



BENEMÉRITA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE PUEBLA

---

---

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

**ARQUITECTURA FOLIAR DEL GÉNERO *Cnidoscolus* POHL  
(EUPHORBIACEAE).**

TESIS QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE  
LICENCIADO (A) EN BIOLOGÍA

PRESENTA:

IRIS DE PALOMA SOLANO DOMÍNGUEZ

DIRECTORA:

DRA. AGUSTINA ROSA ANDRÉS HERNÁNDEZ

PUEBLA, PUE. NOVIEMBRE 2022



Facultad de Ciencias Biológicas  
BUAP

## *AGRADECIMIENTOS*

*A la Benemérita Universidad de Autónoma de Puebla, por permitirme ser parte de esta institución.*

*A la Facultad de Ciencias Biológicas por abrirme sus puertas y brindarme un espacio para crecer, no sólo académicamente, sino también de manera personal.*

*A todos los docentes que a lo largo de toda la carrera me brindaron sus conocimientos y pusieron a mi alcance las herramientas que necesité para mi aprendizaje.*

*A la Dra. Agustina Rosa Andrés Hernández por permitirme realizar bajo su dirección la tesis presente, ya que sin su conocimiento, experiencia, apoyo, paciencia y sabiduría, este trabajo no hubiera sido posible.*

## DEDICATORIA

*A mi madre, por su amor y apoyo incondicional, por su esfuerzo y dedicación. Gracias por ser un gran ejemplo de vida, por creer en mí y por impulsarme a ser siempre mejor de lo que soy.*

*A mi papá, por estar siempre presente, por cuidarme, enseñarme y apoyarme no sólo en mi proceso académico sino desde siempre. Ha sido un pilar en mi desarrollo personal y se ha convertido en un ser digno de admiración y respeto.*

*A mi tía Verónica, por ser ese gran apoyo emocional cuando más lo necesitaba, por ayudarme económicamente y contribuir enormemente a mi formación, ya que sin ella nada habría sido posible. Le agradezco infinitamente su paciencia y sus horas de charla que me impulsaron a seguir adelante.*

*A Ray, por estar junto a mí, no solo en los buenos momentos sino también en los malos y en los peores, por escucharme y animarme a sacar lo mejor de mí. Gracias por tu invaluable compañía, palabras de aliento y apoyo incondicional.*

*A todas las personas que he conocido a lo largo de mi vida y que de alguna manera, ya sea con una charla, una experiencia o un consejo han participado en la construcción de la persona que soy.*

## CONTENIDO

Índice de figuras .....	5
Resumen .....	6
Abstract .....	8
1. Introducción .....	10
1.1. Taxonomía del género <i>Cnidoscolus</i> .....	12
2. Antecedentes .....	14
3. Justificación .....	21
4. Hipótesis .....	22
5. Objetivos .....	22
5.1. Objetivo general .....	22
5.2. Objetivos particulares .....	22
6. Materiales y métodos .....	23
7. Resultados .....	25
7.1. Descripción general de la arquitectura foliar .....	25
7.2. Descripción de arquitectura foliar por especie .....	35
7.2.1. <i>Cnidoscolus aconitifolius</i> .....	35
7.2.2. <i>Cnidoscolus albibracteatus</i> .....	36
7.2.3. <i>Cnidoscolus albidus</i> .....	36
7.2.4. <i>Cnidoscolus egregius</i> .....	37

7.2.5. <i>Cnidoscolus tehuacanensis</i> .....	37
7.2.6. <i>Cnidoscolus angustidens</i> .....	38
7.2.7. <i>Cnidoscolus rostratus</i> .....	39
7.2.8. <i>Cnidoscolus multilobus</i> .....	39
8. Discusión.....	43
9. Conclusiones.....	48
10. Bibliografía .....	49
11. Apéndice 1. ....	56
12. Apéndice 2. ....	60

## ÍNDICE DE FIGURAS

Figuras 1-4. Forma de la hoja, número de venas primarias, número de lóbulos, forma de la base y tipo de margen. ....	27
Figuras 5-8. Terminación apical de los dientes y curso de su vena principal. ....	28
Figuras 9-15. Formas y ápices de lóbulos de <i>Cnidoscolus</i> . ....	29
Figuras 16-20. Tipos de traqueoblastos y drusas.....	31
Figuras 21-24. Desarrollo y forma de areolas y última vena marginal.....	32
Figuras 25-29. Tipos de tricomas.....	34

