



# Anatomía de madera y hoja en las especies de *Nahuatlea*, *Tehuasca* y sus grupos hermanos (Gochnatieae, Asteraceae)

## Wood and leaf anatomy in species of *Nahuatlea*, *Tehuasca*, and their sister taxa (Gochnatieae, Asteraceae)

Lourdes B. Sandoval-García<sup>1</sup> , Teresa Terrazas<sup>1,3</sup> , Rosario Redonda-Martínez<sup>2</sup> , José Luis Villaseñor<sup>1</sup> 

### Resumen:

**Antecedentes y Objetivos:** En los estudios sistemáticos el uso de los caracteres anatómicos es de gran relevancia para apoyar o refutar la circunscripción de géneros y especies. *Nahuatlea* es un género de la tribu Gochnatieae (Asteraceae), que incluye seis especies sustentadas con evidencia molecular. Sin embargo, sus caracteres anatómicos aún no han sido evaluados desde el punto de vista taxonómico. El objetivo de este trabajo fue describir la arquitectura y anatomía foliar, así como la anatomía de la madera de las especies de *Nahuatlea* y sus grupos hermanos *Tehuasca*, *Anastrophia* y *Cnicothamnus* para evaluar e identificar atributos con posible valor sistemático.

**Métodos:** Se analizaron muestras de madera y hojas de tres individuos por especie, mediante técnicas convencionales de microtecnia para obtener y describir los caracteres cualitativos y cuantitativos. Estos se analizaron mediante modelos mixtos lineales generalizados y análisis de agrupación aglomerativa.

**Resultados clave:** Caracteres de la madera como porosidad, disposición de los vasos, apertura de las punteaduras intervasculares y número de series en los radios presentan posible valor taxonómico. Por ejemplo, vasos con un patrón diagonal son exclusivos de *N. hypoleuca*, mientras que los radios bi o triseriados lo son para todas las especies de *Nahuatlea*. En la hoja, los patrones de venación y la presencia de extensiones de vaina e hipodermis presentan posible valor taxonómico. Las vénulas ramificadas e hipodermis de un estrato son exclusivos de *N. purpusii*. Los análisis mostraron diferencias significativas para algunos caracteres de la madera y la hoja.

**Conclusiones:** La anatomía de madera y hoja permite reconocer combinaciones únicas de caracteres que apoyan la delimitación de las especies de *Nahuatlea*.

**Palabras clave:** arquitectura foliar, Compositae, extensiones de la vaina, modelo mixto lineal generalizado, radios multiseriados, xerófilo.

### Abstract:

**Background and Aims:** In systematic studies the use of anatomical characters is of great relevance to support or refute the circumscription of genera and species. *Nahuatlea* is a genus of the tribe Gochnatieae (Asteraceae), and includes six species, supported by molecular evidence. However, its anatomical characters have not yet been evaluated from a taxonomic point of view. The objective of this work was to describe the leaf architecture and anatomy as well as the wood anatomy of *Nahuatlea* species and its sister groups *Tehuasca*, *Anastrophia* and *Cnicothamnus* to evaluate and record attributes with possible systematic value.

**Methods:** Wood and leaf samples from three individuals per species were analyzed using conventional microtechnical techniques to obtain and describe qualitative and quantitative characters. Characters were analyzed using generalized linear mixed models and cluster analysis.

**Key results:** Characteristics of the wood such as porosity, arrangement of the vessels, aperture of intervessel pits and number of series in the rays present possible taxonomic value. For example, vessels with a diagonal pattern are unique to *N. hypoleuca*, while bi- or triseriate rays are unique to species of *Nahuatlea*. In the leaf, the venation patterns and the occurrence of hypodermis sheath extensions present possible taxonomic value. The branching veinlets and hypodermis of one layer are exclusive to *N. purpusii*. The analyses showed significant differences for some of the characters of the wood and the leaf.

**Conclusions:** The anatomy of wood and leaf allows the recognition of unique combinations of characters that support the delimitation of *Nahuatlea* species.

**Key words:** Compositae, generalized linear mixed model, leaf architecture, multiseriate rays, sheath extensions, xerophytic.

<sup>1</sup>Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología, Departamento de Botánica, Apdo. postal 70-367, 04510 Cd. Mx., México.

<sup>2</sup>Instituto de Ecología, A.C., Red de Diversidad Biológica del Occidente Mexicano, Centro Regional del Bajío, Av. Lázaro Cárdenas 253, 61600 Pátzcuaro, Michoacán, México.

<sup>3</sup>Autor para la correspondencia: [tterrazas@ib.unam.mx](mailto:tterrazas@ib.unam.mx)

Recibido: 6 de diciembre de 2022.

Revisado: 2 de febrero de 2023.

Aceptado por Marie-Stéphanie Samain: 13 de marzo de 2023.

Publicado Primero en línea: 30 de marzo de 2023.

Publicado: Acta Botanica Mexicana 130(2023).

Citar como: Sandoval-García, L. B., T. Terrazas, R. Redonda-Martínez y J. L. Villaseñor. 2023. Anatomía de madera y hoja en las especies de *Nahuatlea*, *Tehuasca* y sus grupos hermanos (Gochnatieae, Asteraceae). Acta Botanica Mexicana 130: e2160. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm130.2023.2160>



Este es un artículo de acceso abierto bajo la licencia Creative Commons 4.0 Atribución-No Comercial (CC BY-NC 4.0 Internacional).

e-ISSN: 2448-7589

## Introducción

Los estudios sistemáticos en eudicotiledóneas utilizan evidencias anatómicas para apoyar o refutar la circunscripción de géneros y especies empleando caracteres foliares (Andrés-Hernández y Terrazas, 2006; Andrés-Hernández et al., 2014; Solano et al., 2017; Redonda-Martínez, 2018; da Silva-Luz et al., 2019; Rivera et al., 2019) y de la madera (Carlquist, 1957b; Terrazas y Wendt, 1995; Aguilar-Rodríguez y Terrazas, 2001; Martínez-Cabrera et al., 2015; De la Rosa-Tilapa et al., 2018; León-H y Gámez-A., 2018; Ruíz-Valencia et al., 2021). Así mismo, la arquitectura foliar es un elemento que ha demostrado ser de utilidad, principalmente, con fines taxonómicos (Ravindranath e Inamdar, 1985; Martínez-Cabrera et al., 2007; Cervantes et al., 2009; Rojas-Leal et al., 2018; Rivera et al., 2019; Rabiae y Elbadry, 2020). En el caso particular de la familia Asteraceae, King y Robinson (1970) resaltaron la importancia de incluir caracteres microscópicos, entre ellos los anatómicos, en estudios taxonómicos enfocados a delimitar grupos en distintos niveles jerárquicos.

*Nahuatlea* V.A. Funk es un género de la tribu Gochnatieae (Gochnatioideae, Asteraceae), circunscrito como grupo monofilético con siete especies, conformado por árboles y arbustos monoicos, distribuidos en zonas áridas y semiáridas de México y el sur de los Estados Unidos de América (Funk et al., 2017). En los esfuerzos por establecer clasificaciones genéricas en la subfamilia Gochnatioideae, Panero (2019) usó evidencia molecular, morfología de las corolas y diversidad de tricomas para realizar un estudio filogenético, en el cual identificó a *Nahuatlea* como grupo parafilético y segregó a *Tehuasca magna* (M.C. Johnst. ex Cabrera) Panero (= *Nahuatlea magna* (M.C. Johnst. ex Cabrera) V.A. Funk) en un nuevo género monotípico, al que consideró el grupo hermano de *Nahuatlea*, que actualmente agrupa seis especies: *Nahuatlea arborescens* (Brandege) V.A. Funk, *N. hiriartiana* (Villaseñor, Medrano & Medina) V.A. Funk, *N. hypoleuca* (DC.) V.A. Funk, *N. obtusata* (S.F. Blake) V.A. Funk, *N. purpusii* (Brandege) V.A. Funk y *N. smithii* (B.L. Rob. & Greenm.) V.A. Funk). Sin embargo, faltan estudios anatómicos de sus diferentes órganos que apoyen el reconocimiento de las especies incluidas en *Nahuatlea* y *Tehuasca*. Por ello, los objetivos de este trabajo fueron

describir la arquitectura y anatomía foliar, así como la anatomía de madera en *Nahuatlea* y sus grupos hermanos, *Tehuasca* (M.C. Johnst. ex Cabrera) Panero y *Anastraphia* D. Don, *sensu* la filogenia más reciente para el grupo (Panero, 2019), además de otro representante de la tribu Gochnatieae (*Cnicothamnus* Griseb.), con el propósito de evaluar y registrar evidencias con posible valor sistemático.

## Materiales y Métodos

### Muestreo

Se realizaron salidas de campo al Valle de Tehuacán-Cuicatlán (Puebla y Oaxaca) y a la Barranca de Metztitlán (Hidalgo), México, de febrero a junio de 2021, para recolectar ejemplares de cinco de las seis especies de *Nahuatlea*: *N. hiriartiana*, *N. hypoleuca*, *N. obtusata*, *N. purpusii* y *N. smithii*. Algunos ejemplares de respaldo se depositaron en el Herbario Nacional de México (MEXU) del Instituto de Biología de la UNAM y otros en el Herbario del Instituto de Ecología A.C., Centro Regional del Bajío (IEB) (acrónimos citados según Thiers (2023); Cuadro 1). Adicionalmente, con el apoyo de un colega, se obtuvieron madera y hojas de *Tehuasca magna*, recolectadas en San Luis Potosí, cuyos especímenes de referencia fueron depositados en los herbarios IEB y MEXU.

En campo se seleccionaron al azar de dos a tres individuos adultos y sanos, y se extrajeron de cada uno de tres a cinco hojas. Estas se fijaron en alcohol al 70% y se almacenaron en glicerina-alcohol etílico-agua (GAA 1:1:1). Para analizar la madera, de cada individuo se cortó del tronco o rama principal un cilindro de 2 cm de alto por 1 cm o hasta 7 cm de diámetro, dependiendo de la talla del individuo. Cada cilindro se cortó con un serrate de poda de 12' (Truper, Jilotepec, México) a una distancia de 5 cm del suelo. Estos fueron fijados en alcohol al 70% y posteriormente almacenados en GAA.

En el caso de *Anastraphia ilicifolia*, *Cnicothamnus lorentzii*, *N. arborescens* y *Tehuasca magna*, se seleccionaron hojas sanas, completas y alejadas de la inflorescencia, y se removieron de dos a tres hojas de los ejemplares disponibles en la colección del herbario MEXU. Adicionalmente, se removió el tallo de mayor grosor de *A. ilicifolia* de un ejemplar también depositado en MEXU (Cuadro 1).



**Cuadro 1:** Ejemplares utilizados en el presente estudio. \* muestra de rama.

Nombre de las especies	Colector, número de colecta. Ejemplares utilizados para hoja (H) y madera (M)	Procedencia del material
<i>Anaethropia ilicifolia</i> D. Don	F. Rugel 271 (H y M*) (MEXU)	Cuba
<i>Cnicothamnus lorentzii</i> Griseb	J. L. Panero & E. E. Schilling 1934 (H) (MEXU)	Argentina
<i>Nahuatlea arborescens</i> (Brandege) V.A. Funk	A. Carter & F. Chisaki 3609 (H) (MEXU)	Baja California Sur, México
<i>N. hiriartiana</i> (Villaseñor, Medrano & Medina) V.A. Funk	F. González 17920 (H) (MEXU); L. Sandoval 1 (H y M) (MEXU); L. Sandoval 4 (H) (MEXU)	Hidalgo, México
<i>N. hypoleuca</i> (DC.) V.A. Funk	S. Gonzáles et al. 7014 (H) (MEXU)	Durango, México
	L. Sandoval 2 (H y M) (MEXU)	Hidalgo, México
<i>N. obtusata</i> (S.F. Blake) V.A. Funk	R. Redonda 1159 (H) (IEB, MEXU); L. Sandoval 6 (H y M) (MEXU)	Puebla, México
<i>N. purpusii</i> (Brandege) V.A. Funk	R. Redonda 1160 (H) (IEB, MEXU); L. Sandoval 5 (H y M) (MEXU)	Puebla, México
<i>N. smithii</i> (B.L. Rob & Greenm) V.A. Funk	R. Redonda 1163 (H) (IEB, MEXU); L. Sandoval 3 (H y M) (MEXU)	Oaxaca, México
<i>Tehuasca magna</i> (M.C. Johnst. ex Cabrera) Panero	E. Carranza 2290 (H) (MEXU)	Querétaro, México
	E. Bautista 55 (H y M) (IEB, MEXU)	San Luis Potosí, México

## Anatomía de madera

Se obtuvieron cortes transversales, tangenciales y radiales de 20 µm de grosor con un micrótopo de deslizamiento (Leica 2000R, Wetzlar, Alemania). Los cortes transversales corresponden al diámetro total de cada individuo, excepto por uno de 7 cm de diámetro, el cual se cortó por la médula. A la mitad de los cortes de cada plano se les agregó cloro al 50% hasta aclarar los tejidos y posteriormente se enjuagaron con agua corriente; la otra mitad se mantuvo con alcohol al 50%. Todos los cortes se deshidrataron en series de alcoholes crecientes (50%-70%-96%) para después teñirse con doble tinción de safranina-verde rápido (Ruzin, 1999), enjuagando con alcohol absoluto y aclarando con xilol para finalmente montarse con resina sintética (Ruzin, 1999). Se prepararon disociados de cada muestra cortando astillas de 1 cm de largo cercanas al cambium vascular y colocándolas en solución Jeffrey (Ruzin, 1999) dentro de un horno (50 °C; Felisa FE-292, Guadalajara, México) durante 3-4 días. Por último, se realizaron preparaciones temporales para cuantificar la longitud de las fibras y los elementos de vaso.

