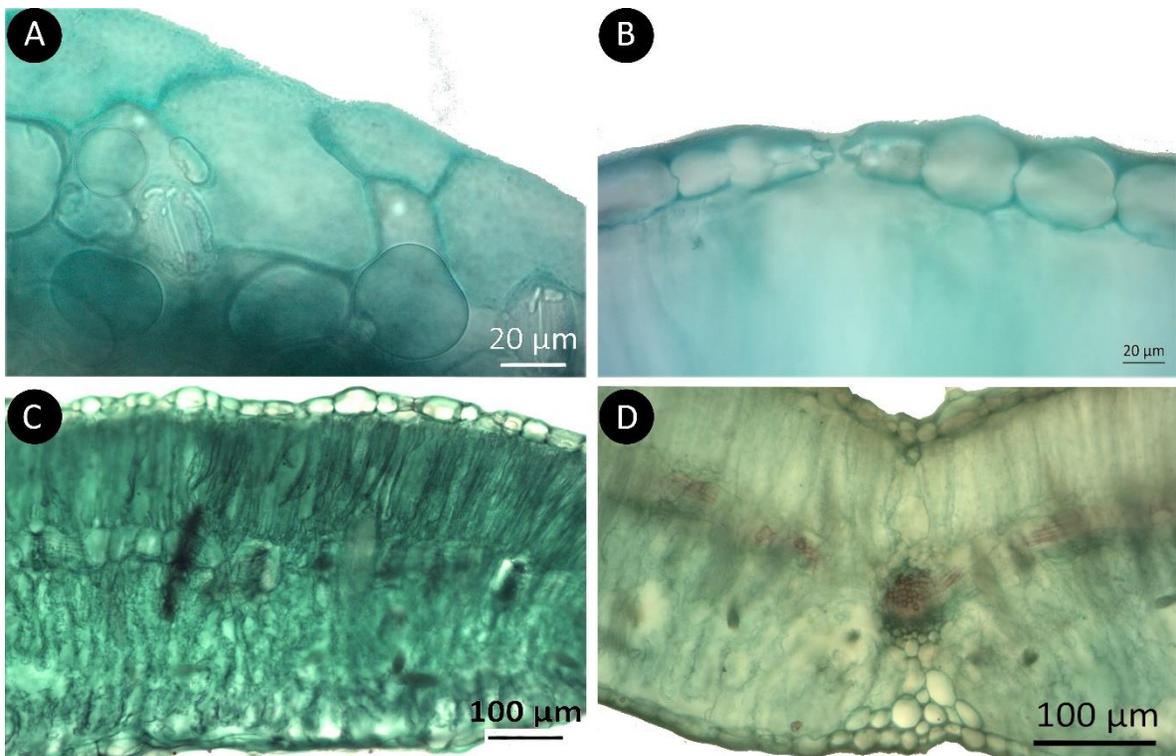


Lámina 24. Características anatómicas de la hoja de *Acleisanthes angustifolia*. Cortes a mano alzada. A. Epidermis en vista superficial, B. Epidermis en corte transversal, C. Mesófilo, D. Vena principal.

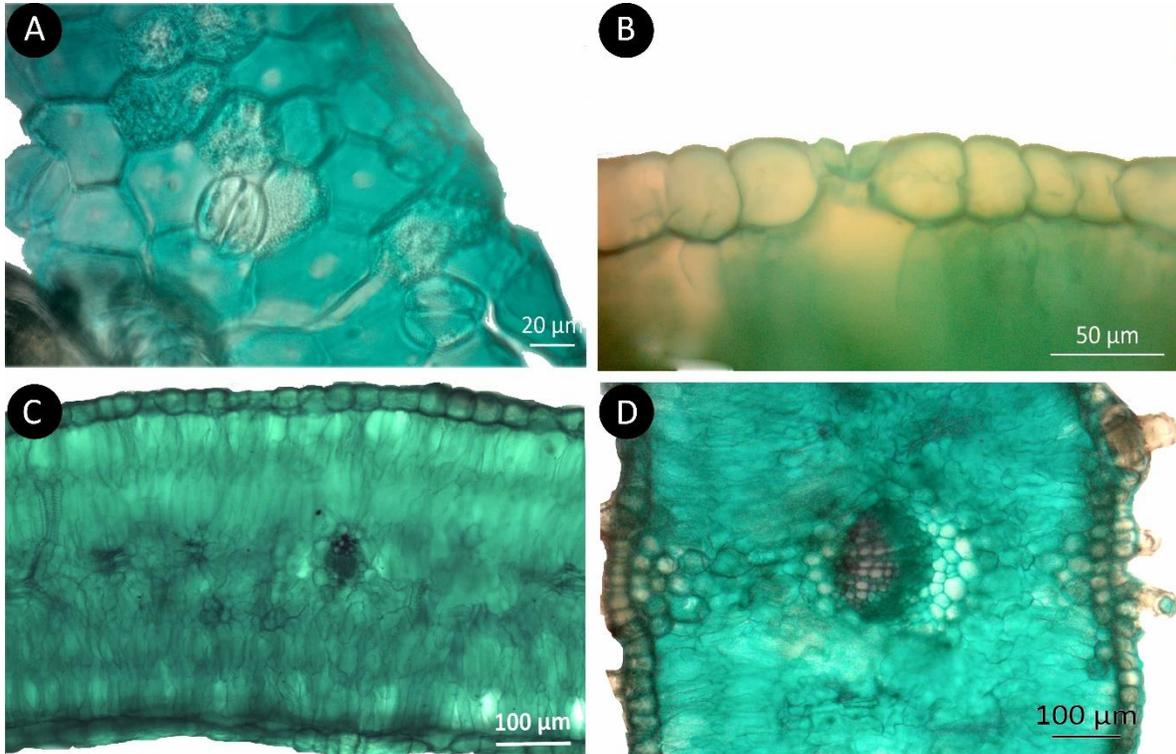


Lámina 25. Características anatómicas de la hoja de *Mentzelia humilis*. Cortes a mano alzada. A. Epidermis en vista superficial, B. Epidermis en corte transversal, C. Mesófilo, D. Vena principal.

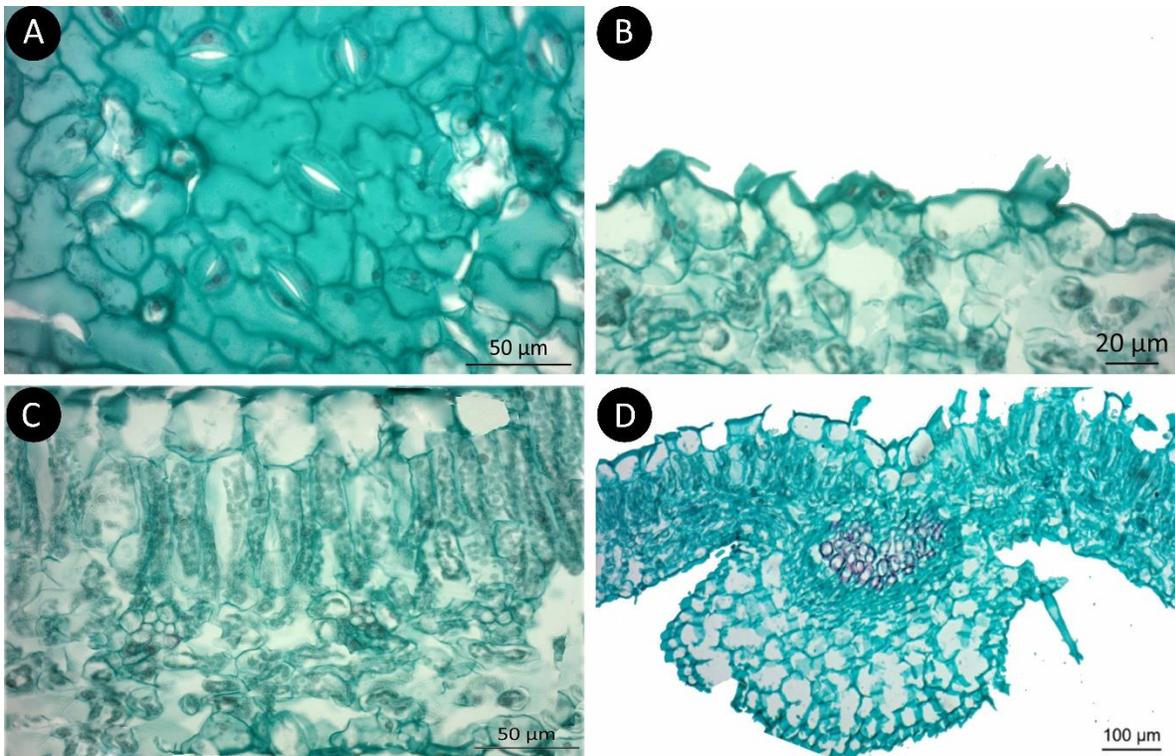


Lámina 26. Características anatómicas de la hoja de *Eucnide lobata*, colectada en suelos yesosos. Cortes con micrótopo A. Epidermis en vista superficial, B. Epidermis en corte transversal, C. Mesófilo, D. Vena principal.