## RESUMEN

El género *Cnidoscolus* pertenece a la familia Euphorbiaceae y se encuentra dentro de la subfamilia Crotonoideae, en la tribu Manihoteae. Es un género endémico de América y cuenta con 99 especies conocidas, las cuales se distribuyen desde el sur de los Estados Unidos hasta el norte de Argentina, concentrándose en zonas como América Intraístmica y el NE de Brasil, las Grandes Antillas y los valles de los Andes. Se han realizado pocos trabajos acerca de la arquitectura foliar del género, salvo algunos que mencionan a *C. monicanus*, *C. angustidens* y *C. aconitifolius*; y debido a que la arquitectura foliar es importante para determinar relaciones filogenéticas en grupos taxonómicos, en este trabajo se describen las características arquitectónicas de ocho especies del género con el fin de apoyar los grupos infragenéricos de *Cnidoscolus*. Las especies revisadas fueron *C. aconitifolius*, *C. albibracteatus*, *C. albidus*, *C. egregius*, *C. tehuacanensis*, *C. angustidens*, *C. rostratus* y *C. multilobus*; y fueron ejemplares solicitados al Herbario Nacional de México (MEXU). A las muestras se les realizó la técnica de aclarado de hojas que permitió la observación de sus características, fueron un total de 30 caracteres entre los que se encuentran la forma de la hoja, tipo de venación primaria, secundaria y terciaria, tipo de margen, forma de lóbulos, tipos de vénulas, tipo de traqueoblastos y presencia de tricomas y drusas. Los resultados de la revisión de las hojas mostraron que las especies del género *Cnidoscolus* poseen una arquitectura foliar muy variada, no sólo entre especies, sino también entre ejemplares de las mismas. Sin embargo, se encontraron caracteres que comparten todas las especies revisadas, como la venación primaria actinódroma, la vena principal del diente con curso central, la base del seno entre lóbulos no

expandido, las areolas con desarrollo incompleto, así como la forma irregular de éstas y la presencia de drusas. Al comparar el resto de los caracteres, vemos que hay especies que comparten más caracteres que otros, como es el caso de *C. tehuacanensis* y *C. angustidens*, ambas con hojas palmatífidas, hojas de tres lóbulos casi siempre con base cordada, con vénulas simples, ramificadas y múltiples, y ambas sólo con tricomas de tipo dos únicamente en el margen y a lo largo de las venas. El presente trabajo aportó nueva información acerca de las características foliares de las especies revisadas que no habían sido descritas anteriormente, o al menos no más allá de caracteres como las dimensiones de las hojas o el número de lóbulos, este trabajo proporciona información valiosa para mejorar y completar las escasas descripciones que ya existen, así como puede servir de base para futuras investigaciones que tengan como fin mejorar la agrupación infragenérica o resolver problemas de carácter taxonómico.

## ABSTRACT

The genus *Cnidoscolus* belongs to the Euphorbiaceae family and is found within the Crotonoideae subfamily, in the Manihoteae tribe. It is an endemic genus of America and has 99 known species, which are distributed from the south of the United States to the north of Argentina, concentrating in areas such as Intra-Isthmic America and the Northeast of Brazil, the Greater Antilles and the Andean valleys. Few studies have been carried out on the leaf architecture of the genus, except for some that mention *C. monicanus*, *C. angustidens* and *C. aconitifolius*, and because leaf architecture is important to determinate phylogenetic relationships in taxonomic groups, this work describes the architectural features of eight species of the genus in order to support the infrageneric groups of *Cnidoscolus*. The reviewed species were *C. aconitifolius*, *C. albibracteatus*, *C. albidus*, *C. albidus*, *C. egregious*, *C. tehuacanensis*, *C. angustidens*, *C. rostratus* and *C. multilobus*, and they were specimens requested from the National Herbarium of Mexico (MEXU). The samples were subjected to the technique of clarification of leaves that allowed the observation of their characteristics, they were a total of 30 characters among which are the shape of the leaf, type of primary, secondary and tertiary venation, type of margin, shape of lobes, types of venules and tracheoblasts and presence of trichomes and druses. The review of the leaves showed that the species of the genus *Cnidoscolus* have a varied leaf architecture, not only among species, but also among specimens of the same species. However, characters shared by all the reviewed species were found, such as actinodromous primary venation, the main vein of the tooth with a central course, base of the sinus between the lobes not expanded, areoles with incomplete development, as well as their irregular

shape and the presence of druses. When comparing the rest of the characters, we see species that share more characters than others, as in the case of *C. tehuacanensis* and *C. angustidens*, both with palm leaves with three lobes, almost always with a cordate base, with simple, forked and multiple veins, and only with type two trichomes only on the margin and along the veins. This work provided new information about the foliar characteristics of the revised species that had not been previously described, or at least not beyond characteristics such as the dimensions of the leaves or the number of lobes, it also provides valuable information to improve and complete the scarce descriptions that already exist, as well as can serve as a basis for future research that aims to improve the infrageneric grouping or solve problems of a taxonomic nature.