Se realizaron 25 mediciones de 11 caracteres por individuo de siete especies (Cuadro 1), excepto para la longi-

tud de las fibras donde fueron 50. Los caracteres cuantitativos se obtuvieron con un analizador de imágenes Image Pro-Plus v. 7.1 (Image Pro-Plus, 2019), adaptado a un microscopio óptico (Olympus BX-51, Tokio, Japón) con cámara integrada (Infinity 1, Tokio, Japón). Las descripciones de la madera se realizaron de acuerdo con la Asociación Internacional de Anatomistas de Madera (IAWA Committee, 1989).

## Arquitectura foliar

Las hojas se colocaron en hidróxido de sodio al 20% durante 24 h y se lavaron con agua corriente; después se sumergieron en cloro al 50%. Posteriormente, se enjuagaron y deshidrataron en soluciones seriadas de etanol (50-96%) durante 24 h en cada concentración y al finalizar en solución aclaradora (Martínez-Cabrera et al., 2007) durante tres días; después, se enjuagaron en alcohol al 96% durante 24 h. Las muestras fueron teñidas con safranina y se enjuagaron con alcohol al 96 y 100% hasta obtener el contraste adecuado en las venas; además, se aclararon con xilol y montaron con resina sintética. Las hojas obtenidas de ejemplares de herbario fueron previamente hidratadas con agua durante 15 minutos antes de iniciar el procedimiento.



Las descripciones se realizaron conforme a Ellis et al. (2009), incluyendo los siguientes caracteres: forma de la lámina, tipo de margen, forma del ápice, forma de la base, patrón de venación primaria, patrón de venación secundaria, desarrollo de la areolación, forma de las vénulas libres y vena última marginal.

### Anatomía foliar

Se seccionaron y deshidrataron segmentos de las regiones de la parte media de la lámina, colocándolas en concentraciones crecientes de ter-butanol (10-100%) por medio de un procesador automático de tejidos (Leica TP1020, Wetzlar, Alemania) durante 24 h en cada concentración. Posteriormente los tejidos se incluyeron en Paraplast (Leica) y se realizaron cortes con un micrótopo rotatorio (Leica RM2125, Wetzlar, Alemania), en secciones transversales y paradermales de 10-14  $\mu\text{m}$  de espesor; luego se desparafinaron en xilol y concentraciones descendentes de alcohol etílico (100-50%). Las secciones se tiñeron con safranina-verde rápido (Ruzin, 1999), se deshidrataron en concentraciones ascendentes de alcohol etílico (50-100%), se aclararon con xilol y se montaron con resina sintética.

Las descripciones de las secciones transversales y paradermales siguen la propuesta de Rivera et al. (2017; 2019).

Se realizaron 10 mediciones por individuo por especie de los siguientes caracteres: cutícula ( $\mu\text{m}$ ), grosor de la pared periclinal adaxial ( $\mu\text{m}$ ), largo de la célula epidérmica adaxial ( $\mu\text{m}$ ), grosor de la pared periclinal abaxial ( $\mu\text{m}$ ), ancho del mesofilo ( $\mu\text{m}$ ), ancho del parénquima en empalizada ( $\mu\text{m}$ ) y porcentaje del mesofilo (%), usando también el analizador de imágenes Image Pro-Plus v. 7.1 (Image Pro-Plus, 2019), adaptado a un microscopio óptico (Olympus BX-51, Tokio, Japón) con cámara integrada (Infinity 1, Tokio, Japón).

### Análisis estadísticos

Se obtuvieron los valores de la tendencia central y dispersión para los caracteres cuantitativos de la madera y hoja con el software R v. 4.1.3 (R Core Team, 2022), presentándolos en los cuadros 2, 3 y 4; únicamente el valor de la media se incluye en las descripciones. Estos caracteres cuantitativos de la madera y hoja se analizaron con un Modelo Linear Mixto Generalizado (GLMM), el cual permite evaluar diferencias entre grupos sin el supuesto de normalidad multivariante. Los datos cuantitativos de la madera de *A. ilicifolia* no fueron incluidos en los análisis estadísticos porque representan madera juvenil. Los análisis estadísticos se realizaron en el software R v. 4.1.3 (R Core Team, 2022).

**Cuadro 2:** Caracteres cuantitativos de la madera de las especies analizadas en este estudio. Media  $\pm$  desviación estándar de los caracteres anatómicos de la madera para *Nahuatlea* V.A. Funk y sus grupos hermanos.  $V/\text{mm}^2$ =número de vasos por milímetro cuadrado; Dmv=diámetro de vaso; Pv=pared de vaso; Lev=longitud de elementos de vaso; Lfi=longitud de fibra; Dtfi=diámetro total de la fibra; Pfi=pared de la fibra; % Pafi=porcentaje de la pared de las fibras. Letras diferentes en los superíndices indican diferencias significativas (Tukey,  $p < 0.05$ ).

Especie	V/mm <sup>2</sup>	Dmv ( $\mu\text{m}$ )	Pv ( $\mu\text{m}$ )	Lev ( $\mu\text{m}$ )	Lfi ( $\mu\text{m}$ )	Dtfi ( $\mu\text{m}$ )	Pfi ( $\mu$ )	% Pafi
<i>Nahuatlea hiriartiana</i> (Villaseñor, Medrano & Medina) V.A. Funk	30 $\pm$ 4 <sup>b</sup>	28.22 $\pm$ 10.01 <sup>a</sup>	7.27 $\pm$ 1.42 <sup>a</sup>	249.48 $\pm$ 42.81 <sup>b</sup>	590.41 $\pm$ 154.41 <sup>a</sup>	13.81 $\pm$ 2.23 <sup>a</sup>	4.84 $\pm$ 1.32 <sup>a</sup>	70 $\pm$ 15 <sup>b</sup>
<i>N. hypoleuca</i> (DC.) V.A. Funk	18 $\pm$ 4 <sup>a</sup>	30.33 $\pm$ 8.69 <sup>a</sup>	7.85 $\pm$ 2.24 <sup>a</sup>	222.55 $\pm$ 57.00 <sup>a</sup>	663.36 $\pm$ 117.08 <sup>b</sup>	13.77 $\pm$ 2.44 <sup>ab</sup>	4.81 $\pm$ 1.10 <sup>a</sup>	70 $\pm$ 12 <sup>b</sup>
<i>N. obtusata</i> (S.F. Blake) V.A. Funk	33 $\pm$ 9 <sup>b</sup>	27.5 $\pm$ 7.18 <sup>a</sup>	7.34 $\pm$ 1.71 <sup>a</sup>	221.89 $\pm$ 34.47 <sup>a</sup>	573.89 $\pm$ 99.13 <sup>a</sup>	13.38 $\pm$ 2.38 <sup>ab</sup>	5.05 $\pm$ 1.33 <sup>a</sup>	75 $\pm$ 12 <sup>b</sup>
<i>N. purpusii</i> (Brandege) V.A. Funk	23 $\pm$ 4 <sup>a</sup>	34.28 $\pm$ 12.43 <sup>a</sup>	7.33 $\pm$ 1.15 <sup>a</sup>	214.93 $\pm$ 43.61 <sup>a</sup>	546.73 $\pm$ 114.69 <sup>a</sup>	14.25 $\pm$ 2.48 <sup>b</sup>	5.29 $\pm$ 1.17 <sup>a</sup>	74 $\pm$ 11 <sup>b</sup>
<i>N. smithii</i> (B.L. Rob. & Greenm.) V.A. Funk	31 $\pm$ 6 <sup>b</sup>	35.92 $\pm$ 14.93 <sup>a</sup>	7.04 $\pm$ 1.30 <sup>a</sup>	225.62 $\pm$ 31.84 <sup>a</sup>	552.96 $\pm$ 110.2 <sup>a</sup>	13.24 $\pm$ 1.85 <sup>ab</sup>	4.96 $\pm$ 0.95 <sup>a</sup>	75 $\pm$ 10 <sup>b</sup>
<i>Tehuasca magna</i> (M.C. Johnst. ex Cabrera) Panero	26 $\pm$ 3 <sup>ab</sup>	41.6 $\pm$ 10.31 <sup>b</sup>	11.05 $\pm$ 1.07 <sup>b</sup>	253.91 $\pm$ 45.26 <sup>a</sup>	568.21 $\pm$ 97.74 <sup>a</sup>	15.04 $\pm$ 2.43 <sup>c</sup>	5.01 $\pm$ 0.95 <sup>a</sup>	67 $\pm$ 10 <sup>a</sup>



**Cuadro 3:** Caracteres cuantitativos del parénquima radial de la madera de *Nahuatlea* V.A. Funk y sus grupos hermanos. Media  $\pm$  desviación estándar de los caracteres anatómicos de la madera. R/mm=número de radios por milímetro; AIRuni=altura de radios uniseriados; AIRmul=altura de radios multiseriados; AnRmulti=ancho de radios multiseriados. Letras diferentes en los superíndices indican diferencias significativas (Tukey,  $p < 0.05$ ).

Especie	R/mm	AIRuni ( $\mu\text{m}$ )	AIRmul ( $\mu\text{m}$ )	AnRmul ( $\mu\text{m}$ )
<i>N. hiriartiana</i> (Villaseñor, Medrano & Medina) V.A. Funk	3 $\pm$ 0.6 <sup>a</sup>	172.96 $\pm$ 78.53 <sup>a</sup>	197 $\pm$ 85.49 <sup>a</sup>	28.20 $\pm$ 5.96 <sup>a</sup>
<i>N. hypoleuca</i> (DC.) V.A. Funk	3 $\pm$ 0.78 <sup>a</sup>	130.10 $\pm$ 45.40 <sup>b</sup>	213.0 $\pm$ 87.97 <sup>a</sup>	23.07 $\pm$ 5.72 <sup>ab</sup>
<i>N. obtusata</i> (S.F. Blake) V.A. Funk	2 $\pm$ 0.54 <sup>a</sup>	128.92 $\pm$ 62.45 <sup>b</sup>	264.85 $\pm$ 149.4 <sup>b</sup>	23.95 $\pm$ 6.16 <sup>ab</sup>
<i>N. purpusii</i> (Brandege) V.A. Funk	2 $\pm$ 0.3 <sup>a</sup>	108.52 $\pm$ 38.09 <sup>c</sup>	198.63 $\pm$ 73.88 <sup>a</sup>	30.30 $\pm$ 10.73 <sup>a</sup>
<i>N. smithii</i> (B.L. Rob. & Greenm.) V.A. Funk	3 $\pm$ 0.6 <sup>a</sup>	132.94 $\pm$ 62.23 <sup>b</sup>	197.38 $\pm$ 128.26 <sup>a</sup>	26.77 $\pm$ 8.29 <sup>a</sup>
<i>Tehuasca magna</i> (M.C. Johnst. ex Cabrera) Panero	2 $\pm$ 0.74 <sup>a</sup>	151.39 $\pm$ 59.41 <sup>d</sup>	--	--

**Cuadro 4:** Caracteres cuantitativos de las hojas de *Nahuatlea* V.A. Funk y sus grupos hermanos. Media  $\pm$  desviación estándar de los caracteres anatómicos de la hoja. Letras diferentes en los superíndices indican diferencias significativas (Tukey,  $p < 0.05$ ).

Especie	Cutícula ( $\mu\text{m}$ )	Grosor pared periclinal adaxial ( $\mu\text{m}$ )	Largo célula epidérmica adaxial ( $\mu\text{m}$ )	Grosor pared periclinal abaxial ( $\mu\text{m}$ )	Largo célula epidérmica abaxial ( $\mu\text{m}$ )	Ancho mesofilo ( $\mu\text{m}$ )	Ancho parénquima empalizada ( $\mu\text{m}$ )	%
<i>N. arborescens</i> (Brandege) V.A. Funk	3.39 $\pm$ 0.59 <sup>a</sup>	4.32 $\pm$ 1.81 <sup>b</sup>	25.36 $\pm$ 7.37 <sup>b</sup>	2.44 $\pm$ 0.77 <sup>a</sup>	14.76 $\pm$ 5.85 <sup>a</sup>	76.66 $\pm$ 6.40 <sup>b</sup>	27.53 $\pm$ 6.88 <sup>a</sup>	36
<i>N. hiriartiana</i> (Villaseñor, Medrano & Medina) V.A. Funk	6.56 $\pm$ 1.29 <sup>b</sup>	7.99 $\pm$ 1.27 <sup>c</sup>	31.70 $\pm$ 7.74 <sup>b</sup>	3.61 $\pm$ 0.76 <sup>b</sup>	14.53 $\pm$ 5.31 <sup>a</sup>	147.85 $\pm$ 35.80 <sup>c</sup>	92.16 $\pm$ 21.59 <sup>b</sup>	63
<i>N. hypoleuca</i> (DC.) V.A. Funk	4.04 $\pm$ 0.65 <sup>a</sup>	3.24 $\pm$ 0.97 <sup>a</sup>	27.36 $\pm$ 6.92 <sup>b</sup>	1.97 $\pm$ 0.66 <sup>a</sup>	11.87 $\pm$ 4.01 <sup>a</sup>	117.11 $\pm$ 8.44 <sup>a</sup>	71.13 $\pm$ 37.28 <sup>b</sup>	61
<i>N. obtusata</i> (S.F. Blake) V.A. Funk	3.30 $\pm$ 0.78 <sup>a</sup>	5.34 $\pm$ .12 <sup>a</sup>	22.44 $\pm$ 6.43 <sup>ab</sup>	2.16 $\pm$ 0.63 <sup>a</sup>	10.46 $\pm$ 3.31 <sup>a</sup>	135.16 $\pm$ 14.56 <sup>c</sup>	75.55 $\pm$ 9.48 <sup>b</sup>	56
<i>N. purpusii</i> (Brandege) V.A. Funk	5.70 $\pm$ 1.87 <sup>b</sup>	7.81 $\pm$ 1.25 <sup>c</sup>	16.52 $\pm$ 5.47 <sup>a</sup>	1.99 $\pm$ 0.49 <sup>a</sup>	10.72 $\pm$ 3.33 <sup>a</sup>	83.79 $\pm$ 14.95 <sup>b</sup>	55.56 $\pm$ 17.88 <sup>ab</sup>	67
<i>N. smithii</i> (B.L. Rob. & Greenm.) V.A. Funk	2.40 $\pm$ 0.58 <sup>a</sup>	8.44 $\pm$ 1.61 <sup>c</sup>	20.12 $\pm$ 6.34 <sup>a</sup>	2.64 $\pm$ 1.09 <sup>a</sup>	13.53 $\pm$ 6.12 <sup>a</sup>	68.46 $\pm$ 12.15 <sup>b</sup>	39.17 $\pm$ 5.91 <sup>a</sup>	57
<i>Tehuasca magna</i> (M.C. Johnst. ex Cabrera) Panero	1.66 $\pm$ 0.73 <sup>a</sup>	5.77 $\pm$ 1.36 <sup>d</sup>	17.28 $\pm$ .91 <sup>a</sup>	3.69 $\pm$ 1.03 <sup>b</sup>	13.79 $\pm$ 4.50 <sup>a</sup>	57.4 $\pm$ 7.37 <sup>b</sup>	20.54 $\pm$ 2.45 <sup>a</sup>	36
<i>Anaethaphia ilicifolia</i> D. Don	1.9 $\pm$ 0.40 <sup>a</sup>	2.58 $\pm$ 0.81 <sup>a</sup>	15.17 $\pm$ 3.24 <sup>a</sup>	2.10 $\pm$ 1.20 <sup>a</sup>	8.99 $\pm$ 2.69 <sup>a</sup>	110.28 $\pm$ 24.76 <sup>a</sup>	50.95 $\pm$ 6.56 <sup>a</sup>	46
<i>Cnicothamnus lorentzii</i> Griseb.	2.84 $\pm$ 0.47 <sup>a</sup>	2.56 $\pm$ 0.86 <sup>a</sup>	15.85 $\pm$ 5.08 <sup>a</sup>	1.61 $\pm$ 0.41 <sup>a</sup>	8.30 $\pm$ 2.53 <sup>a</sup>	64.57 $\pm$ 9.23 <sup>b</sup>	37.24 $\pm$ 4.79 <sup>a</sup>	58