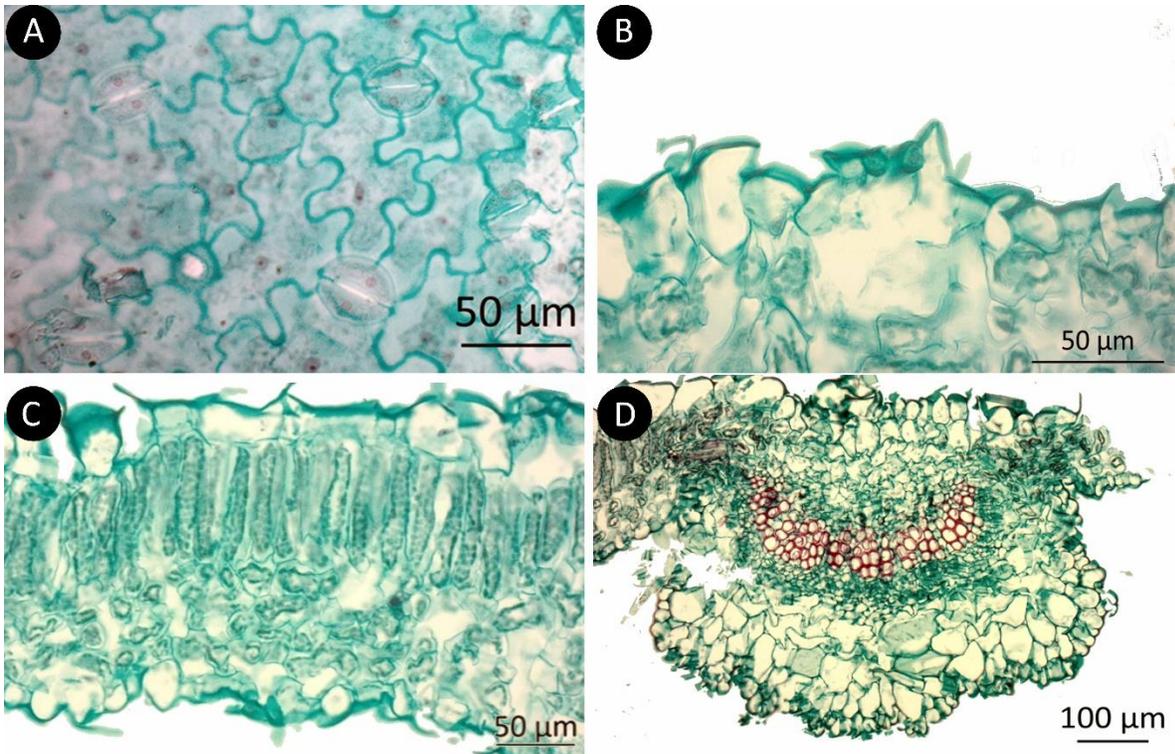


Lámina 27. Características anatómicas de la hoja de *Eucnide lobata*, colectada en calizas. Cortes con micrótopo. A. Epidermis en vista superficial, B. Epidermis en corte transversal, C. Mesófilo, D. Vena principal.

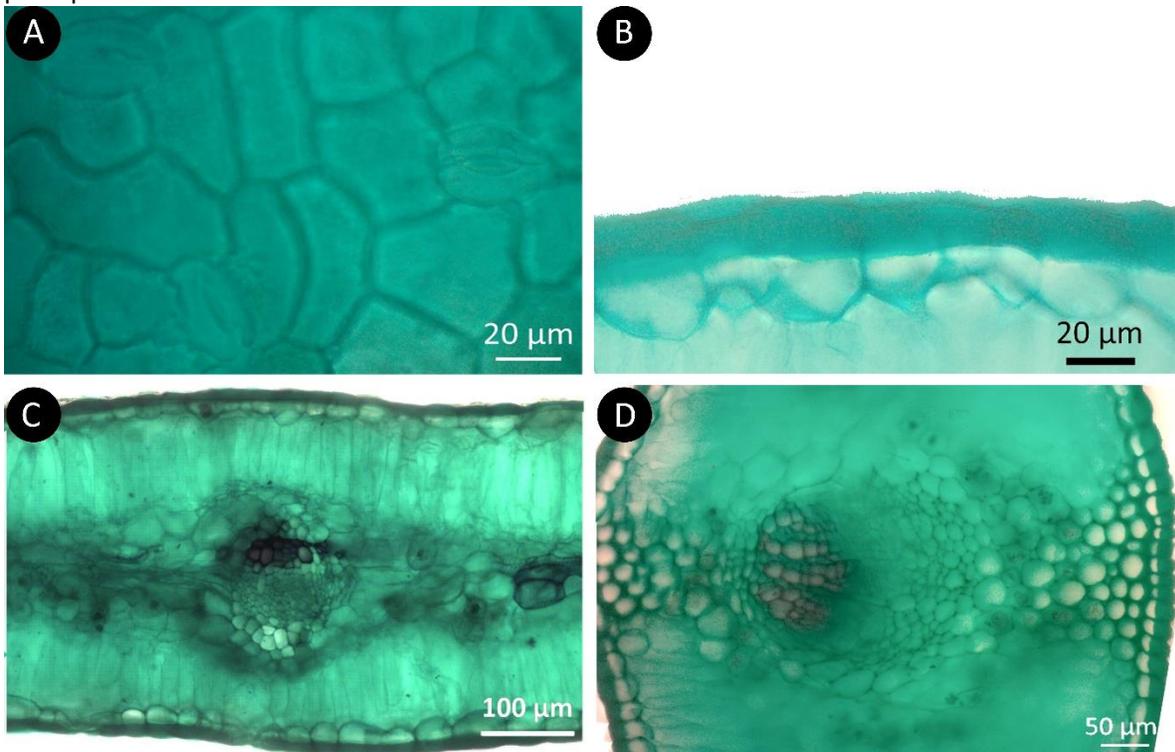


Lámina 28. Características anatómicas de la hoja de *Fouquieria shrevei*. Cortes a mano alzada. A. Epidermis en vista superficial, B. Epidermis en corte transversal, C. Mesófilo, D. Vena principal.

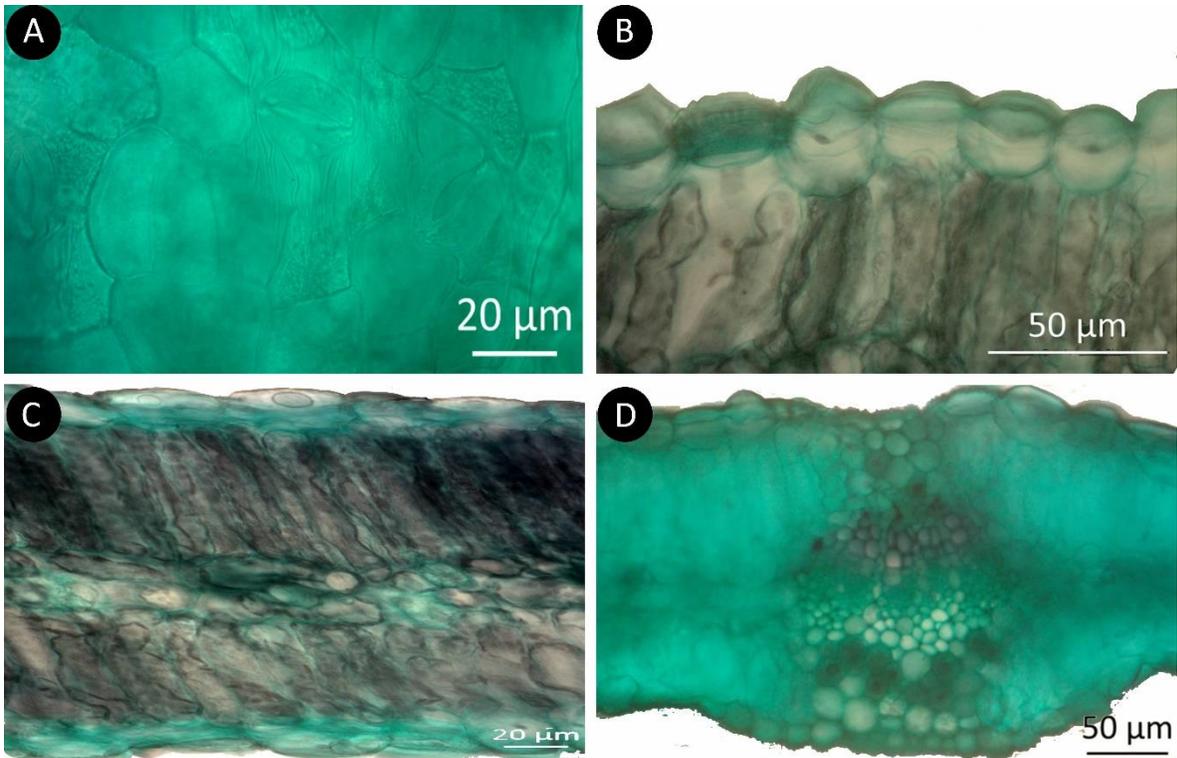


Lámina 29. Características anatómicas de la hoja de *Fouquieria splendens*. Cortes a mano alzada. A. Epidermis en vista superficial, B. Epidermis en corte transversal, C. Mesófilo, D. Vena principal.

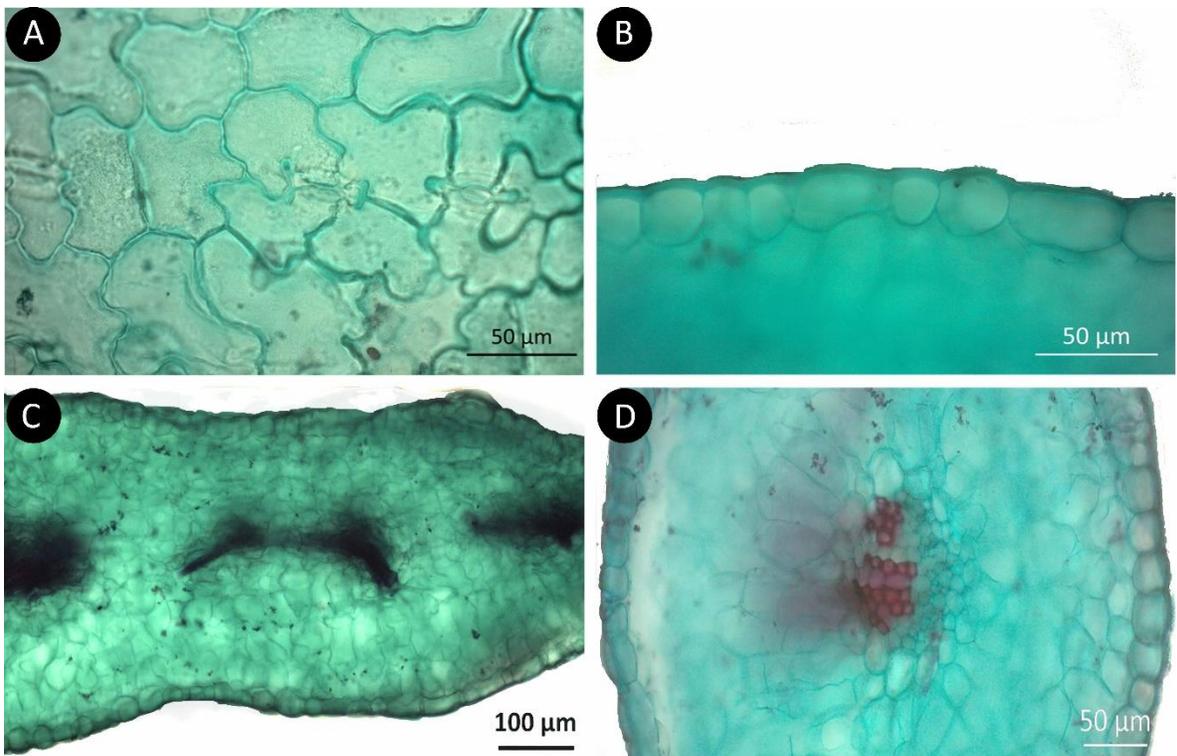


Lámina 30. Características anatómicas de la hoja de *Geniostemon gypsophilum*. Cortes a mano alzada. A. Epidermis en vista superficial, B. Epidermis en corte transversal, C. Mesófilo, D. Vena principal.