## 1. INTRODUCCIÓN

*Cnidoscolus* Pohl es un género endémico de América que se extiende desde el Sur de los Estados Unidos hasta el Norte de Argentina. Como zonas especialmente ricas en especies, destacan América Intraístmica y NE de Brasil (Caatinga, principalmente Bahía y Minas Gerais). Como zonas también muy ricas en especies, destacan las Grandes Antillas y los valles interiores y secos de los Andes (Ecuador y Perú), y los cerrados de Brasil y Paraguay (Fernández-Casas 2017). Las especies mexicanas se encuentran principalmente en áreas áridas, especialmente en bosques tropicales caducifolios y matorrales desérticos, pero también en hábitats más húmedos como la selva tropical, por ejemplo, *C. aconitifolius* I.M.Johnst., *C. multilobus* (Pax) I.M.Johnst., *C. souzae* McVaugh, y *C. tubulosus* I.M.Johnst. La mayoría de las especies se encuentran en hábitats con sustratos de alta luz, rocosos y algunas especies mexicanas prefieren sitios altamente perturbados (Breckon 1975).

El género *Cnidoscolus* pertenece a la familia Euphorbiaceae y se encuentra dentro de la subfamilia Crotonoideae, en la tribu Manihoteae (Martínez-Gordillo *et al.* 2002). Anteriormente el género contaba con 97 especies aceptadas (Maya-Lastra & Steinmann 2018). Sin embargo, un año más tarde, los mismos autores describieron dos nuevas especies, las cuales añadieron en la sección *Calyptrosolen*, éstas especies fueron *Cnidoscolus eglandulatus* Maya-Lastra & V.W. Steinm. y *Cnidoscolus infernidialis* Maya-Lastra & V.W.Steinman, por lo que actualmente se conocen 99 especies para el género (Maya-Lastra & Steinmann 2019a).

El género *Cnidoscolus* resulta interesante debido a que sus especies poseen tricomas altamente urticantes que pueden llegar a medir hasta 1.3 cm y látex lechoso,

características que podrían actuar como mecanismos defensivos gracias a que producen una fuerte irritación; además, en este género se registran especies con diferentes formas de crecimiento (arbóreas, arbustivas y herbáceas) (Scheman & Conde 2001, Noguera *et al.* 2002, Fernández-Casas 2008). Los tricomas urticantes consisten en una célula punzante hipodérmica cónica simple que tiene una base bulbosa (Fu *et al.* 2007) que contiene productos químicos irritantes como serotonina (Lookadoo & Pollard 1991).

Pueden ser arbustos, herbáceas o árboles, monoicos. Tiene hojas alternas, simples, con venas palmadas y palmeadas profundamente lobuladas, estipuladas. Pecíolos glandulares en la unión con la hoja. Inflorescencias axilares o terminales en cimas, flores estaminadas hacia el exterior de la cima; cáliz de 5 lóbulos, en forma de pétalo, blanco; pétalos 0; disco en forma de anillo; estambres 8-10 en dos verticilos, el exterior libre y el interno connado o todos connados; los estaminodios a veces se originan en el vértice de la columna estaminal. Las flores pistiladas hacia el centro de la cima; sépalos 5, separados, parecidos a pétalos, blancos, que caen poco después de la floración; pétalos 0; disco en forma de anillo, a veces con estaminodios; pistilo con 3 carpelos, el ovario 3 locular, los estilos se ramifican dicotómicamente varias veces. La fruta es una cápsula con 3 lóculos, dividiéndose cada segmento y cayendo de la columela persistente. El fruto es septicida desde la base hacia el ápice y loculicida desde el ápice hacia la base. 1 semilla por carpelo, caruncular (McVaugh 1944, Levin 1995, Fernández-Casas 2017).

### 1.1. Taxonomía del género *Cnidoscolus*

Este género fue propuesto para incluir especies que presentaban apenas un verticilo en el perianto y tricomas urticantes (Pohl 1827). Sin embargo, *Cnidoscolus* no fue aceptado por botánicos posteriores como Müller (1865) y Pax & Hoffmann (1914), entre otros, que preferían tratarlo como sección o subgénero de *Jatropha*, después de los trabajos de Pax & Hoffmann (1931), que revalidaron la mayoría de las especies, *Cnidoscolus* pasó a ser reconocido.