Como primer paso, se construyó el modelo a través de la paquetería *lme4* (Bates et al., 2015) y la función *lmer*, seleccionando a las especies como variables fijas y a los individuos como aleatorias. Enseguida, para saber si el análisis es significativo, se utilizó la librería *Car* (Fox y Weisberg, 2019) y la función *anova*. Por último, para hacer la

comparación por pares se empleó la paquetería *multcomp* (Hothorn et al., 2008) e *lsmeans* (Lenth, 2016) con las funciones *glht* y *lsm*.

También se realizó un análisis de agrupación aglomerativa, para el cual se generó una matriz de distancias euclidianas con los datos cuantitativos y cualitativos de la

madera y hoja, así como una agrupación jerárquica aglomerativa con la varianza mínima de Ward utilizando la función *HCPC* de la paquetería *factoextra* (Kassambara y Mundt, 2020). El número óptimo de clusters se determinó a partir de la regla de mayoría de 30 índices de agrupación con la paquetería *NbClust* y la función *NbClust* (Charrad et al., 2014).

## Resultados

### Anatomía de madera

#### Anillos de crecimiento

Las especies de *Anaethaphia*, *Nahuatlea* y *Tehuasca* descritas en este trabajo presentaron anillos de crecimiento conspicuos delimitados por el diámetro radial más reducido de las fibras en *Nahuatlea hiriartiana* (Fig. 1A), *N. hypoleuca* (Fig. 1B) y *N. purpusii* (Fig. 1D); además del parénquima marginal y el diámetro más amplio en los vasos de la madera temprana en *Nahuatlea hiriartiana* (Fig. 1A), *N. obtusata* (Fig. 1C) y *N. purpusii* (Fig. 1D).

#### Vasos

En *Nahuatlea hiriartiana* (Fig. 1A), *N. obtusata* (Fig. 1C) y *N. purpusii* (Fig. 1D) se reconoció la porosidad semianular, mientras que en *Anaethaphia ilicifolia* (Fig. 1G), *N. hypoleuca* (Fig. 1B), *N. smithii* (Fig. 1E) y *Tehuasca magna* (Fig. 1F) se observó la porosidad difusa. La densidad de los vasos presentó una media de 18 por mm<sup>2</sup> en *N. hypoleuca* a 33 por mm<sup>2</sup> en *N. obtusata* (Cuadro 2). La forma de los vasos fue circular en *A. ilicifolia*, *N. hiriartiana* y *T. magna* (Fig. 2A), circular y ovalada en *N. hypoleuca* (Fig. 2B), *N. obtusata* y *N. purpusii*, y ovalada solamente en *N. smithii* (Fig. 2C). Su disposición fue en hileras radiales, excepto en *N. hypoleuca* que presentó un patrón diagonal (Fig. 1B). Los vasos más angostos se encontraron en *N. obtusata* (27.5 µm) y los más anchos en *T. magna* (41.6 µm); los vasos con paredes más delgadas corresponden a *N. smithii* (7.04 µm), mientras que las más gruesas se encontraron en *T. magna* (11.05 µm; Cuadro 2). Los elementos de vaso en todas las especies estudiadas presentaron placas de perforación simple (p. ej., Fig. 2D) y punteaduras inter-

vasculares alternas y circulares. Las aperturas de las punteaduras fueron circulares en *A. ilicifolia*, *N. hiriartiana* y *N. obtusata* (Fig. 2E) y lenticulares en *N. hypoleuca*, *N. purpusii*, *N. smithii* (Fig. 2F) y *T. magna*. El diámetro de la punteadura intervascular varió de 3.6 µm en *T. magna* a 4.2 µm en *N. hypoleuca*. Los elementos de vaso más cortos los presentó *N. purpusii* (214.93 µm) y los más largos *T. magna* (253.91 µm) (Cuadro 2).

#### Fibras

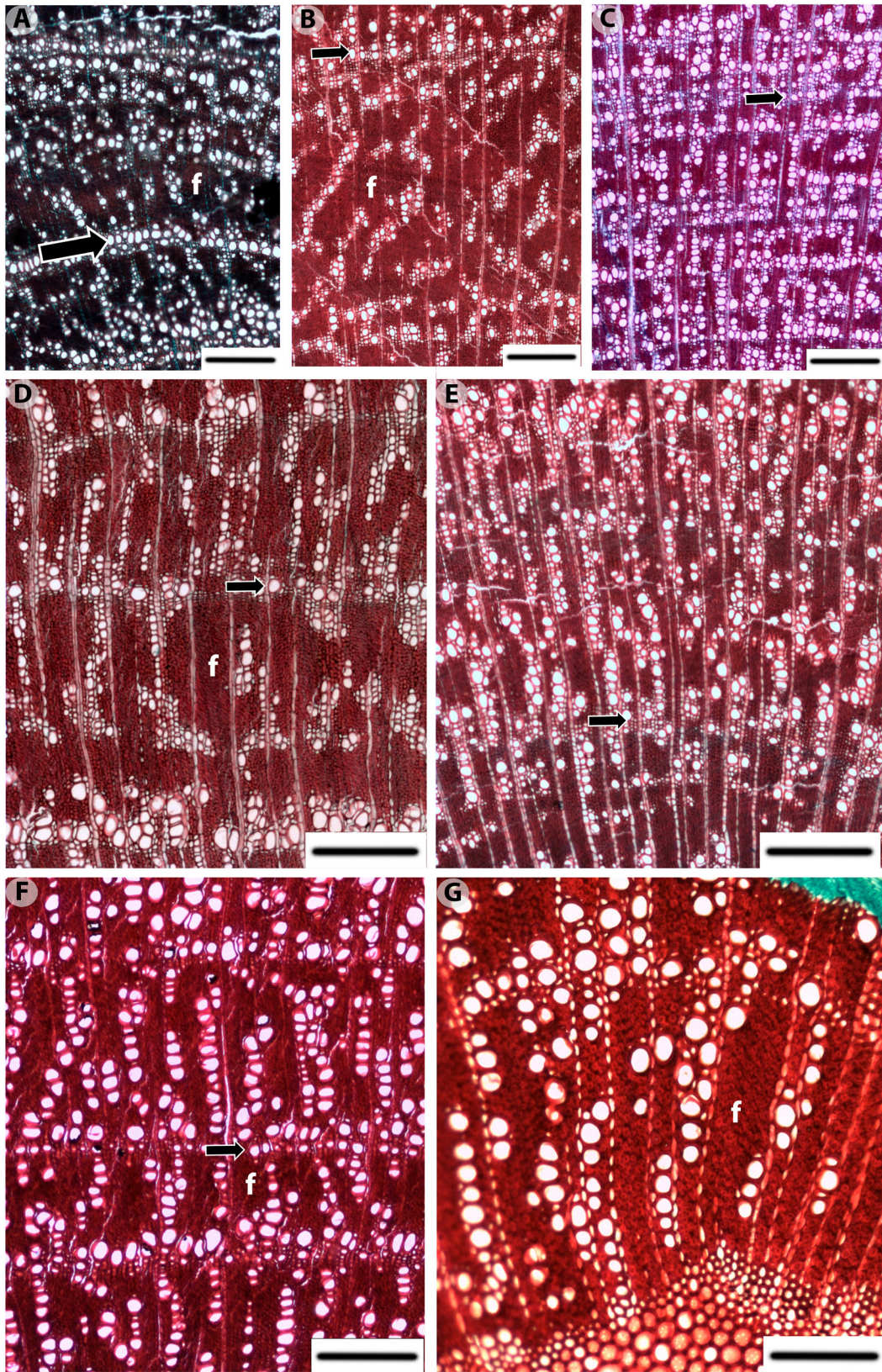
En todas las especies se observaron fibras libriformes, con una longitud promedio que fluctuó de 546.73 µm en *N. purpusii* a 663.36 µm en *N. hypoleuca*, siendo en esta última significativamente diferente al resto de las especies estudiadas (Cuadro 2). La relación diámetro de la fibra y grosor de la pared indica que todas las especies estudiadas tienen paredes de gruesas a muy gruesas (Cuadro 2). Además, no hay diferencias significativas en el grosor de la pared de las fibras entre las especies estudiadas, pero sí para el diámetro de la fibra de *T. magna* con respecto al resto de las especies (Cuadro 2).

#### Parénquima axial y radial

Las especies de *Anaethaphia*, *Nahuatlea* y *Tehuasca* presentaron parénquima axial paratraqueal escaso y marginal únicamente en *N. hiriartiana*, *N. obtusata* y *N. purpusii*. En todas las especies se encontraron 2 a 3 radios por mm. En *Nahuatlea* predominaron los radios bi o triseriados (p. ej., Fig. 2H), mientras que en *Anaethaphia* y *Tehuasca* fueron uniseriados (p. ej., Fig. 2G) y ocasionalmente también se observaron biseriados cortos en *Tehuasca*. Los radios fueron heterocelulares, con células procumbentes y erectas (p. ej., Fig. 2I), o bien procumbentes y cuadradas en *N. hypoleuca* y *T. magna*; las células envolventes solo se observaron en *N. purpusii*. Los radios uniseriados más cortos se presentaron en *N. purpusii* (108.52 µm) y los más altos en *N. hiriartiana* (172.96 µm), mientras que en los biseriados y triseriados los más cortos corresponden a *N. hiriartiana* (197 µm), los más altos a *N. obtusata* (264.85 µm), los más angostos a *N. hypoleuca* (23.07 µm) y los más anchos a *N. purpusii* (30.30 µm) (Cuadro 3). Todas las especies estudiadas presentaron