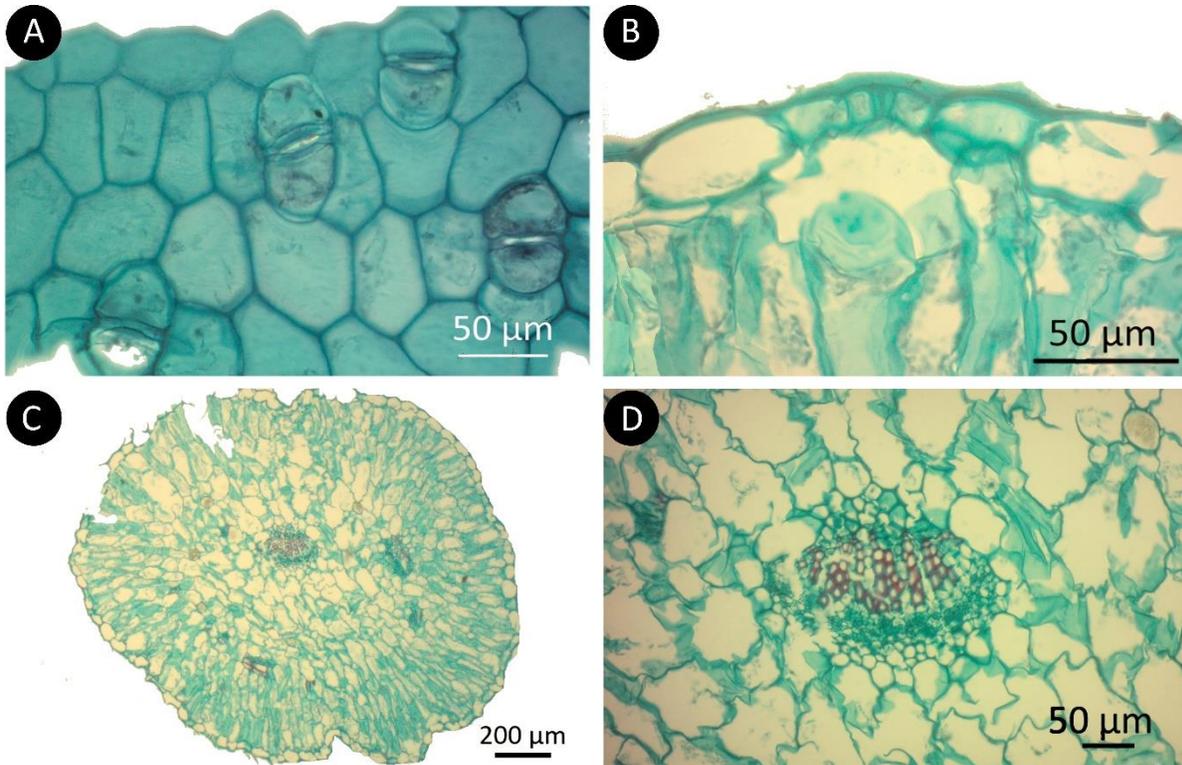


Lámina 31. Características anatómicas de la hoja de *Hedyotis teretifolia*. Cortes con micrótopo. A. Epidermis en vista superficial, B. Epidermis en corte transversal, C. Mesófilo, D. Vena principal.

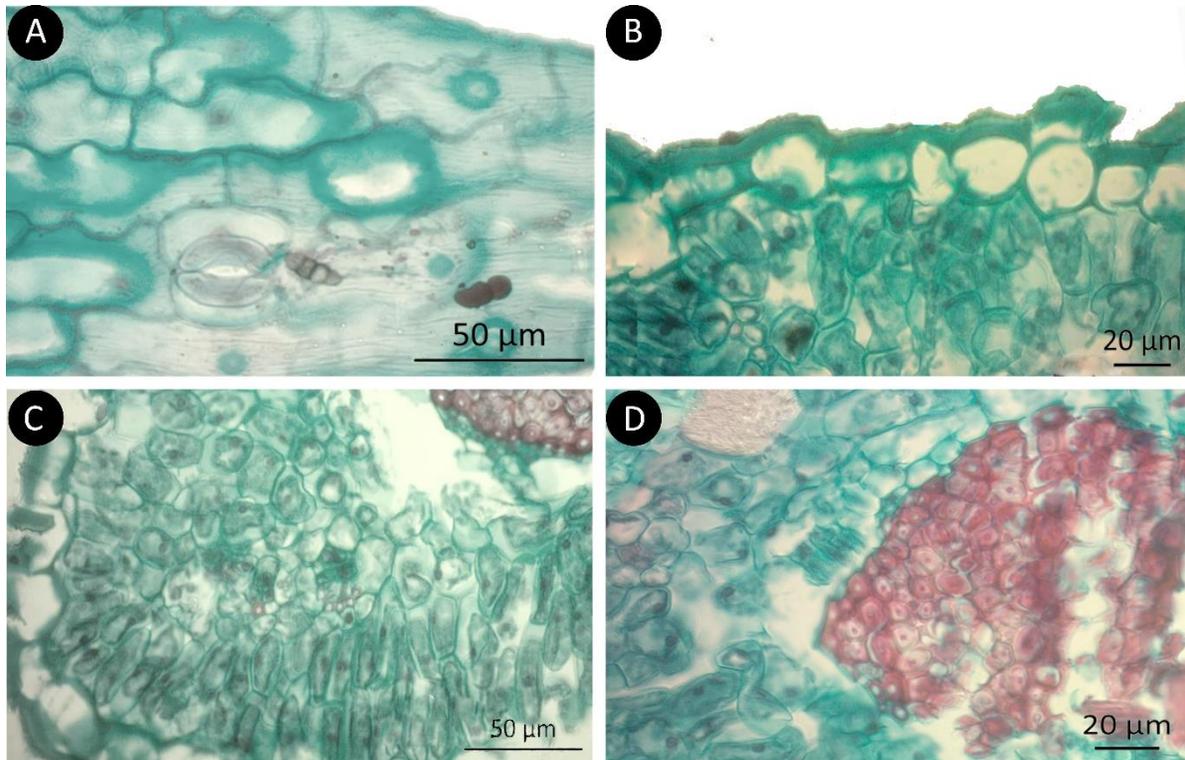


Lámina 32. Características anatómicas de la hoja de *Hedyotis acerosa*. Cortes con micrótopo. A. Epidermis en vista superficial, B. Epidermis en corte transversal, C. Mesófilo, D. Vena principal.

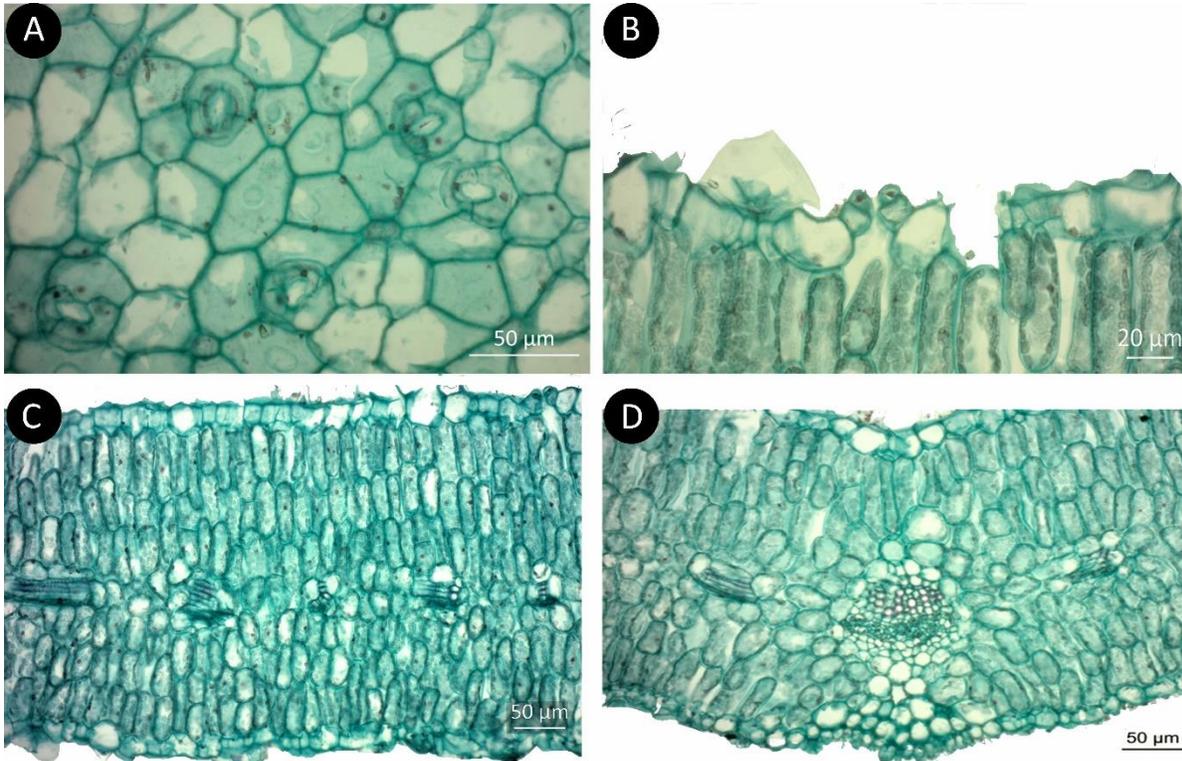


Lámina 33. Características anatómicas de la hoja de *Scutellaria potosina*. Cortes con micrótopo. A. Epidermis en vista superficial, B. Epidermis en corte transversal, C. Mesófilo, D. Vena principal.