Se observó en *Cnidoscolus* la presencia de una sola envoltura floral y tricomas urticantes, así como glándulas peciolares y estilos multífidos y filiformes, así como la ausencia de estas características en *Jatropha*, que tiene dos envolturas florales, sin tricomas, sin glándulas peciolares y con estilo bífido (McVaugh 1944).

La primera contribución para el entendimiento de las relaciones interespecíficas en *Cnidoscolus* fue dada por Müller (1865) que, tratando este taxón como una sección de *Jatropha* L., reconoció dos subsecciones, diferenciadas por el grado de unión del perianto de las flores pistiladas: *Cnidoscolus* (perianto con segmentos libres) y *Calyptosolen* (perianto con segmentos concéntricos en tubo). Luego, se elevó a la sección *Cnidoscolus* a la categoría de subgénero (*Jatropha* subgen. *Cnidoscolus*), adoptando un número mayor de características, como el número y disposición de estambres y verticilos estaminales y la forma de la hoja, para subdividirla en seis secciones: *Vitifoliae*, *Hamosae*, *Jussieuia*, *Calyptosolen*, *Oligandrae* y *Platyandrae* (Pax 1910). La última clasificación infragenérica para *Cnidoscolus* fue elaborada por McVaugh (1944), consideró cinco secciones (*Calyptosolen*, *Jussieuia*, *Cnidoscolus*, *Vitifoliae* y *Platyandrae*) admitiendo, además de las características utilizadas por los

autores anteriores, la presencia o ausencia y morfología de las glándulas peciolares como importantes elementos para diferenciar algunas de ellas. Maya-Lastra & Steinmann (2019a) mencionan seis secciones para el género que son *Calyptrosolen*, *Acrandrae*, *Jussieuia*, *Oligandrae*, *Cnidoscolus* y *Vitifoliae*, que se caracterizan principalmente por las características de las glándulas peciolares y la cantidad de espirales estaminales. Sin embargo, en otro trabajo del mismo año en donde realizan un estudio filogenético y una clasificación de *Cnidoscolus* usando marcadores nucleares y cloroplastos, proponen una clasificación infragenérica actualizada y reconocen ocho secciones que son las seis antes mencionadas y añadiendo a las secciones *Platyandrae* y *Graminifolius*; y dos subsecciones que son *Cnidoscolus* y *Phyllacanthae* dentro de la sección *Cnidoscolus* (Maya-Lastra & Steinmann 2019b).

Los trabajos que se han realizado acerca de la arquitectura foliar del género son prácticamente nulos, salvo algunos que describen a *Cnidoscolus monicanus* J.A.Lomelí, Sahagún & V. W. Steinm., *C. angustidens* Torr. y *C. aconitifolius* (Breckon 1975, Levin 1995, Lomelí-Sención *et al.* 2009). Debido a la carencia de estudios acerca de la arquitectura foliar de *Cnidoscolus* y también a que ésta es importante para determinar las relaciones filogenéticas de los grupos taxonómicos, en este trabajo se pretende describir la arquitectura foliar de varias especies del género *Cnidoscolus* con el fin de apoyar su agrupación infragenérica.

## 2. ANTECEDENTES

La familia Euphorbiaceae presenta cinco subfamilias, 49 tribus, 317 géneros (Webster 1994a) y cerca de 8100 especies (Mabberley 1997) distribuidas en todo el mundo, con excepción de las zonas polares, estando mejor representadas en las regiones tropicales y subtropicales; y es una de las familias más diversas entre las angiospermas, después de Orchidaceae, Compositae, Leguminosae, Graminae, y Rubiaceae (Radcliffe-Smith 1987). Webster (1994a) dividió a la familia en las subfamilias: Phyllanthoideae, Oldfieldioideae, Acalyphoideae, Crotonoideae y Euphorbioideae, las dos primeras con dos óvulos por lóculo (condición plesiomórfica) mientras que las tres últimas sólo tienen un óvulo (condición apomórfica).

La familia Euphorbiaceae es sumamente importante, ya que muchos de sus miembros se cultivan para su uso medicinal, industrial, alimenticio y ornamental. Entre las más valiosas están *Manihot esculenta* Crantz, una de las plantas alimenticias más importantes a nivel mundial, *Euphorbia pulcherrima* Willd. ex Klotzsch, especie ampliamente cultivada como ornamental y *Hevea brasiliensis* (Willd. ex A. Juss.) Müll. Arg., la fuente principal del hule natural (Steinmann 2002). Algunas euforbiáceas incluso son tóxicas, tanto para el ser humano como para los animales; otras producen reacciones alérgicas, algunas son forrajeras y otras industriales de importancia como *Ricinus communis* L., *Hevea brasiliensis* y *Aleurites fordii* Hemsl. (Steibel 1995).