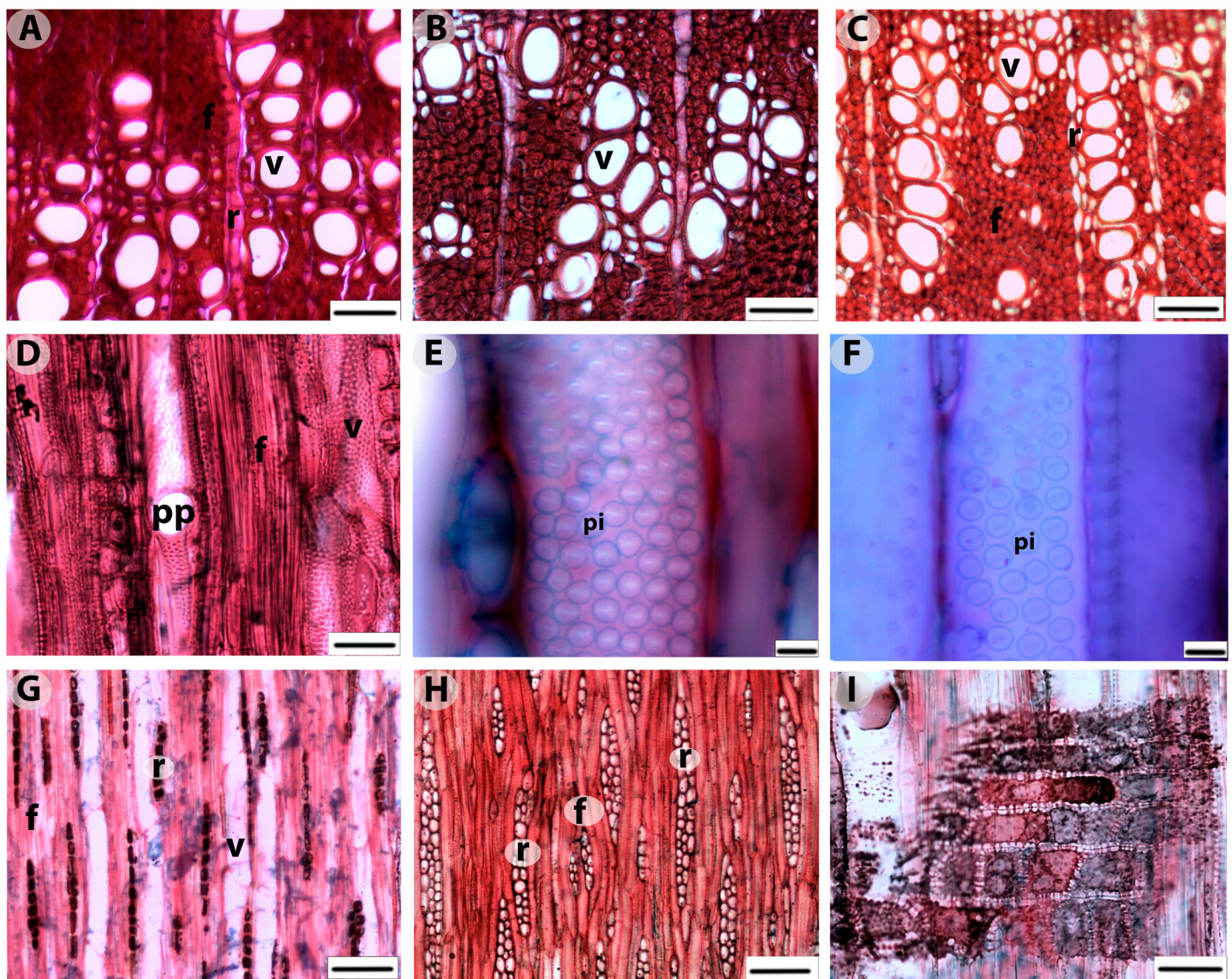






**Figura 1:** Vista transversal de la madera en las especies de *Anastrophia* D. Don, *Nahuatlea* V.A. Funk y *Tehuasca* (M.C. Johnst. ex Cabrera) Panero, mostrando el tipo de porosidad. A. *Nahuatlea hiriartiana* (Villaseñor, Medrano & Medina) V.A. Funk, semianular; B. *Nahuatlea hypoleuca* (DC.) V.A. Funk, difusa; C. *Nahuatlea obtusata* (S.F. Blake) V.A. Funk, semianular; D. *Nahuatlea purpusii* (Brandege) V.A. Funk, semianular; E. *Nahuatlea smithii* (B.L. Rob. & Greenm.) V.A. Funk, difusa; F. *Tehuasca magna* (M.C. Johnst. ex Cabrera) Panero, difusa; G. *Anastrophia ilicifolia* D. Don, difusa. Escala=300  $\mu$ m. f=fibras, flechas=marcas de crecimiento.





**Figura 2:** Detalles de la madera en especies de *Anastrophia* D. Don, *Nahuatlea* V.A. Funk y *Tehuasca* (M.C. Johnst. ex Cabrera) Panero. A. *Tehuasca magna* (M.C. Johnst. ex Cabrera) Panero, vasos circulares, parénquima paratraqueal escaso, TR; B. *Nahuatlea hypoleuca* (DC.) V.A. Funk, vasos circulares y ovalados, parénquima paratraqueal escaso, TR; C. *Nahuatlea smithii* (B.L. Rob. & Greenm.) V.A. Funk, vasos ovalados, parénquima paratraqueal escaso, TR; D. *Tehuasca magna* (M.C. Johnst. ex Cabrera) Panero, placa de perforación simple, LT; E. *Nahuatlea obtusata* (S.F. Blake) V.A. Funk, punteaduras intervasculares alternas y circulares, con apertura circular, LT; F. *Nahuatlea smithii* (B.L. Rob. & Greenm.) V.A. Funk, punteaduras intervasculares alternas y circulares, con apertura lenticular, LT; G. *Tehuasca magna* (M.C. Johnst. ex Cabrera) Panero, radios uniseriados con abundantes taninos, LT; H. *Nahuatlea hypoleuca* (DC.) V.A. Funk, radios bi o triseriados, LT; I. *Nahuatlea purpusii* (Brandege) V.A. Funk, radios con células procumbentes y erectas con presencia de taninos, LR. TR=transversal, LT=longitudinal tangencial, LR=longitudinal radial. Escala=100  $\mu$ m en G, I; 50  $\mu$ m en A-D, I; 5  $\mu$ m en E, F. f=fibra, pi=punteadura intervascular, pp=placa de perforación, r=radio, v=vaso.

taninos en algunas células, siendo más abundantes en *Tehuasca*.

#### Análisis estadísticos

El modelo lineal generalizado (GLMM) indicó que existen diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) en los caracteres evaluados de la madera excepto en la pared de las fibras y el

número de radios por mm. En el diámetro de los vasos, la pared de los vasos y el porcentaje de pared de fibra, solo *T. magna* fue significativamente diferente en la longitud de los elementos de vaso; *N. hiriartiana* y *N. hypoleuca* en la longitud de fibras, mientras que en el resto de los caracteres las diferencias significativas se presentan en más de dos especies distintas (Cuadros 2, 3).



## Arquitectura foliar

La forma de la lámina varió de ovada en *N. arborescens* y *Tehuasca magna* a elíptica-ovada en *N. obtusata* y *Cnicothamnus*, elíptica-lanceolada en *N. purpusii* y *N. smithii*, elíptica-obovada en *Anastraphia ilicifolia*, a elíptica en *N. hiriartiana*. *Nahuatlea* y *Tehuasca* presentaron margen entero, mientras que en *A. ilicifolia* fue dentado y en *Cnicothamnus lorentzii*, denticulado. El ápice mucronado se encontró en *N. arborescens* (Fig. 3A), *N. hypoleuca* (Fig. 3C) y *T. magna* (Fig. 3G), agudo en *N. hiriartiana* (Fig. 3B), *N. purpusii* (Fig. 3E) y *N. smithii* (Fig. 3F), obtuso en *A. ilicifolia* (Fig. 3H) y *N. obtusata* (Fig. 3D) y acuminado en *C. lorentzii* (Fig. 3I). La base fue cuneada en *N. hiriartiana*, *N. hypoleuca*, *N. purpusii*, *N. smithii* y *C. lorentzii*; redondeada en *N. obtusata* y *A. ilicifolia*, y obtusa en *N. arborescens*.

Casi todas las especies estudiadas presentaron venación pinnada, excepto *N. arborescens* y *N. hiriartiana* que tuvieron venación acródroma. La venación secundaria fue broquidódroma en *Nahuatlea* y *Tehuasca*, craspedódroma en *Anastraphia ilicifolia* (Fig. 3H), y eucamptodódroma en *Cnicothamnus lorentzii* (Fig. 3I). El desarrollo de la areolación fue moderado en la mayoría (p. ej., Fig. 4B), excepto en *N. purpusii*, *N. smithii*, *A. ilicifolia* y *C. lorentzii*, donde está bien desarrollado (p. ej., Fig. 4A). Las vénulas no se encontraron ramificadas, excepto en *N. purpusii* (Fig. 4A). La venación marginal se observó en arcos en *N. arborescens*, *N. hypoleuca* y *N. smithii* (Fig. 4D), incompleta en *N. hiriartiana* (Fig. 4C), *N. obtusata*, *N. purpusii* y *T. magna*; estuvo ausente en *C. lorentzii* y *A. ilicifolia* (Fig. 4E).

## Anatomía foliar

### Epidermis

La superficie adaxial es glabra en la mayoría de las especies excepto en *Nahuatlea purpusii* y *Tehuasca magna* que tuvieron tricomas eglandulares y glandulares. En contraste, en *Cnicothamnus lorentzii* se observaron papilas. En la superficie abaxial la mayoría de las especies presentaron tricomas eglandulares y glandulares (p. ej., Fig. 5E, D), excepto en *N. arborescens* cuyo envés fue glabro o con algunos tricomas eglandulares. La forma de las células epidérmicas en la superficie adaxial fue poligonal con paredes anticlinales rectas para la mayoría de las especies (p. ej., Fig. 5B);

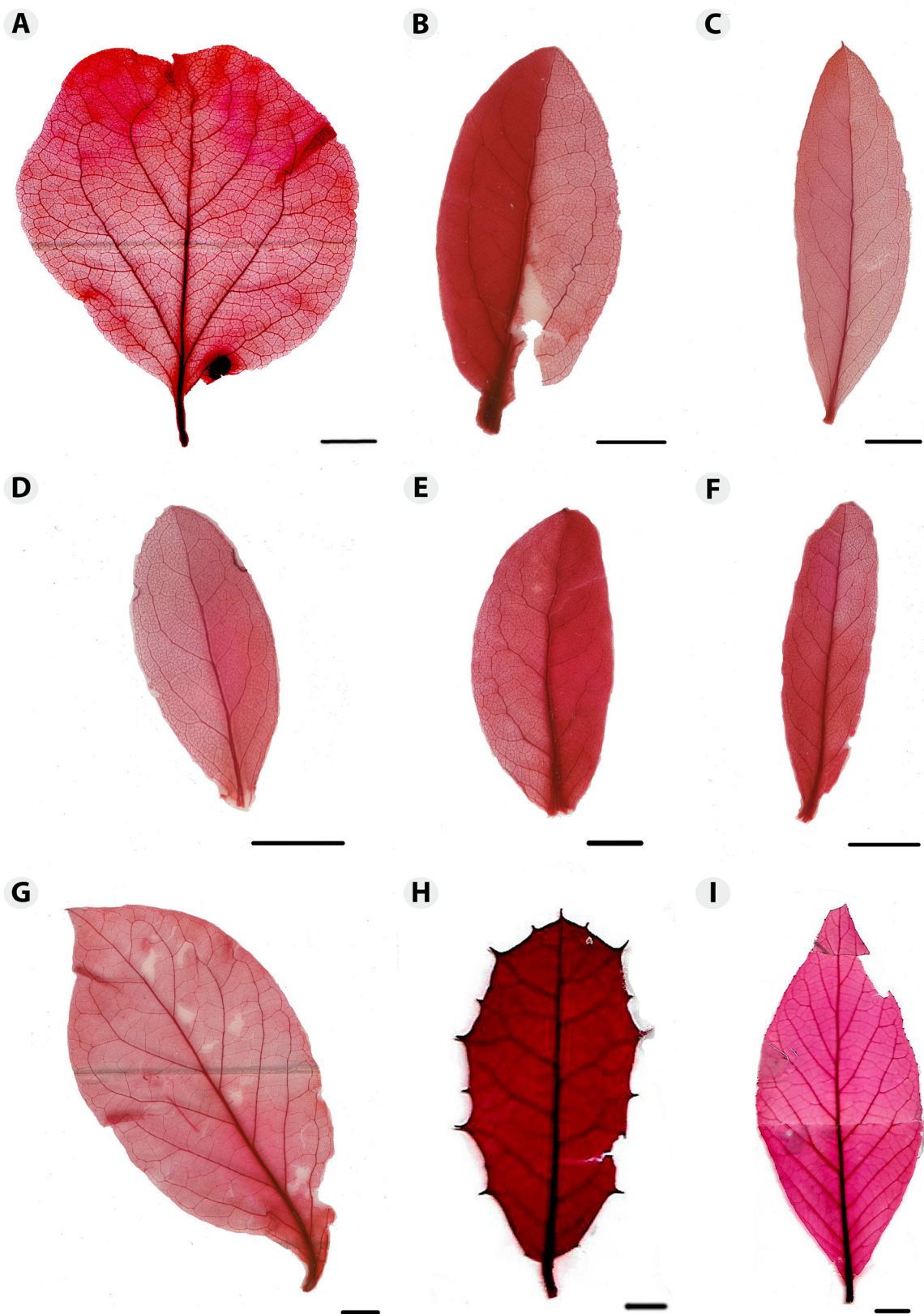
en *N. arborescens* (Fig. 5A) y *C. lorentzii* fueron onduladas (Fig. 5C). En la superficie abaxial se observaron células poligonales con paredes anticlinales onduladas (p. ej., Fig. 5D), excepto en *A. ilicifolia* donde fueron rectas. Todas las especies tuvieron hojas hipostomáticas y estomas anomocíticos (p. ej., Fig. 5E, F).

En sección transversal, el espesor de la cutícula presentó diferencias significativas solo entre *Tehuasca magna*, *Cnicothamnus lorentzii* y las especies de *Nahuatlea*; las dos primeras tuvieron el menor grosor (Cuadro 4). Todas las especies presentaron cutícula lisa y epidermis simple. Las células epidérmicas fueron de forma rectangular en *N. hiriartiana* (Fig. 6B) y *N. hypoleuca* (Fig. 6C), rectangular hemisférica en *N. arborescens* (Fig. 6A); rectangular y cuadrada en *N. purpusii* (Fig. 6E), cuadrada angosta en *N. obtusata* (Fig. 6D); cuadrada en *A. ilicifolia* (Fig. 6H), *C. lorentzii* (Fig. 6I) y *N. smithii* (Fig. 6F), y rectangular y cuadrada en *T. magna* (Fig. 6G). En la superficie abaxial todas las especies presentaron estomas por encima del nivel con respecto a las células epidérmicas ordinarias. También se observó la presencia de criptas estomáticas únicamente en *A. ilicifolia*. Con respecto al tamaño de las células epidérmicas se encontraron diferencias significativas entre algunas especies (Cuadro 4), excepto para el largo de la célula epidérmica abaxial; *N. hiriartiana* presentó las células adaxiales más largas (31.70  $\mu\text{m}$ ) y *A. ilicifolia* las más cortas (15.17  $\mu\text{m}$ ). Así mismo en la superficie abaxial las células epidérmicas más largas se encontraron en *N. arborescens* (14.76  $\mu\text{m}$ ) y las más cortas en *C. lorentzii* (8.30  $\mu\text{m}$ ) (Cuadro 4). La pared periclinal adaxial varió de 2.56  $\mu\text{m}$  en *C. lorentzii* a 8.4  $\mu\text{m}$  en *N. smithii*, mientras que la abaxial de 1.61  $\mu\text{m}$  en *C. lorentzii* a 3.69  $\mu\text{m}$  en *T. magna*.