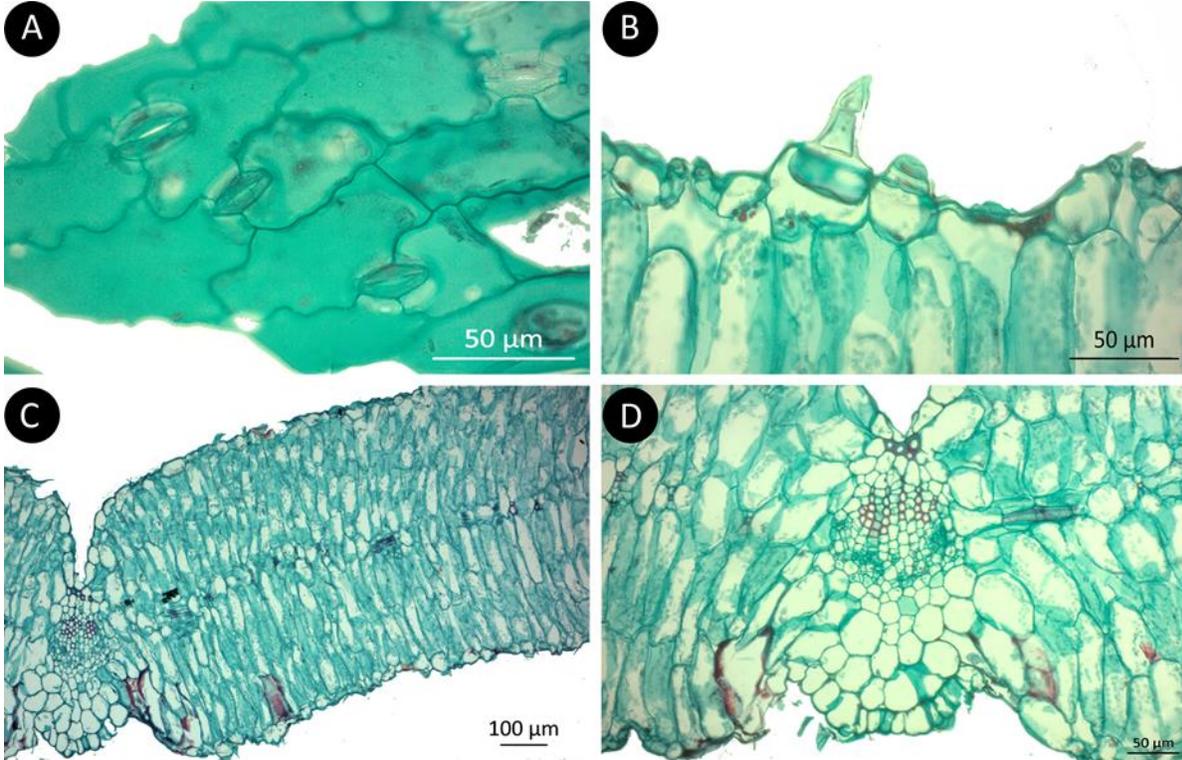


Lámina 34. Características anatómicas de la hoja de *Castilleja integra*. Cortes con micrótopo. A. Epidermis en vista superficial, B. Epidermis en corte transversal, C. Mesófilo, D. Vena principal.

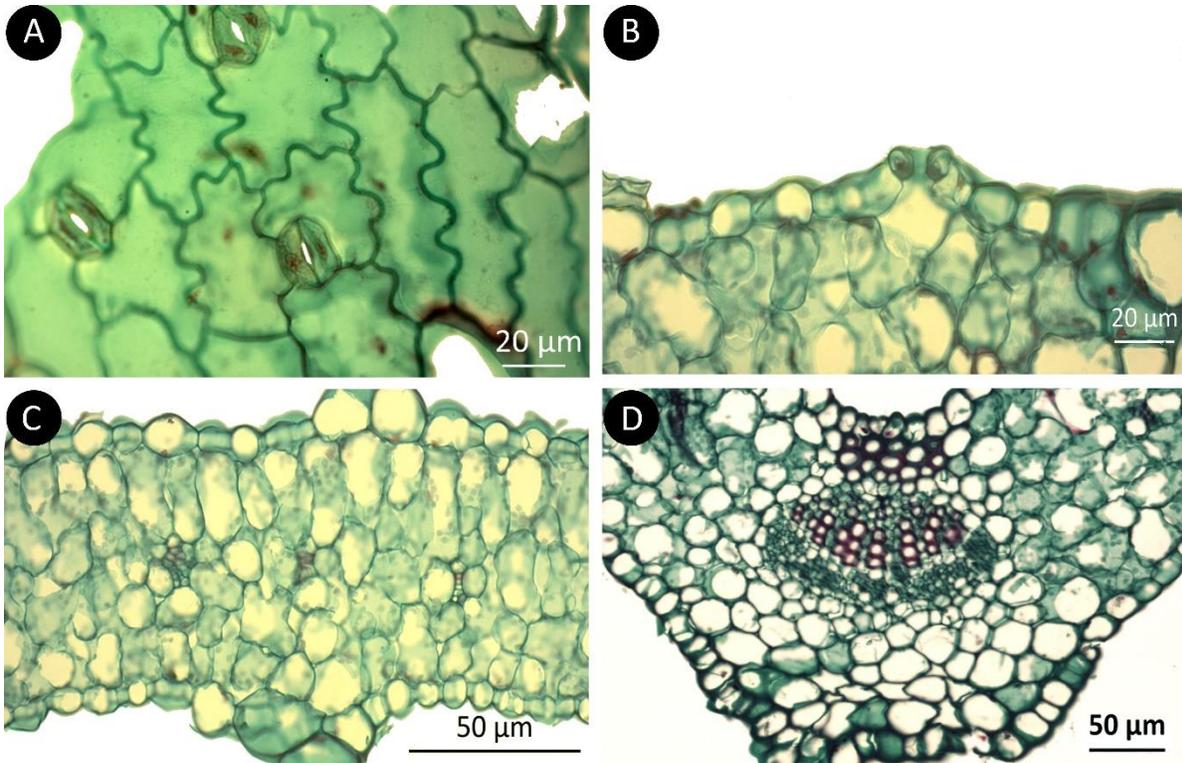


Lámina 35. Características anatómicas de la hoja de *Castilleja tenuiflora*. Cortes con micrótopo. A. Epidermis en vista superficial, B. Epidermis en corte transversal, C. Mesófilo, D. Vena principal.

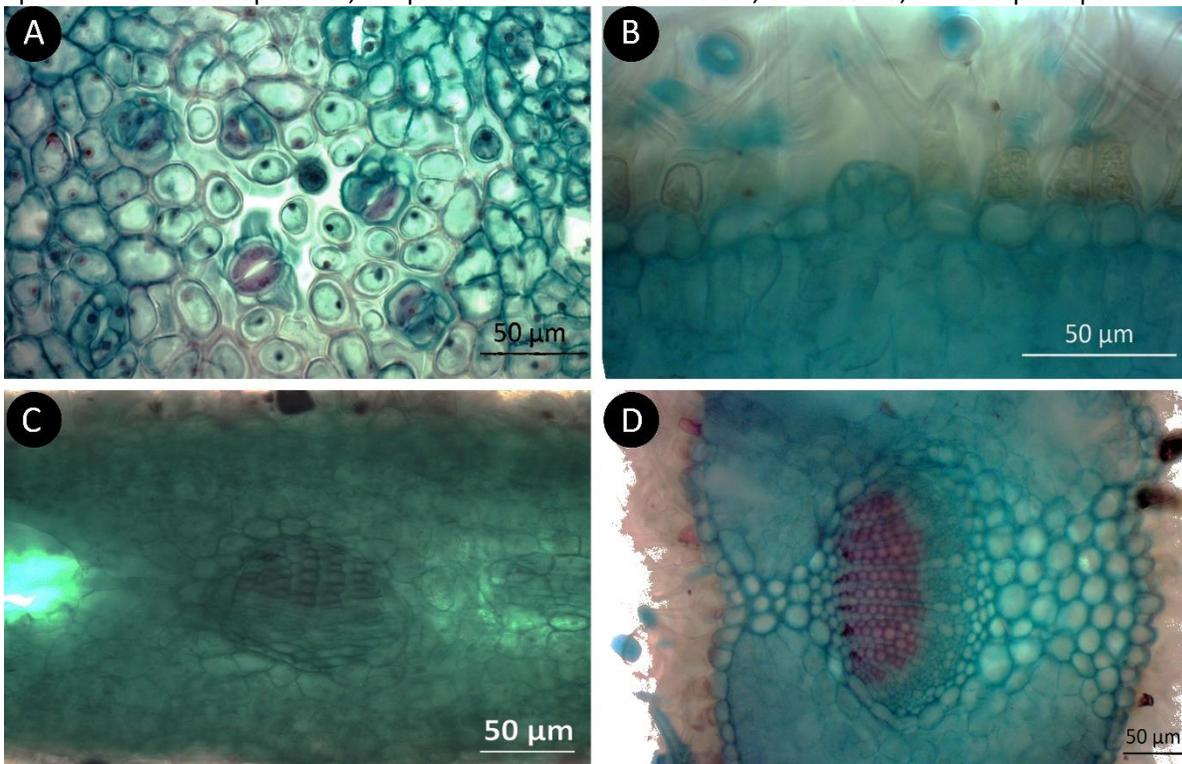


Lámina 36. Características anatómicas de la hoja de *Leucophyllum hintoniorum*. Corte con micrótopo. A. Epidermis en vista superficial. Cortes a mano alzada. B. Epidermis en corte transversal, C. Mesófilo, D. Vena principal.