### Mesofilo

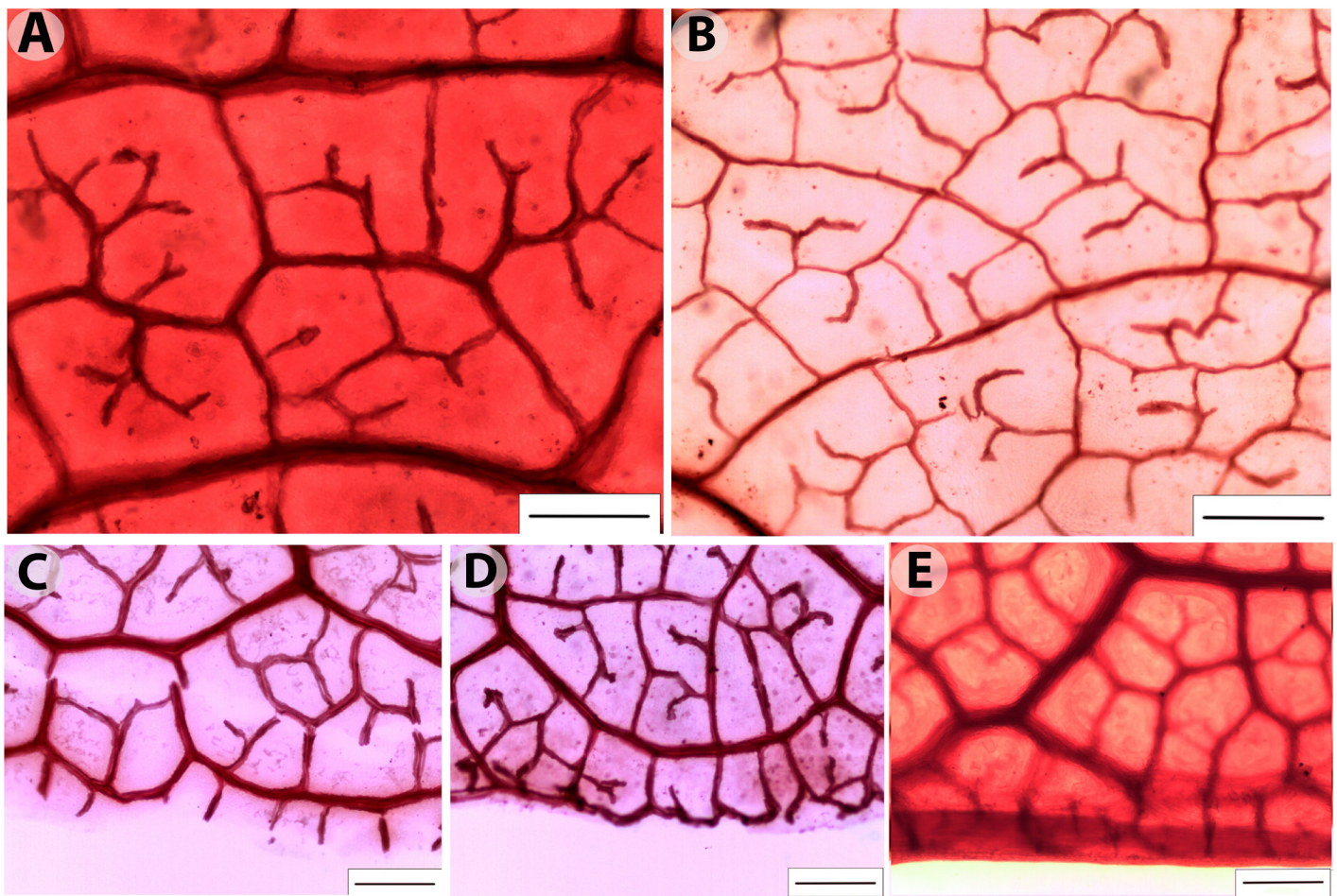
La hipodermis está ausente excepto en *N. purpusii* (un estrato; Fig. 6E) y *A. ilicifolia* (dos estratos; Fig. 6H). El mesofilo es dorsiventral en todas las especies. El parénquima en empalizada se conformó por uno a tres estratos celulares, con variación de 36% (*N. arborescens* y *T. magna*) a 63% (*N. hiriartiana*) de espesor total (Cuadro 4). El parénquima esponjoso en la mayoría de las especies de *Nahuatlea* es compacto, mientras que en *Anastraphia*, *Cnicothamnus*, *N. arborescens* y *Tehuasca* es laxo.





**Figura 3:** Hojas diafanizadas de *Nahuatlea* V.A. Funk y sus grupos hermanos. A. *Nahuatlea arborescens* (Brandege) V.A. Funk; B. *Nahuatlea hiriartiana* (Villaseñor, Medrano & Medina) V.A. Funk; C. *Nahuatlea hypoleuca* (DC.) V.A. Funk; D. *Nahuatlea obtusata* (S.F. Blake) V.A. Funk; E. *Nahuatlea purpusii* (Brandege) V.A. Funk; F. *Nahuatlea smithii* (B.L. Rob. & Greenm.) V.A. Funk; G. *Tehuasca magna* (M.C. Johnst. ex Cabrera) Panero; H. *Anastrophia ilicifolia* D. Don; I. *Cnicothamnus lorentzii* Griseb. Escala=0.5 cm en A-H; 1 cm en I.





**Figura 4:** Detalles de areolación y vena marginal de *Nahuatlea* V.A. Funk y sus grupos hermanos. A. *Nahuatlea purpusii* (Brandege) V.A. Funk, areolación bien desarrollada y vénulas ramificadas; B. *Tehuasca magna* (M.C. Johnst. ex Cabrera) Panero, areolación moderada, vénulas no ramificadas; C. *Nahuatlea hiriartiana* (Villaseñor, Medrano & Medina) V.A. Funk, venación marginal incompleta; D. *Nahuatlea smithii* (B.L. Rob. & Greenm.) V.A. Funk, venación marginal en arcos; E. *Anastraphia ilicifolia* D. Don, venación marginal ausente. Escala=300 µm.

#### Haces vasculares

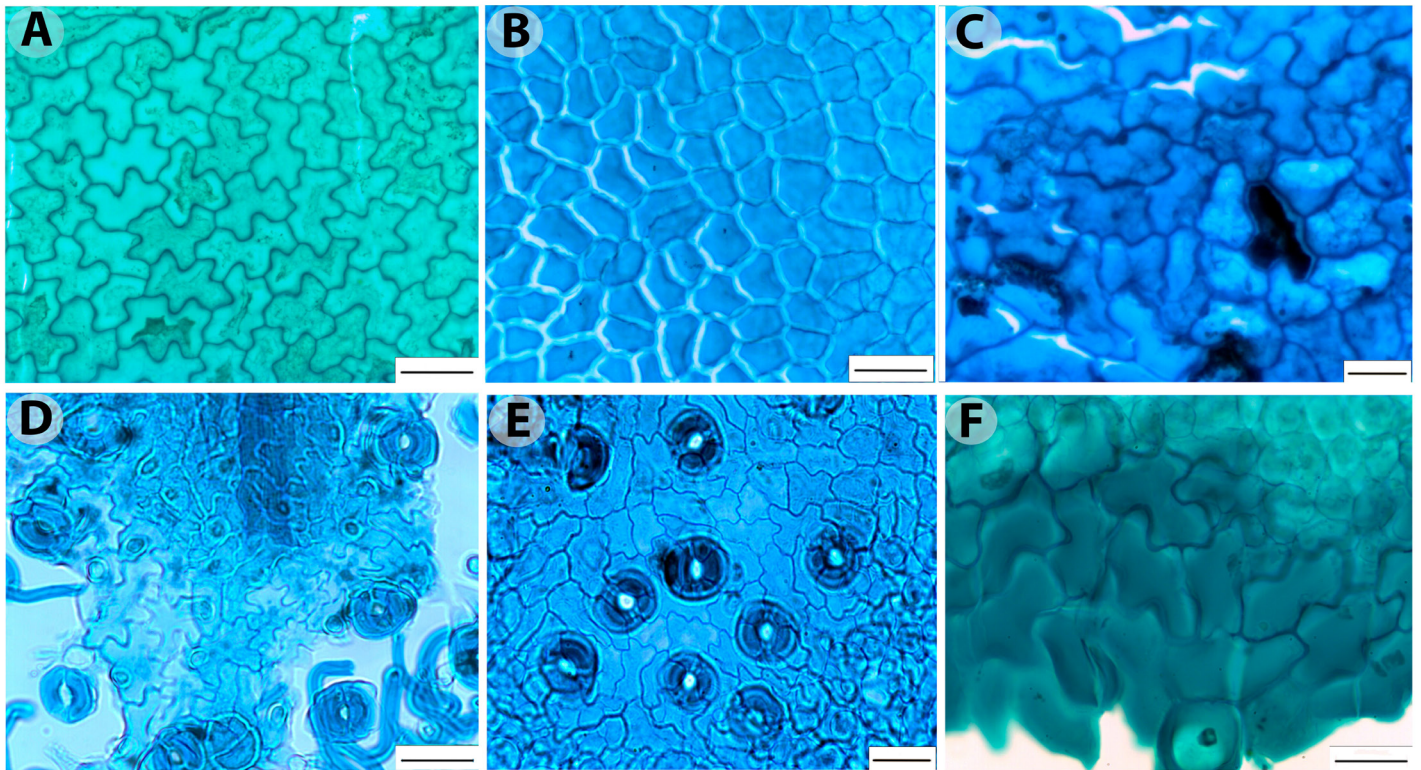
Se observaron haces vasculares colaterales cerrados, rodeados por una vaina parenquimatosa; en algunos hubo células lignificadas asociadas al xilema, o bien, a xilema y floema. En *Cnicothamnus lorentzii* (Fig. 6I), *Nahuatlea arborescens* (Fig. 6A) y *N. purpusii* (Fig. 6E) estuvieron presentes las extensiones de la vaina; las especies restantes carecieron de ellos.

#### Vena media

Las cutículas en la vena media fueron iguales a las de la lámina en todas las especies. La epidermis contiene células más pequeñas con paredes epidérmicas externas más gruesas en la superficie abaxial (*Nahuatlea hiriartiana*, *N.*

*hypoleuca*, *N. purpusii*, *N. smithii*), a diferencia de la lámina. El parénquima en empalizada en la superficie adaxial está ausente en *N. arborescens* (Fig. 7A) y *T. magna* (Fig. 7G), es continuo en *N. hiriartiana* (Fig. 7B) y *N. obtusata* (Fig. 7D) y discontinuo en el resto de las especies. Se observó colénquima en la superficie abaxial de un estrato en tres especies de *Nahuatlea* (Fig. 7C, E, F) y en *Anastraphia ilicifolia*, y de dos estratos en *N. hiriartiana* y *C. lorentzii* (Fig. 7H). En *N. arborescens*, *N. obtusata* y *T. magna* estuvo ausente. También hubo esclerénquima en los haces vasculares centrales que variaron de dos (*N. smithii*) hasta 12 estratos (*T. magna*), excepto en *N. obtusata* donde no se observó. Notoriamente el esclerénquima rodea completamente el tejido vascular en *N. arborescens*.





**Figura 5:** Vista superficial de la epidermis de *Nahuatlea* V.A. Funk y sus grupos hermanos. A-C superficie adaxial. A. *Nahuatlea arborescens* (Brandege) V.A. Funk, paredes anticlinales onduladas; B. *Nahuatlea hiriartiana* (Villaseñor, Medrano & Medina) V.A. Funk, paredes anticlinales rectas; C. *Cnicothamnus lorentzii* Griseb., paredes anticlinales onduladas; D-F. superficie abaxial y paredes anticlinales onduladas. D. *Nahuatlea hypoleuca* (DC.) V.A. Funk; E. *Nahuatlea hiriartiana* (Villaseñor, Medrano & Medina) V.A. Funk; F. *Tehuasca magna* (M.C. Johnst. ex Cabrera) Panero. Escala=50  $\mu$ m en A-B; 20  $\mu$ m en C-F.

### Análisis estadísticos

Todos los caracteres evaluados en las hojas presentaron diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) en al menos dos especies, excepto en el largo de la célula epidérmica abaxial donde no hay diferencias significativas entre ninguna especie (Cuadro 4). El análisis de agrupación aglomerativa (Fig. 8) recuperó a los individuos dentro de su especie y se identificaron caracteres, tanto de la hoja como de la madera, que muestran combinaciones únicas para apoyar el reconocimiento de las especies, con excepción de *N. obtusata*.

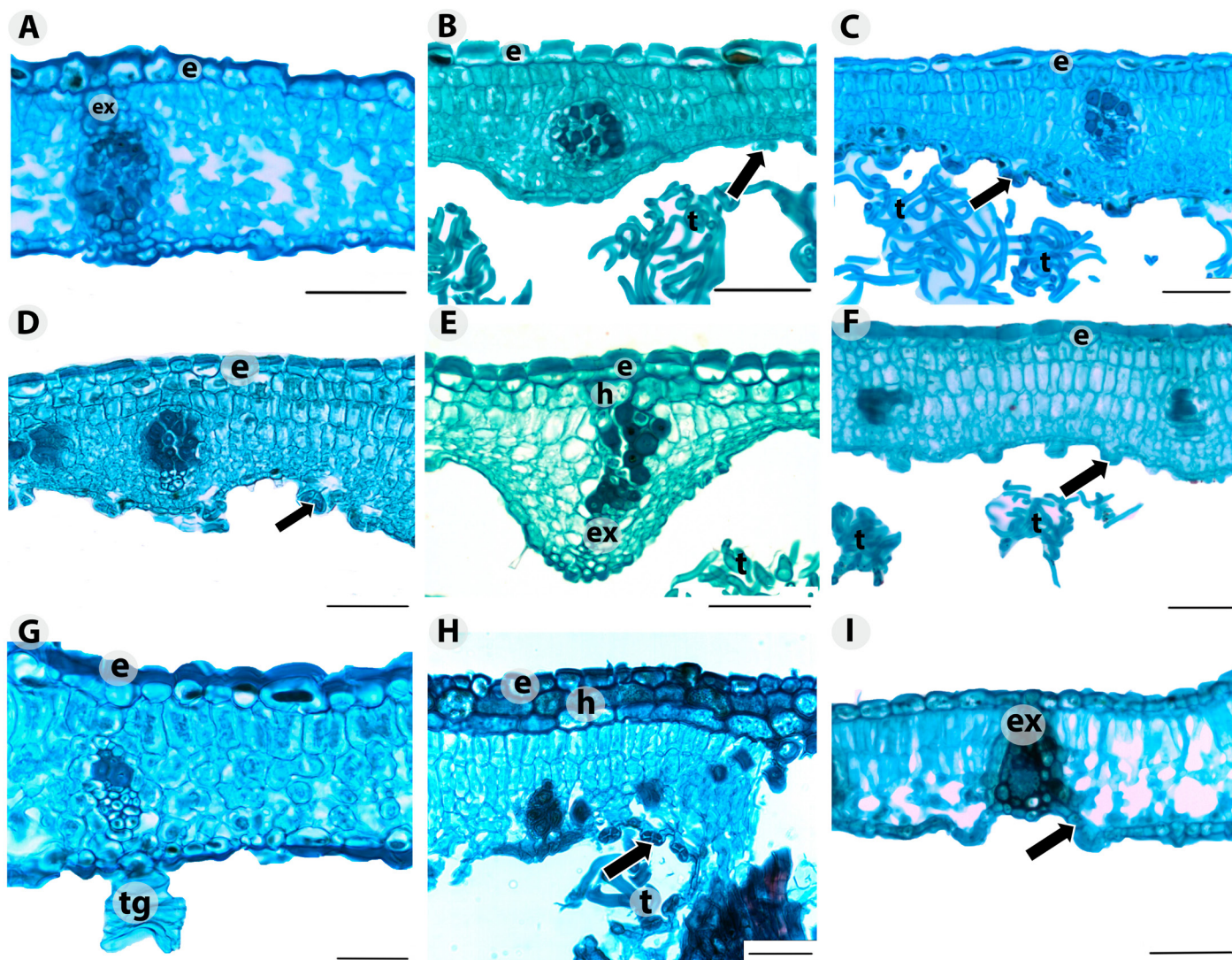
### Discusión

Se identificaron algunos caracteres anatómicos de la madera y hoja de *Nahuatlea* y sus grupos hermanos, con posible valor taxonómico. En la madera fueron la porosidad, disposición de los vasos, apertura de las punteaduras intervasculares y el número de series en los radios. En la hoja resultaron ser los patrones de venación, tipo de pa-

rénquima esponjoso, la presencia o ausencia de criptas estomáticas, hipodermis y extensiones de la vaina.

El carácter de la madera que diferenció a *Nahuatlea hiriartiana*, *N. obtusata* y *N. purpusii* del resto de las especies fue el tipo de porosidad; *N. hypoleuca* se distinguió de otras *Nahuatlea*s por la disposición de los vasos. En las hojas, solamente *N. purpusii* se diferencia de las especies restantes por presentar vénulas ramificadas e hipodermis; las extensiones de la vaina son una característica compartida entre *N. arborescens*, *N. purpusii* y *C. lorentzii*. El único carácter que diferenció a *Nahuatlea* de *Anastraphia* y *Tehuasca* fue el número de series en los radios de la madera.

Los resultados del análisis de agrupamiento evidencian la combinación única de caracteres que permite diferenciar a las especies de los cuatro géneros aquí estudiados. Estos resultados son congruentes con el uso de la anatomía y los análisis de agrupamiento en otros taxones



**Figura 6:** Vista transversal de la lámina de *Nahuatlea* V.A. Funk y sus grupos hermanos. A. *Nahuatlea arborescens* (Brandege) V.A. Funk; B. *Nahuatlea hiriartiana* (Villaseñor, Medrano & Medina) V.A. Funk; C. *Nahuatlea hypoleuca* (DC.) V.A. Funk; D. *Nahuatlea obtusata* (S.F. Blake) V.A. Funk; E. *Nahuatlea purpusii* (Brandege) V.A. Funk; F. *Nahuatlea smithii* (B.L. Rob. & Greenm.) V.A. Funk; G. *Tehuasca magna* (M.C. Johnst. ex Cabrera) Panero; H. *Anastrophia ilicifolia* D. Don; I. *Cnicothamnus lorentzii* Griseb. Escala=50 µm en A-I. e=epidermis, ex=extensión de la vaina, h=hipodermis, t=tricoma, tg=tricoma glandular, flecha negra=estomas.

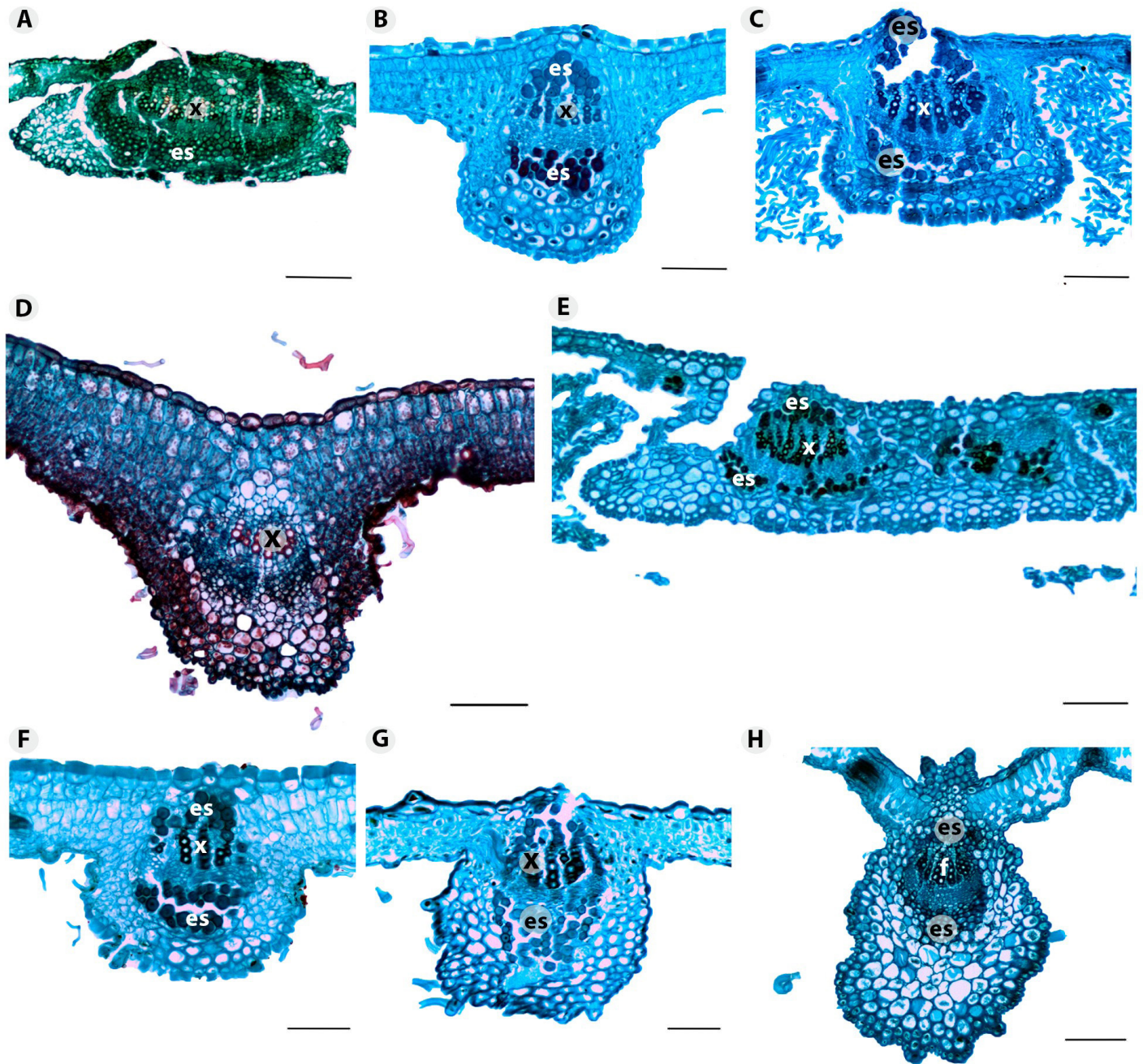
para apoyar el reconocimiento de especies (Aguilar-Rodríguez y Terrazas, 2001; Martínez-Cabrera et al., 2015; Ruíz-Valencia et al., 2021). El único miembro de *Nahuatlea* que no se recupera por una combinación única de caracteres es *N. obtusata*, ya que comparte la apertura circular de las punteaduras intervasculares con *N. hiriartiana*.

### Madera

Los caracteres anatómicos de la madera que comparten las especies de *Nahuatlea* son: vasos circulares y ovalados, placas de perforación simple, punteaduras intervasculares al-

ternas, fibras libriformes con paredes muy gruesas, parénquima axial paratraqueal escaso, y radios bi o triseriados con células procumbentes, erectas o cuadradas, los cuales concuerdan con los rasgos anatómicos reportados previamente en la familia Asteraceae (Carlquist, 1957b, 1966; Metcalfe y Chalk, 1983). Cuarenta por ciento de las especies de *Nahuatlea* presentaron porosidad difusa, al igual que *Tehuasca* y *Anastrophia*, la cual fue consistente con lo establecido para la familia (Metcalfe y Chalk, 1983); en las especies restantes se clasificó como porosidad semianular. Carlquist (1957b) y Carlquist et al. (2022) mencionan una tendencia





**Figura 7:** Vista de la vena media de *Nahuatlea* V.A. Funk y sus grupos hermanos. A. *Nahuatlea arborescens* (Brandege) V.A. Funk; B. *Nahuatlea hiriartiana* (Villaseñor, Medrano & Medina) V.A. Funk; C. *Nahuatlea hypoleuca* (DC.) V.A. Funk; D. *Nahuatlea obtusata* (S.F. Blake) V.A. Funk; E. *Nahuatlea purpusii* (Brandege) V.A. Funk; F. *Nahuatlea smithii* (B.L. Rob. & Greenm.) V.A. Funk; G. *Tehuasca magna* (M.C. Johnst. ex Cabrera) Panero; H. *Cnicothamnus lorentzii* Griseb. Escala=300 µm en A, E; 100 µm en B-D, F-H. es=esclerénquima, x=xilema.

a porosidad anular en *Dasyphyllum leioccephalum* (Wedd.) Cabrera, *Hecastocleis shockleyi* A. Gray, *Nouelia insignis* Franch y *Proustia cuneifolia* D. Don. Sus figuras corresponden a lo que aquí se denominó porosidad semianular, considerando que la diferencia entre vasos de la madera temprana y tardía no difieren en más de una dimensión (IAWA

Committee, 1989). Las especies con porosidad semianular son arbustivas en *Nahuatlea* al igual que las especies mencionadas por Carlquist (1957b) y Carlquist et al. (2022). La porosidad difusa ocurre en taxones arbóreos, por lo que el hábito y las condiciones de sequía estacional favorecen su presencia (Martínez-Cabrera et al., 2015). Este estado