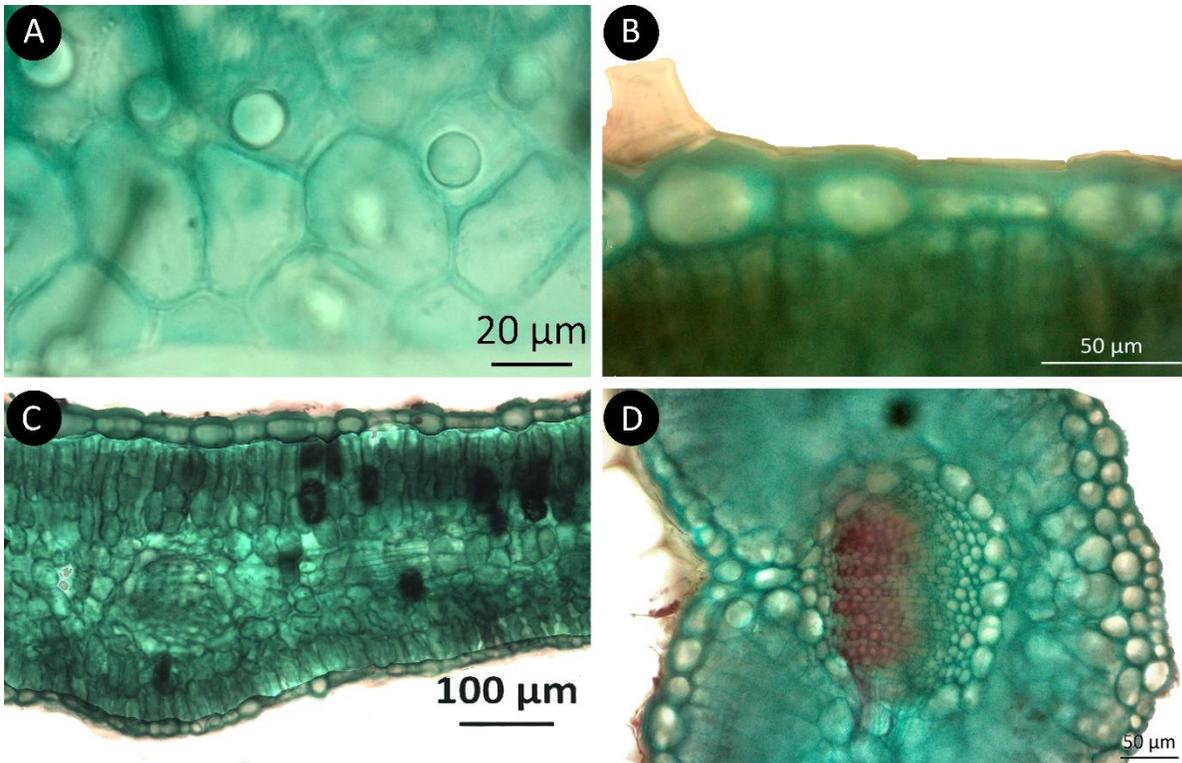


Lámina 37. Características anatómicas de la hoja de *Leucophyllum frutescens*. Cortes a mano alzada. A. Epidermis en vista superficial, B. Epidermis en corte transversal, C. Mesófilo, D. Vena principal.

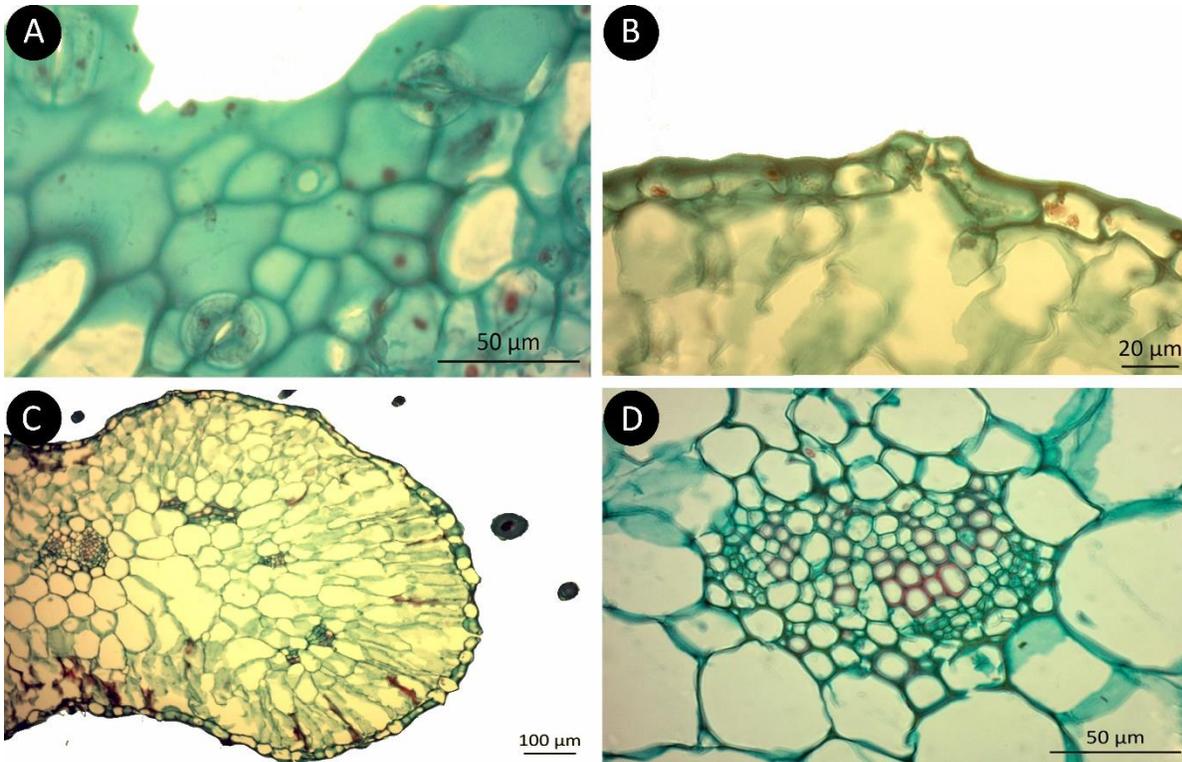


Lámina 38. Características anatómicas de la hoja de *Nama canescens*. Cortes con micrótopo, A. Epidermis en vista superficial, B. Epidermis en corte transversal, C. Mesófilo, D. Vena principal.

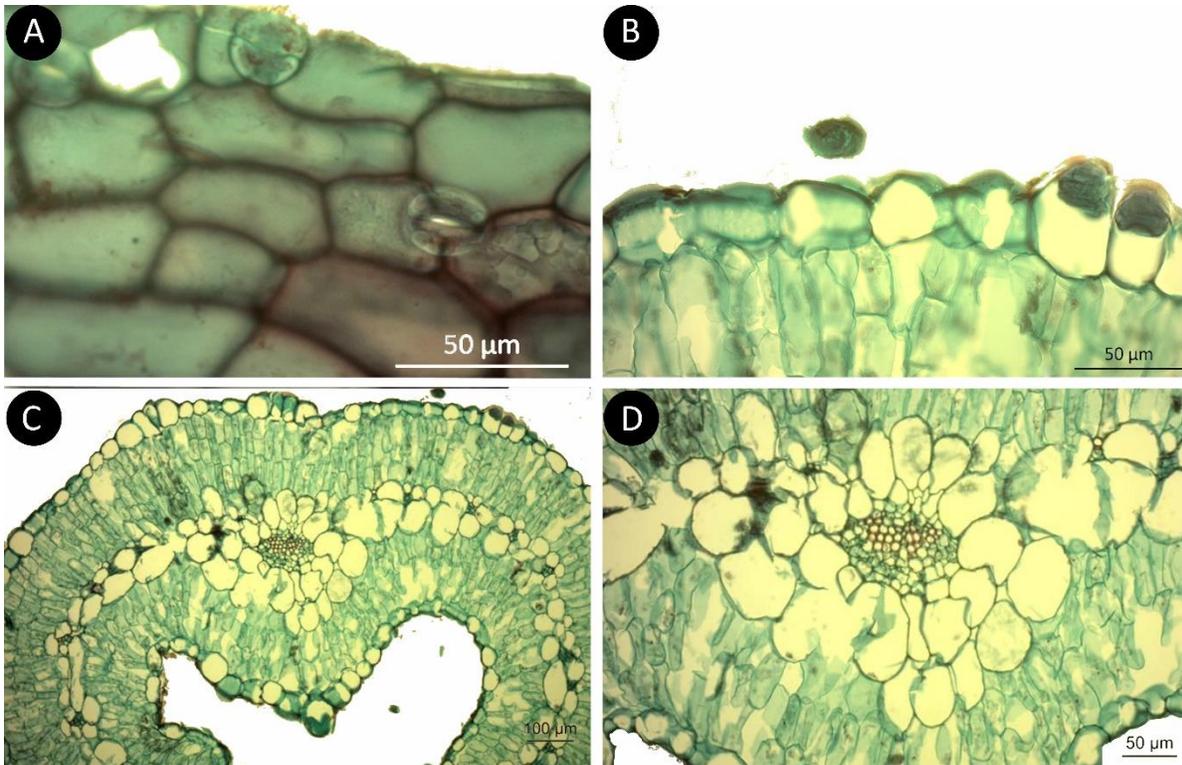


Lámina 39. Características anatómicas de la hoja de *Nama stevensii*. Cortes con micrótopo. A. Epidermis en vista superficial, B. Epidermis en corte transversal, C. Mesófilo, D. Vena principal.