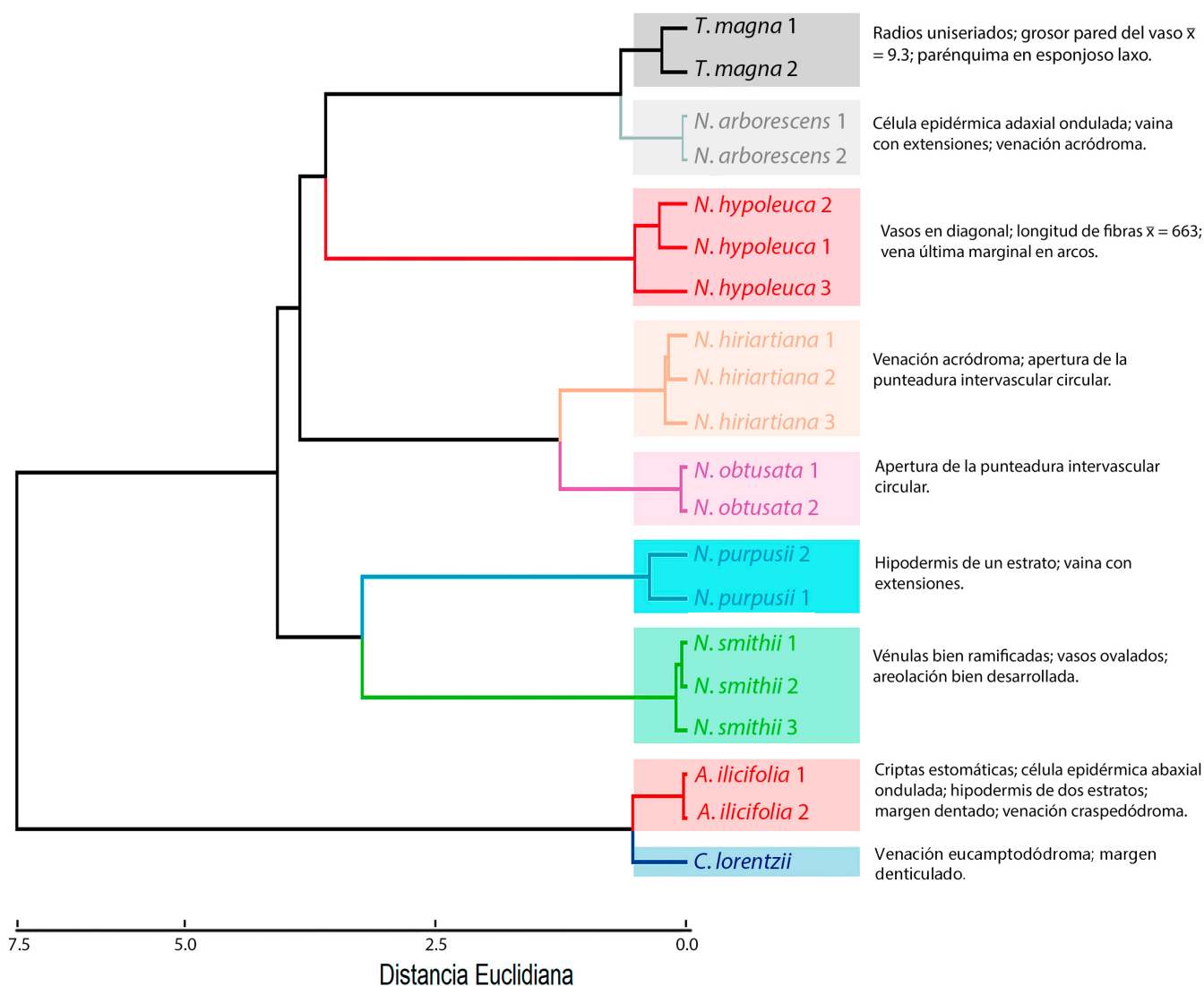


de carácter y su correlación con el hábito arbustivo deberá confirmarse posteriormente al estudiar la madera de un mayor número de arbustos de Asteraceae.

Por otra parte, la distribución de los vasos en hileras radiales predomina en *Nahuatlea*, igual que en *Anaestrophia* y *Tehuasca*, lo cual es un rasgo común para taxones de la familia (Metcalf y Chalk, 1950; Carlquist, 1966; León-H y Gámez-A, 2018; Carlquist et al., 2022). *Nahuatlea hypoleuca* presentó un patrón diagonal, el cual no había sido mencionado en Asteraceae, ya que es un rasgo común en especies con porosidad anular (IAWA Committee, 1989) y dicha es-

pecie puede tener hábito arbustivo o arborescente (R. Ronda-Martínez, obs. pers.). Las aperturas de las punteaduras intervasculares fueron circulares en 60% de las especies de *Nahuatlea* y en *Anaestrophia ilicifolia*, y lenticulares en el resto de las *Nahuatleas* y en *Tehuasca magna*. Este rasgo tampoco había sido reportado en la madera de Asteraceae, por lo que sería importante evaluar su valor taxonómico.

*Nahuatlea* presentó radios bi o triseriados, los cuales se diferenciaron tanto de *Anaestrophia ilicifolia* como de *Tehuasca magna*, donde predominaron los uniseriados. Sin embargo, en *A. cowellii* Britton estudiada por Carlquist



**Figura 8:** Dendrograma que muestra el agrupamiento de los individuos de las especies de *Anaestrophia* D. Don, *Cnicothamnus* Griseb., *Nahuatlea* V.A. Funk y *Tehuasca* (M.C. Johnst. ex Cabrera) Panero, analizado a través de la distancia Euclidiana y la varianza mínima de Ward.



(1957b) también se describieron radios uniseriados, por lo que podría considerarse como un carácter compartido entre las especies de *Anastrophia* con *Tehuasca magna*. Otras especies anteriormente clasificadas en Mutisieae y ahora en otras tribus, como *Chuquiragua insignis* Bonpl. (Barnadesieae), *Dasyphyllum leiocephalum* (Barnadesieae), *Hesperomannia arborescens* A. Gray (Vernonieae) y *Stomatochaeta cymbifolia* (S.F. Blake) Maguire & Wurdack (Wunderlichieae), también se distinguen por los radios predominantemente uniseriados (Carlquist, 1957b).

Respecto a los caracteres cuantitativos, todas las especies tuvieron diámetros de vasos menores a 50 µm, aspecto que concuerda con algunos representantes arbustivos de zonas xeromórficas de Asteraceae (*Pentacalia* Cass.) (León-H. y Gámez-A., 2018), Fabaceae (*Calliandra* Benth.) (Velázquez, 2018), Rosaceae (*Amelanchier* Medik.) (Velázquez, 2018), Rubiaceae (*Bouvardia* Salisb., *Randia* L.) (Martínez-Cabrera et al., 2015; Ramírez-Martínez et al., 2017) y Rutaceae (*Esenbeckia* Kunth) (Ramírez-Martínez et al., 2017). La longitud de los elementos de vaso (200-255 µm) es relativamente corta, en comparación con otros arbustos como *Bouvardia* y *Randia* (Rubiaceae), pero coincide con los valores establecidos para *Pentacalia* (Asteraceae) y *Amelanchier* (Rosaceae). En las paredes de las fibras (4.8-6 µm), los valores obtenidos son consistentes con los reportados en *Randia*, *Bouvardia* (3-5 µm) y *Amelanchier* (2-7 µm). Los resultados sugieren que los arbustos de zonas xerófilas se distinguen por sus fibras con paredes gruesas.

## Hoja

El presente trabajo documenta por primera vez la arquitectura y anatomía foliar de los géneros aquí estudiados, excepto para *Cnicothamnus* (Ruiz et al., 2014). Los resultados permiten reconocer a las especies y son una contribución al conocimiento de la variación en la tribu Gochnatieae. En los patrones de venación de las hojas, *Nahuatlea* presentó el margen entero, al igual que *Tehuasca*. Los ápices y bases foliares fueron muy variables y el patrón de venación pinnado predominó en *Nahuatlea* (67%) y se comparte con *Anastrophia ilicifolia*, *Cnicothamnus lorentzii* y *Tehuasca magna*. *Nahuatlea arborescens* y *N. hiriartiana* tuvieron venación acródroma. El patrón secundario de venación broquidódroma de *Nahuatlea* y *Tehuasca magna* es el ras-

go típico en la familia (Hickey y Wolfe, 1975; Rivera et al., 2019), a diferencia de *Anastrophia ilicifolia* y *Cnicothamnus lorentzii* que presentaron venación craspedódroma y eu-camptodódroma.

*Anastrophia ilicifolia*, *Cnicothamnus lorentzii*, *N. purpusii* y *N. smithii* tuvieron areolas bien desarrolladas en comparación con el resto de las especies, en las que su desarrollo fue moderado o poco. Este carácter es muy variable dentro de las diferentes tribus de Asteraceae (Rivera et al., 2019; Anaya-Gutiérrez et al., 2022). *Nahuatlea purpusii* comparte la venación marginal incompleta con *N. hiriartiana*, *N. obtusata* y *Tehuasca magna*, mientras que en las otras especies de *Nahuatlea* forma arcos. Distintivamente *Anastrophia ilicifolia* y *Cnicothamnus lorentzii* no tienen venación marginal. La venación marginal más común encontrada en Asteraceae está dispuesta en arcos (*Acourtia* D. Don, *Artemisia* L., *Barkleyanthus* H. Rob. & Brettell, *Bellis* L., *Galinsoga* Ruiz & Pav., *Pentacalia*, *Pittocaulon* H. Rob. & Brettell, *Roldana* La Llave y *Tagetes* L.) o es incompleta (*Bidens* L., *Eupatorium* L., *Helminthotheca* Zinn, *Melampodium* L., *Verbesina* L. y *Vernonia* Schreb.) (Ravindranath e Inamdar, 1985; Rojas-Leal et al., 2018; Rivera et al., 2019; Rabiae y Elbadry, 2020).

Todas las especies estudiadas presentaron hojas hipostomáticas con estomas anomocíticos, cutícula lisa y mesofilo dorsiventral, caracteres reportados previamente en Asteraceae (Metcalf y Chalk, 1979; Rivera et al., 2019). Sin embargo, estas características varían con respecto a miembros estudiados de la tribu Gochnatieae, como la organización del mesofilo que puede ser isobilateral o dorsiventral, así como las hojas anfi o hipostomáticas (Melode-Pinna, 2004; Rossatto y Kolb, 2012).

Ochenta y cuatro por ciento de las especies de *Nahuatlea* tuvieron superficie adaxial glabra y tricomas eglandulares y glandulares en la superficie abaxial, al igual que *Anastrophia ilicifolia* y *Cnicothamnus lorentzii*. En cambio, *Tehuasca magna* tuvo tricomas eglandulares y glandulares en ambas superficies. La presencia de tricomas eglandulares y glandulares es común en los miembros de la tribu Gochnatieae (Rossatto y Kolb, 2012; Ruiz et al., 2014). En *Nahuatlea* predominan las células epidérmicas poligonales con paredes anticlinales rectas en la superficie adaxial, mientras que en la abaxial hay células poligonales



onduladas. Sin embargo, otras tribus estudiadas presentan similitud en ambas superficies (Rivera et al., 2019; Anaya-Gutiérrez et al., 2022). Todos los géneros aquí estudiados tienen estomas por encima de las células epidérmicas, rasgo característico en otros miembros de Gochnatieae (Rossatto y Kolb, 2012; Ruiz et al., 2014), pero menos común en Asteraceae (Rivera et al., 2019). En *Nahuatlea* 84% de las especies careció de hipodermis, al igual que en *Cnicothamnus lorentzii* y *Tehuasca magna*. En cambio, en *Anastraphia ilicifolia* y *N. purpusii* sí se presentó. *Anastraphia ilicifolia* fue el único taxón con criptas estomáticas, característica que no había sido mencionada para los miembros de la tribu y podría ser de importancia taxonómica, por lo que es necesario estudiar otras especies del género para verificar si pudiera tratarse de una novedad evolutiva.

Ochenta y cuatro por ciento de las especies de *Nahuatlea* tuvo parénquima esponjoso compacto a diferencia de *Anastraphia ilicifolia*, *Cnicothamnus lorentzii* y *Tehuasca magna*, donde fue laxo. Los haces vasculares rodeados por una vaina parenquimatosa en las especies estudiadas son comunes en taxones de Asteraceae (Carlquist, 1957a; Anderson y Creech, 1975; Breitwieser, 1993; Lapp et al., 2013; Lusa et al., 2018; Rivera et al., 2019; Carbone et al., 2021) y específicamente en Gochnatieae (Rossatto y Kolb, 2012). En los haces colaterales dispuestos a lo largo del mesofilo, cada uno está rodeado de células parenquimáticas y cuando hay extensiones de la vaina algunas células se encuentran lignificadas como en *Richterago* Kuntze (Melo-de-Pinna, 2004). La presencia de extensiones de la vaina es rara en *Nahuatlea*; sin embargo, esta característica es común en algunos miembros de Asteraceae (por ejemplo, *Aldama* La Llave, *Baccharis* L., *Dahlia* Cav., *Gochnatia* Kunth, *Helminthotheca*, *Melampodium*, *Pseudognaphalium* Kirp, *Richterago*, *Sonchus* L. y *Tagetes*, entre otros) (Breitwieser, 1993; Melo-de-Pinna, 2004; Rossatto y Kolb, 2012; Rivera et al., 2019; Anaya-Gutiérrez et al., 2022).

En cuanto a caracteres cuantitativos, todas las especies presentaron parénquima en empalizada bien desarrollado, que es una característica de hojas xeromórficas con valores entre 93 y 195  $\mu\text{m}$  (Gratani y Varone, 2004; Rivera et al., 2017). También el grosor de las cutículas (1-7  $\mu\text{m}$ ) concuerda con el de otras plantas xerófitas que van de 2-22  $\mu\text{m}$  (Rotondi et al., 2003; Lapp et al., 2013) y

las paredes periclinales externas de 5-21  $\mu\text{m}$  (Lapp et al., 2013).

## Conclusiones

Se describe por primera vez la anatomía de la madera y hoja para la mayoría de las especies de *Nahuatlea*, y para *Tehuasca magna* y *Anastraphia ilicifolia*. Se identificaron caracteres con posible valor taxonómico de la madera, entre los que destacan la porosidad, disposición de los vasos, la apertura de las punteaduras intervascuales y el número de series en los radios. Todos ellos fueron significativamente diferentes entre las especies evaluadas. También resultaron relevantes los patrones de venación, el tipo de parénquima esponjoso, presencia o ausencia de hipodermis, criptas estomáticas y extensiones de la vaina. A nivel genérico los caracteres que permiten diferenciar a *Nahuatlea* de sus grupos hermanos fueron los radios bi o triseriados de la madera y el porcentaje de la pared de las fibras.

## Contribución de autores

LSG, TT, JLV y RRM concibieron y diseñaron el estudio. LSG y RRM realizaron el trabajo de campo y determinaron los ejemplares colectados. TT y LSG ejecutaron el trabajo de laboratorio. LSG realizó los análisis estadísticos. TT revisó los análisis estadísticos y en conjunto con LSG interpretaron los resultados. LSG escribió el manuscrito y elaboró las figuras en colaboración con TT, y JLV y RRM lo revisaron. Todos los autores contribuyeron a la discusión y aprobación del manuscrito final.

## Financiamiento

Este estudio fue apoyado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), a través de la beca otorgada por los estudios de Maestría a la primera autora (LSG-CONACyT-1084738), y por el Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica de la Universidad Nacional Autónoma de México (PAPIIT-UNAM) IN209519 otorgado a JLV. El trabajo de campo de RRM fue financiado con recursos propios y del SNI (75186).