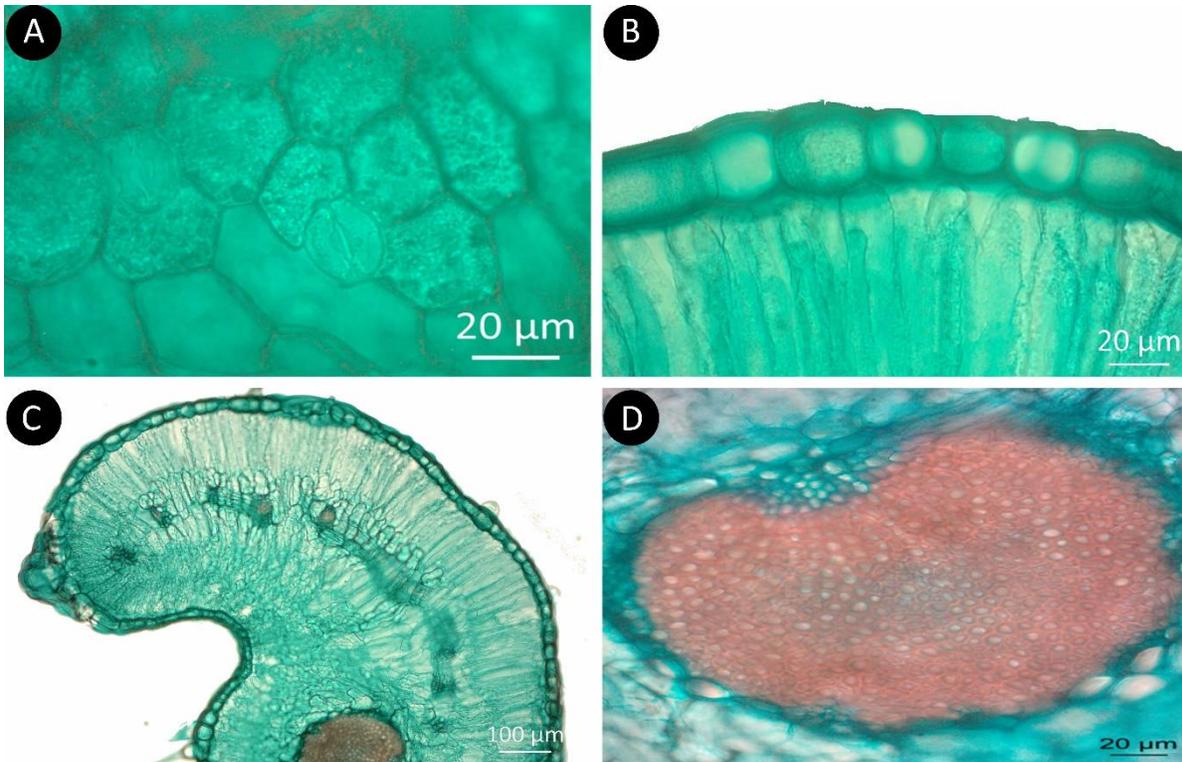


Lámina 40. Características anatómicas de la hoja de *Tiqulia hispidissima*. Cortes a mano alzada. A. Epidermis en vista superficial, B. Epidermis en corte transversal, C. Mesófilo, D. Vena principal.

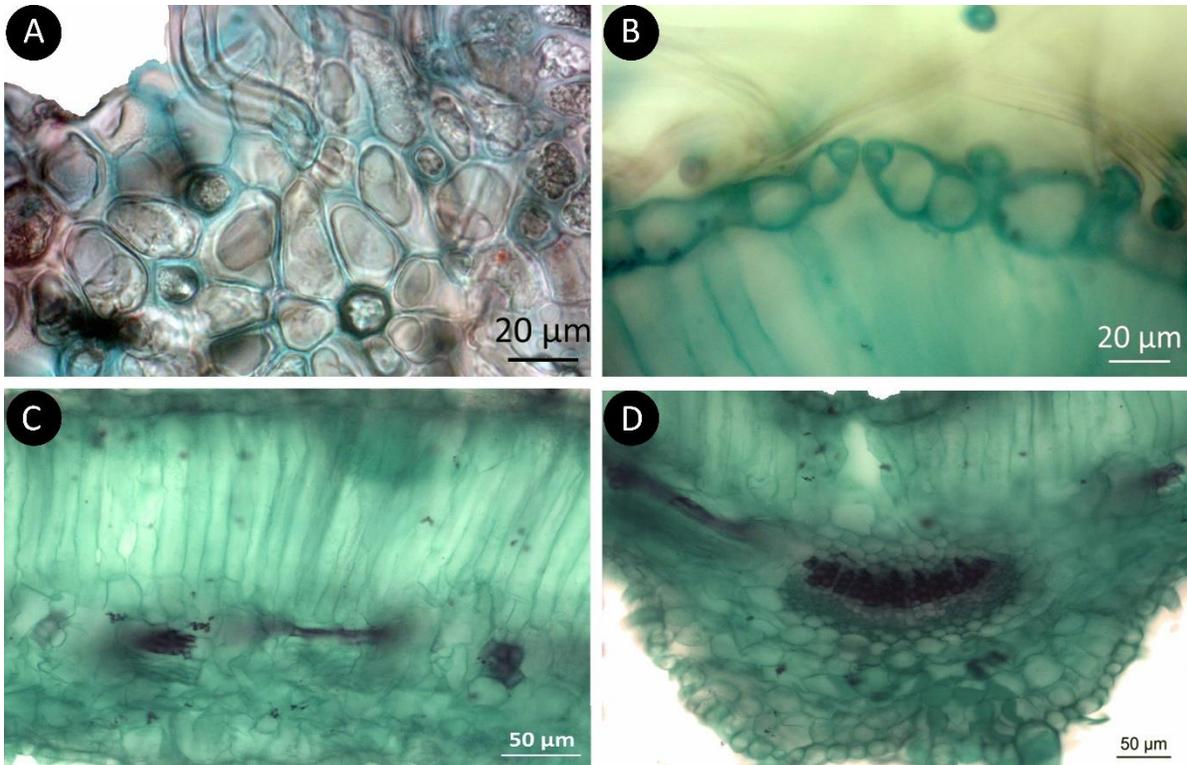


Lámina 41. Características anatómicas de la hoja de *Tiqulia gregii*. Cortes a mano alzada. A. Epidermis en vista superficial, B. Epidermis en corte transversal, C. Mesófilo, D. Vena principal.

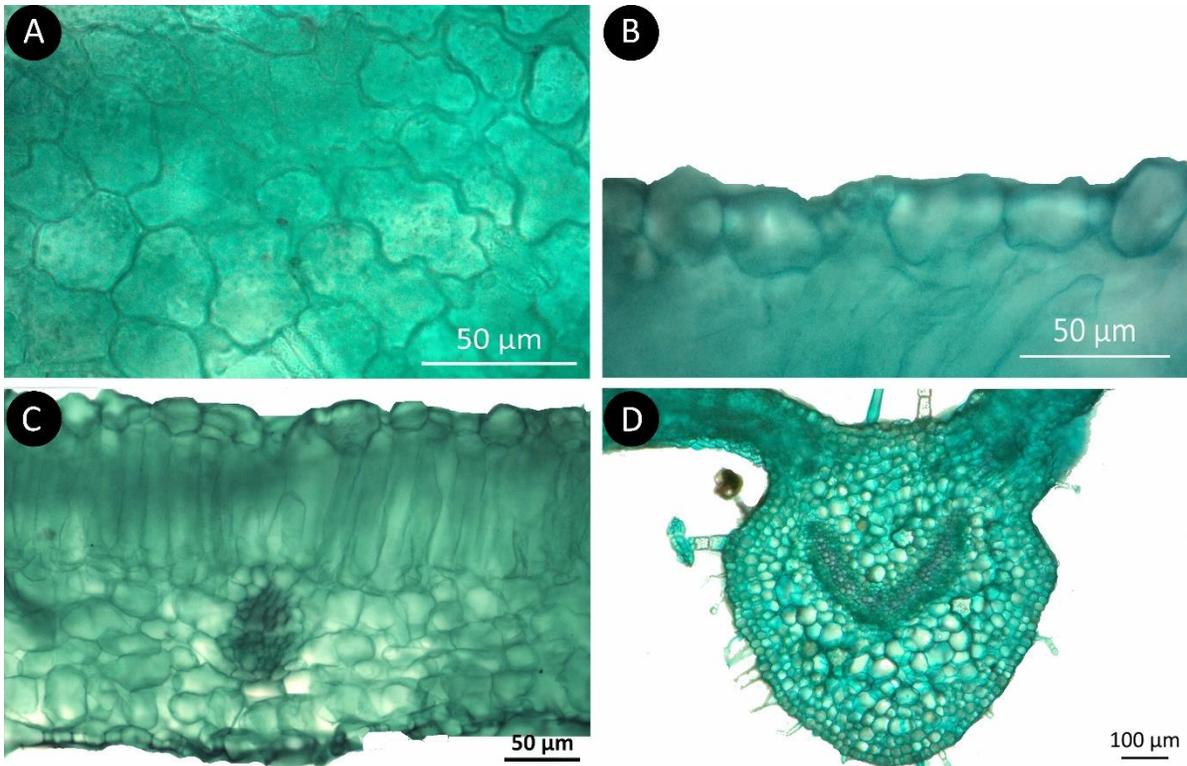


Lámina 42. Características anatómicas de la hoja de *Phacelia sivinskii*. Cortes a mano alzada. A. Epidermis en vista superficial, B. Epidermis en corte transversal, C. Mesófilo, D. Vena principal.