## Agradecimientos

Se agradece al posgrado de Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México, por el apoyo recibido



durante los estudios de Maestría en Ciencias de la primera autora. A Luis Morales, por su valiosa ayuda en las colectas del material de campo y a Alicia Rojas por su ayuda en el trabajo del laboratorio. A Peter Gasson del Laboratorio Jodrell del Jardín Botánico Real, Kew, y a Stephen Harris del herbario de la Universidad de Oxford por haber revisado las preparaciones permanentes de *Gochnatia* y confirmar que corresponden a una especie de América del Sur. RRM agradece a Gloria Tavera y Wilmer Salazar de la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP), por su valioso apoyo durante el trabajo de campo realizado en la Reserva de la Biosfera Valle de Tehuacán-Cuicatlán y a Elihu Bautista del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C. (IPICYT), por la ayuda brindada con la recolecta de *Tehuasca magna* en San Luis Potosí. Finalmente se agradece a dos revisores anónimos y al equipo editorial, cuyos comentarios y sugerencias contribuyeron a mejorar el manuscrito.

## Literatura citada

- Aguilar-Rodríguez, S. y T. Terrazas. 2001. Anatomía de la madera de *Buddleja* L. (Buddlejaceae): análisis fenético. *Madera y Bosques* 7(2): 63-85. DOI: <https://doi.org/10.21829/myb.2001.721312>
- Anaya-Gutiérrez, E. J., J. Gutiérrez, M. A. Serrato-Cruz y M. Vázquez-Sánchez. 2022. Leaf anatomy of nine species of *Tagetes* L. (Tageteae: Asteraceae). *Botanical Sciences* 100(3): 667-684. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.2985>
- Anderson, L. C. y J. B. Creech. 1975. Comparative leaf anatomy of *Solidago* and related Asteraceae. *American Journal of Botany* 62(5): 486-493. DOI: <https://doi.org/10.2307/2441956>
- Andrés-Hernández, A. R. y T. Terrazas. 2006. Petiole and leaf anatomy of species of the genus *Rhus* s. str. (Anacardiaceae). *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 78: 95-106. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.1723>
- Andrés-Hernández, A. R., T. Terrazas, G. Salazar y H. Ochoterena. 2014. Phylogenetic analysis based on structural and combined analyses of *Rhus* s.s. (Anacardiaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 176(4): 452-468. DOI: <https://doi.org/10.1111/boj.12222>
- Bates, D., M. Mächler, B. Bolker y S. Walker. 2015. Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal Statistical Software* 67(1): 1-48. DOI: <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Breitwieser, I. 1993. Comparative leaf anatomy of New Zealand and Tasmanian Inuleae (Compositae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 111(2): 183-209. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1993.tb01898.x>
- Carbone, A. V., F. E. Fernández, M. P. Hernández, A. S. M. Martínez y A. M. Arambarri. 2021. Morpho-anatomical features of the leaves and stems of *Baccharis notoserigila* (Asteraceae) and their relationship with the environment and chemical control. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 56(4): 423-444. DOI: <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v56.n4.33519>
- Carlquist, S. 1957a. Leaf anatomy and ontogeny in *Argyroxiphium* y *Wilkesia* (Compositae). *American Journal of Botany* 44(8): 695-705. DOI: <https://doi.org/10.2307/2438636>
- Carlquist, S. 1957b. Wood Anatomy of Mutisieae (Compositae). *Tropical Woods* 106: 29-45.
- Carlquist, S. 1966. Wood Anatomy of Compositae: A summary, with comments on factors controlling wood evolution. *Aliso: A Journal of Systematic and Floristic Botany* 6(2): 25-44.
- Carlquist, S., T. D. Stuessy y E. Urtubey. 2022. Distinctive Wood anatomy of early-diverging Asteraceae: Barnadesioideae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 198(3): 259-284. DOI: <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boab056>
- Cervantes, A., T. Terrazas y H. M. Hernández. 2009. Foliar architecture and anatomy of *Bernardia* and other genera of Acalyphoideae (Euphorbiaceae). *Brittonia* 61: 375-391. DOI: <https://doi.org/10.1007/s12228-009-9084-x>
- Charrad, M., N. Ghazzali, V. Boiteau y A. Niknafs. 2014. NbClust: An R package for Determining the Relevant Number of Clusters in a Data Set. *Journal of Statistical Software* 61(6): 1-36. DOI: <https://doi.org/10.18637/jss.v061.i06>
- da Silva-Luz, C. L., J. R. Pirani, J. D. Mitchell, D. Daly, N. V. Capelli, D. Demarco, S. K. Pell y G. M. Plunkett. 2019. Phylogeny of *Schinus* L. (Anacardiaceae) with a new infrageneric classification and insights into evolution of spinescence and floral traits. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 133: 302-351. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.10.013>
- de la Rosa-Tilapa, A., M. Vázquez-Sánchez y T. Terrazas. 2018. Stem anatomy of *Turbinicarpus* s.l. (Cactaceae, Cactaceae) and its contribution to systematics. *Plant Biosystems-An international Journal Dealing with all Aspects of Plant*





- Biology 153(4): 600-609. DOI: <https://doi.org/10.1080/11263504.2018.1527791>
- Ellis, B., D. C. Daly, L. J. Hickey, J. D. Mitchell, K. R. Johnson, P. Wilf y S. L. Wing. 2009. Manual of leaf architecture. Cornell University Press. New York, USA. 190 pp.
- Fox, J. y S. Weisberg. 2019. An R companion to applied regression. SAGE publications. California, USA. 608 pp.
- Funk, V. A., G. Sancho y N. Roque. 2017. *Nahuatlea*: a new genus of Compositae (Gochnatieae) from North America. *PhytoKeys* 91: 105-124. DOI: <https://doi.org/10.3897/phytokeys.91.21340>
- Gratani, L. y L. Varone. 2004. Leaf key of *Erica arborea* L., *Erica multiflora* L. and *Rosmarinus officinalis* L. co-occurring in the Mediterranean maquis. *Flora* 199: 58-69. DOI: <https://doi.org/10.1078/0367-2530-00130>
- Hickey, L. J. y J. A. Wolfe. 1975. The bases of angiosperm phylogeny: Vegetative morphology. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 62(3): 538-589. DOI: <http://dx.doi.org/10.2307/2395267>
- Hothorn, T., F. Bretz y P. Westfall. 2008. Simultaneous Inference in General Parametric Models. *Biometrical Journal* 50(3): 346-363. DOI: <https://doi.org/10.1002/bimj.200810425>
- IAWA Committee. 1989. List of microscopic features for hardwood identification. *The International Association of Woods (IAWA) Bulletin new series* 10: 219-332.
- Image Pro-Plus. 2019. Image Pro-plus ver. 7.0. Media Cybernetics, Inc. Bethesda, USA.
- Kassambara, A. y F. Mundt. 2020. Factoextra: Extract and Visualize of Multivariate Data Analyses. R Package Ver. 1.0.7. <https://cran.r-project.org/web/packages/factoextra/index.html> (consultado febrero de 2023).
- King, R. M. y H. Robinson. 1970. The new synantherology. *Taxon* 19(1): 6-11. DOI: <https://doi.org/10.2307/1218310>
- Lapp, M., D. Jáuregui, P. Torrecilla y T. Ruiz-Zapata. 2013. Anatomía de la lámina foliar de diez especies de *Pentacalia* Cass. (Senecioneae-Asteraceae), presentes en Venezuela. *Ernstia* 23: 25-46.
- Lenth, R. V. 2016. Least-Squares Means: The R package lsmeans. *Journal of Statistical Software* 69(1): 1-33. DOI: <https://doi.org/10.18637/jss.v069.i01>
- León-H., W. J. y L. E. Gámez-A. 2018. Anatomía de la madera de ocho especies de *Pentacalia* (Asteraceae) en Venezuela. *Caldasia* 40(1): 41-53. DOI: <https://doi.org/10.15446/caldasia.v40n1.65722>
- Lusa, M. G., B. F. P. Loeuille, D. Ciccarelli y B. Appezzato-da-Glória. 2018. Evolution of Stem and Leaf Structural Diversity: a Case Study in Lychnophorinae (Asteraceae). *The Botanical Review* 84: 203-241. DOI: <https://doi.org/10.1007/s12229-017-9191-4>
- Martínez-Cabrera, D., T. Terrazas y H. Ochotorena. 2007. Leaf architecture of Hamelieae (Rubiaceae). *Feddes Reppertorium* 118(7-8): 286-310. DOI: <https://doi.org/10.1002/fedr.200711140>
- Martínez-Cabrera, D., T. Terrazas, H. Ochotorena y A. Torres-Montúfar. 2015. Madera y corteza de algunas Rubiaceae en México: similitud estructural. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 86(1): 59-71. DOI: <https://doi.org/10.7550/rmb.48489>
- Melo-de-Pinna, G. F. de A. 2004. Anatomía foliar de *Richterago Kuntze* (Mutisieae, Asteraceae). *Acta Botanica Brasilica* 18(3): 591-600. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0102-33062004000300017>
- Metcalfe, C. R. y L. Chalk. 1950. *Anatomy of the dicotyledons*, Vol. II. Clarendon Press. Oxford, UK. Pp. 782-804.
- Metcalfe, C. R. y L. Chalk. 1979. *Anatomy of the dicotyledons*. Oxford University Press. New York, USA. Pp. 190-215.
- Metcalfe, C. R. y L. Chalk. 1983. *Anatomy of the dicotyledons*. Oxford University Press. New York, USA. Pp. 782-798.
- Panero, J. L. 2019. Generic relationships in Gochnatioideae (Asteraceae) including *Tehuasca*, a new genus from northeastern Mexico. *Lundellia* 22(1): 1-10. DOI: <https://doi.org/10.25224/1097-993X-22.1.1>
- R Core Team. 2022. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/> (consultado febrero de 2023).
- Rabiae, G. T. y S. H. Elbadry. 2020. Morphological study of leaf architecture in three taxa of *Bellis* (Asteraceae) in Libya. *International Journal of Pharmacy & Life Sciences* 11(1): 6478-6481.
- Ramírez-Martínez, M., T. Terrazas, S. Aguilar-Rodríguez y J. G. Martínez-Ávalos. 2017. Anatomía de la madera de especies de la selva baja caducifolia de Tamaulipas, México. *Madera y Bosques* 23(2): 21-41. DOI: <https://doi.org/10.21829/myb.2017.2321126>





- Ravindranath, K. y J. A. Inamdar. 1985. Leaf architectural studies in the Asteraceae-II. Korean Journal of Botany 28(1): 57-67.
- Redonda-Martínez, R. 2018. Taxonomic revision of subtribe Leiboldiinae (Vernonieae: Asteraceae). Systematic Botany 43(1): 344-363. DOI: <https://doi.org/10.1600/036364418X696996>
- Rivera, P., J. L. Villaseñor y T. Terrazas. 2017. Meso- or xeromorphic? Foliar characters of Asteraceae in a xeric scrub of Mexico. Botanical Studies 58: 12. DOI: <https://doi.org/10.1186/s40529-017-0166-x>
- Rivera, P., T. Terrazas, A. Rojas-Leal y J. L. Villaseñor. 2019. Leaf architecture and anatomy of Asteraceae species in a xerophytic scrub in Mexico City, Mexico. Acta Botanica Mexicana 126: e1515. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm126.2019.1515>
- Rojas-Leal, A., T. Terrazas y J. L. Villaseñor. 2018. Foliar architecture of some members of the tribe Senecioneae (Asteraceae) with a key for identification of the Mexican genera. Phytotaxa 364(2): 136-156. DOI: <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.364.2.2>
- Rossatto, D. R. y R. M. Kolb. 2012. Structural and functional leaf traits of two *Gochnatia* species from distinct growth forms in a sclerophyll forest site in Southeastern Brazil. Acta Botanica Brasilica 26(4): 849-856. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0102-33062012000400014>
- Rotondi, A., F. Rossi, C. Asunis y C. Cesaraccio. 2003. Leaf xeromorphic adaptations of some plants of a coastal Mediterranean macchia ecosystem. Journal of Mediterranean Ecology 4(3-4): 25-35.
- Ruiz, A. I., M. E. Guantay, M. I. Mercado y G. I. Ponessa. 2014. *Cnicothamnus lorentzii* (Asteraceae): morfoanatomía y arquitectura foliar. Lilloa 51(2): 226-235.
- Ruiz-Valencia, J. A., M. Vázquez-Sánchez, M. Burgos-Hernández, J. Gutiérrez y T. Terrazas. 2021. Anatomía de la madera de especies de *Forestiera* (Oleaceae) en México. Acta Botanica Mexicana 128: e1924. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm128.2021.1924>
- Ruzin, E. S. 1999. Plant microtechnique and microscopy. Oxford University Press. New York, USA. Pp. 57-60.
- Solano, E., T. Terrazas, J. Reyes-Rivera y H. Serrano-Casas. 2017. Anatomía comparativa de raíz, tallo, hoja y base del pedúnculo de *Manfreda* (Asparagaceae: Agavoideae). Revista Mexicana de Biodiversidad 88(4): 899-911. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2017.10.019>
- Terrazas, T. y T. Wendt. 1995. Systematic wood anatomy of the genus *Tapiria* Aublet (Anacardiaceae): a numerical approach. Brittonia 47: 109-129. DOI: <https://doi.org/10.2307/2806951>
- Thiers, B. 2023. Index Herbariorum: a global directory of public herbaria and associated staff. <http://sweetgum.nybg.org/ih/> (consultado marzo de 2023).
- Velázquez, D. V. 2018. Descripción anatómica de la madera de cuatro arbustos de la Sierra del Tentzo. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias Biológicas, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. Puebla, México. 40 pp.