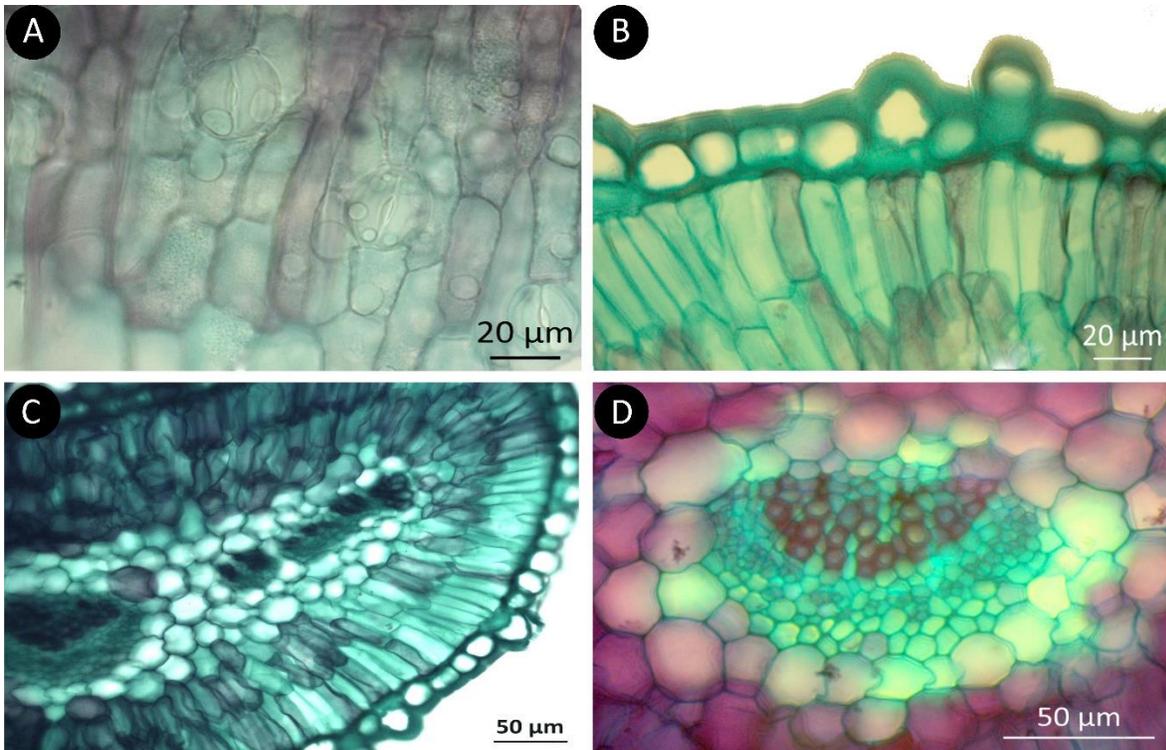


Lámina 43. Características anatómicas de la hoja de *Antiphytum hintoniolum*. Cortes a mano alzada. A. Epidermis en vista superficial, B. Epidermis en corte transversal, C. Mesófilo, D. Vena principal.

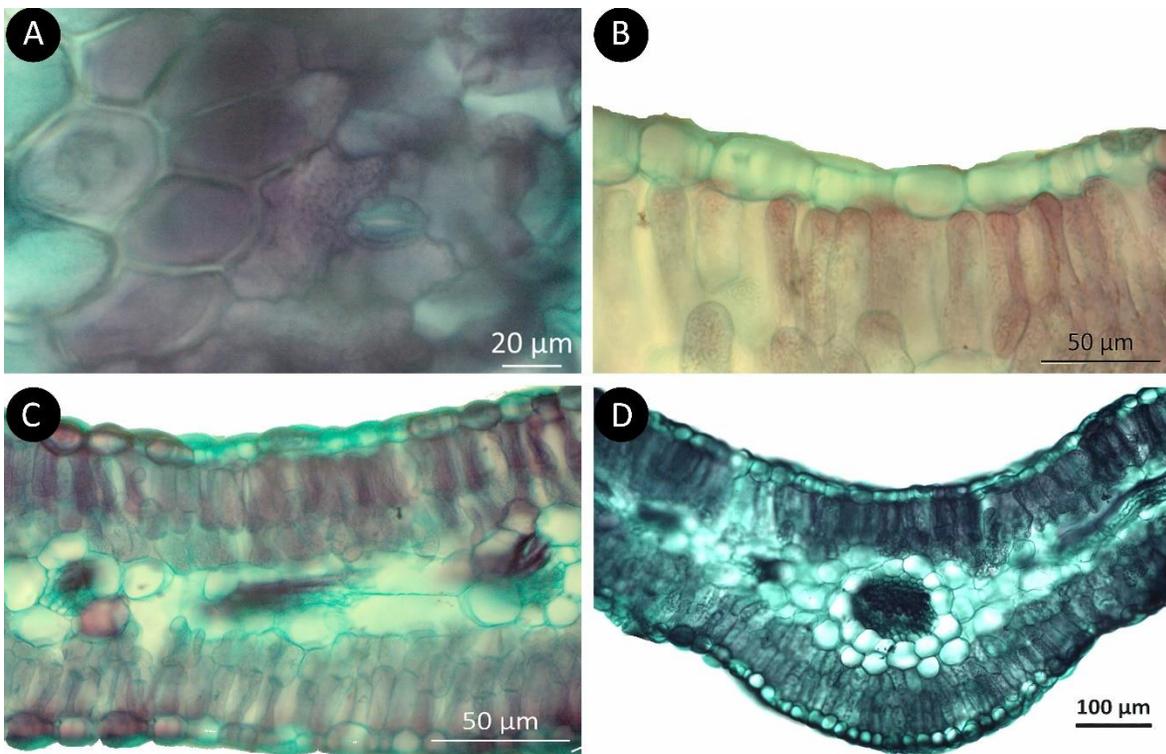


Lámina 44. Características anatómicas de la hoja de *Antiphytum heliotropioides*. Cortes a mano alzada. A. Epidermis en vista superficial, B. Epidermis en corte transversal, C. Mesófilo, D. Vena principal.

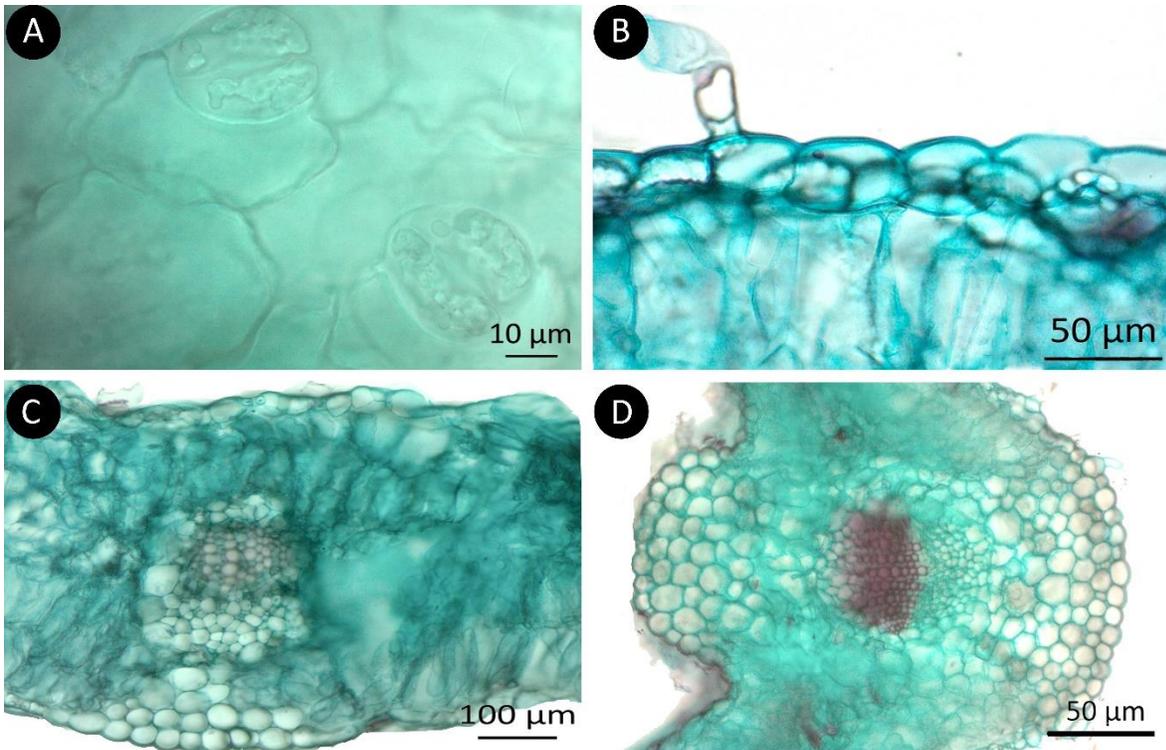


Lámina 45. Características anatómicas de la hoja de *Gaillardia gypsophilla*. Cortes a mano alzada. A. Epidermis en vista superficial, B. Epidermis en corte transversal, C. Mesófilo, D. Vena principal.

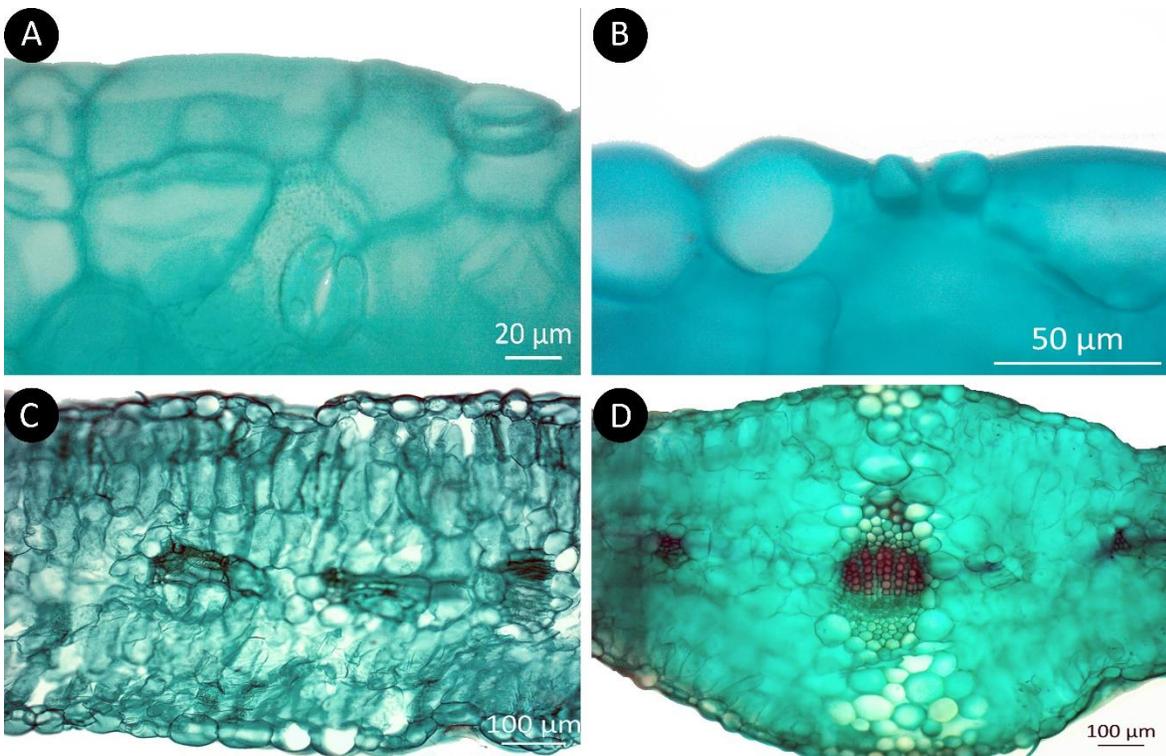


Lámina 46. Características anatómicas de la hoja de *Gaillardia multiceps*. Cortes a mano alzada. A. Epidermis en vista superficial, B. Epidermis en corte transversal, C. Mesófilo, D. Vena principal.

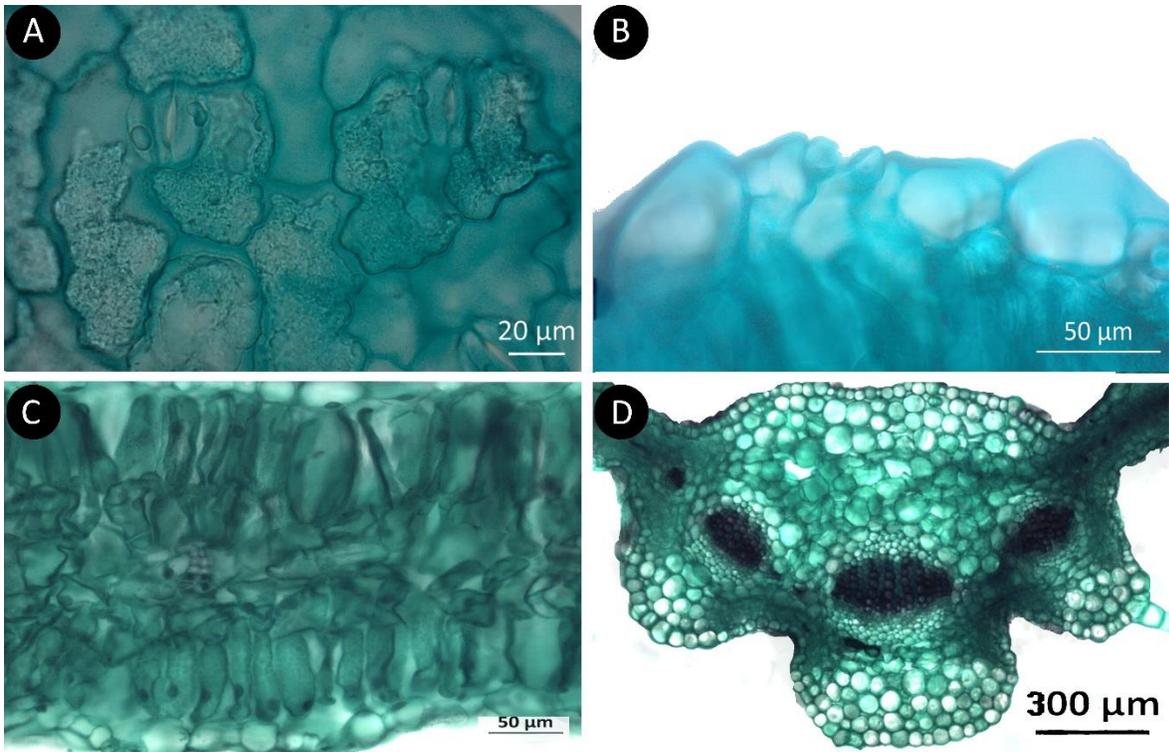


Lámina 47. Características anatómicas de la hoja de *Gaillardia pinnatifida*. Cortes a mano alzada. A. Epidermis en vista superficial, B. Epidermis en corte transversal, C. Mesófilo, D. Vena principal.

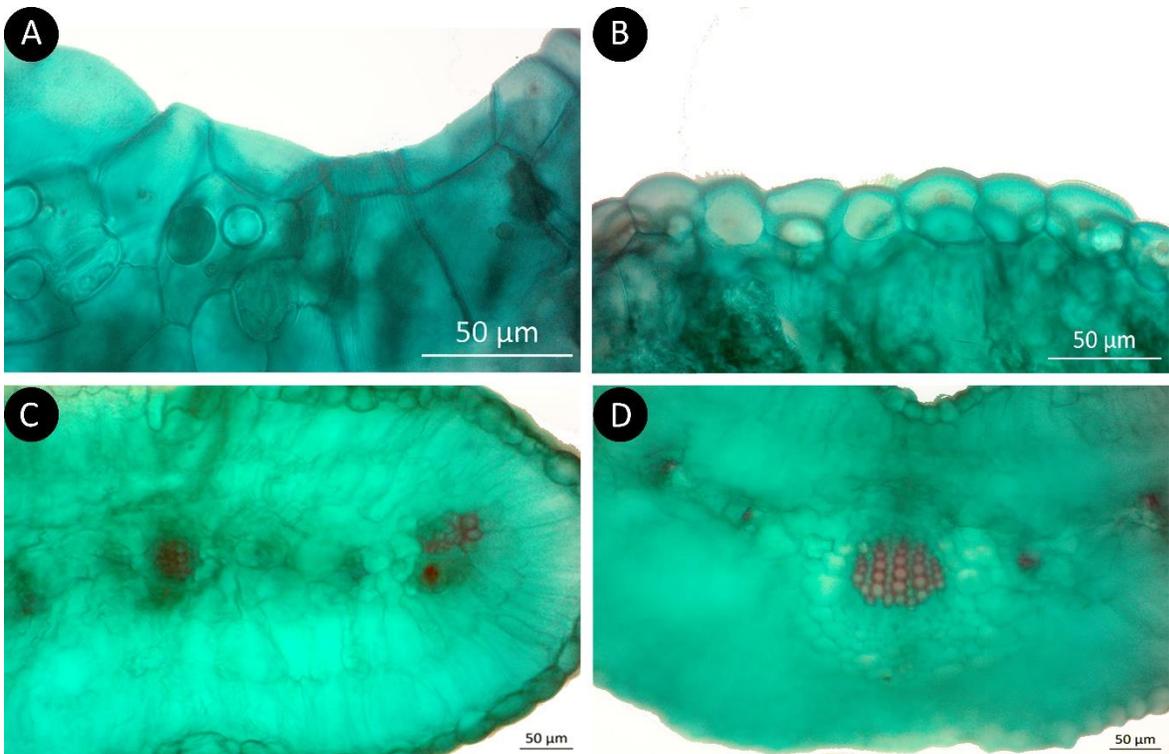


Lámina 48. Características anatómicas de la hoja de *Haploesthes gregii*. Cortes a mano alzada. A. Epidermis en vista superficial, B. Epidermis en corte transversal, C. Mesófilo, D. Vena principal.

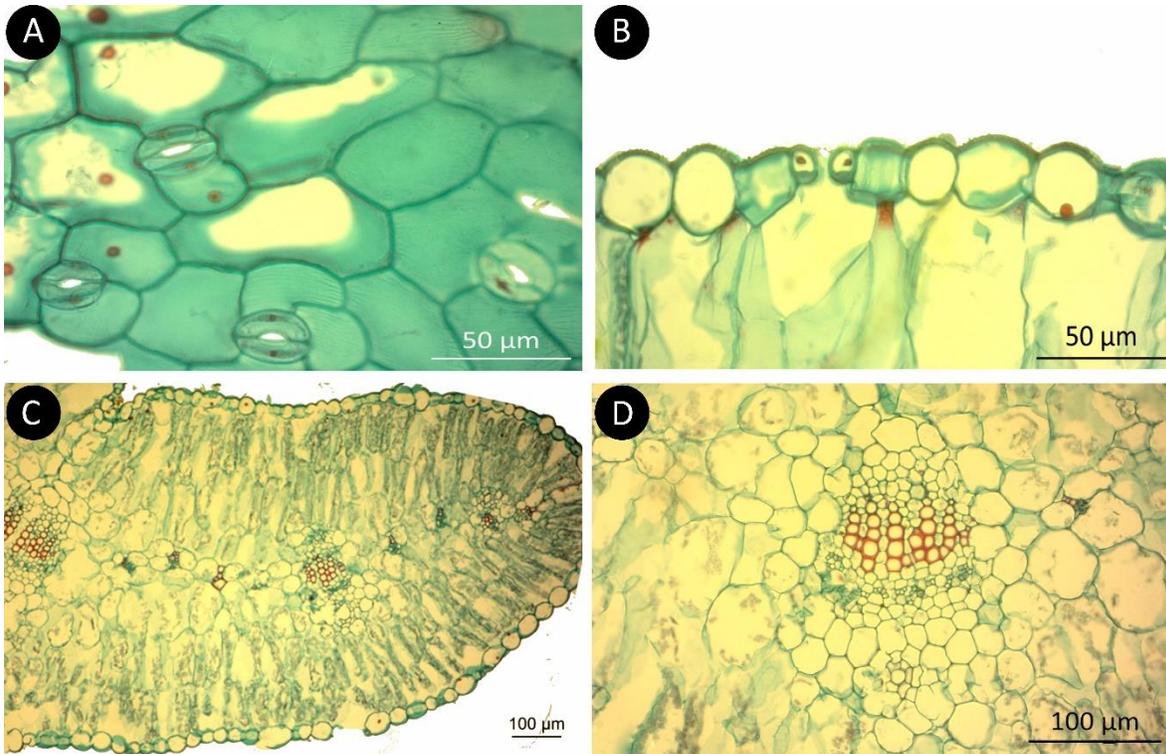


Lámina 49. Características anatómicas de la hoja de *Sartwellia flaveriae*. Cortes con micrótopo. A. Epidermis en vista superficial, B. Epidermis en corte transversal, C. Mesófilo, D. Vena principal.