En México se han encontrado 50 géneros y 826 especies; de las cuales 55.52 % son endémicas. Estos números ubican a Euphorbiaceae como la sexta familia en importancia nacional, atendiendo al número de especies y la cuarta en porcentaje de

endemismos, luego de Cactaceae (72 %), Rubiaceae (69 %) y Compositae (66 %) (Martínez-Gordillo *et al.* 2002).

La variación morfológica en la familia es enorme, lo que dificulta su caracterización. Sin embargo, la mayoría de las especies se reconocen por sus flores unisexuales, frecuentemente pequeñas, la presencia de un disco floral, un ovario súpero con 3 lóculos, los lóculos con 1 ó 2 óvulos, y frutos típicamente esquizocárpicos capsulares con mericarpos elásticamente dehiscentes. Además, muchas especies tienen látex, hojas con estípulas y varias formas de glándulas (Steinmann 2002).

Pueden ser hierbas arbustos o árboles con hojas opuestas o alternas (a veces verticiladas), pecioladas o sésiles, simples; enteras o diversamente partidas o lobuladas, estípulas membranosas glandulares o ausentes; frecuentemente con nectarios extraflorales y látex. Tienen flores diclinas, actinomorfas o zigomorfas, aperiantadas (en *Euphorbia* L. el perianto generalmente está ausente) o periantadas, con nectarios florales o sin ellos (*Euphorbia*, *Acalypha* L. y *Ricinus* L.). Flores estaminadas con corola (*Croton* L., *Aonikena* Speg. y *Argythamnia* P. Browne) o más frecuentemente apétalas, con androceo de 1 a 10 estambres libres o connados, monadelfos o poliadelfos (*Ricinus*) y anteras ditécicas de dehiscencia longitudinal. Flores pistiladas con corola (*Croton* y *Argythamnia*) o más frecuentemente apétalas, con ovario sésil o pedicelado, glabro o piloso, 3-carpelar, 3-ocular, con 1 ó 2 óvulos epítropos de placentación axilar; con tres estilos libres o soldados en la base y generalmente partidos en el ápice. Fruto generalmente una cápsula tricoca de maricarpos caducos, dehiscentes y bivalvos; con dehiscencia elástica. Semillas endospermadas, frecuentemente con carúncula, con episperma liso o esculturado. Inflorescencias racemosas con las flores estaminadas en el ápice y las pistiladas en la

base o un ciatio (*Euphorbia*) o flores solitarias opuestas a las hojas (*Phyllanthus* L.) (Steibel 1995).

Müller(1866) proporcionó la primera clasificación detallada de la familia en subfamilias, tribus y subtribus. La originalidad de Müller es sorprendente en comparación con el sistema anterior de Baillon (1858), que fue poco informativo sobre las relaciones, y el posterior de Bentham (1880), quien aceptó el marco general de Müller con relativamente excepciones menores. En 1975 Webster hizo una clasificación donde agrupaba a los 300 géneros de Euphorbiaceae en cinco subfamilias y 52 tribus, con varias de las tribus divididas en subtribus y durante un congreso en Berlín en 1987 proporcionó algunos árboles genealógicos contruidos informalmente que reflejaban la evolución de los caracteres y los usó como base para un modelo esquemático de la historia biogeográfica y evolutiva de las subfamilias y tribus (webster 1994b).

El término arquitectura foliar se ha utilizado para denotar la colocación y la forma de aquellos elementos que constituyen la expresión externa de la estructura de la hoja, como la forma de la hoja, el patrón de venación, la configuración del margen y la posición de la glándula (Hickey 1979). En las Euphorbiaceae estos atributos se han utilizado para erigir hipótesis filogenéticas (Levin 1986). Además, desde el siglo XIX, los caracteres anatómicos, especialmente los de los laticíferos (Pax 1884, Webster 1994c), así como la madera (Mennega 1987, Hayden 1994) y las hojas (Hussin *et al.* 1996), han proporcionado información valiosa para la taxonomía de Euphorbiaceae. La investigación sobre morfología y anatomía foliar ha demostrado que son útiles para determinar las relaciones taxonómicas. Las hojas son entre los órganos de la planta comúnmente fosilizados y los patrones de venación son potencialmente útiles para la identificación taxonómica (Dames 1973).

Hickey (1973), Dilcher (1974), Melville (1976) y Klucking (1995) proporcionaron sistemas de clasificación de características arquitectónicas y epidérmicas para la interpretación de caracteres de angiospermas fósiles y existentes.

Una importante contribución de los caracteres foliares dentro de Euphorbiaceae, es la que hizo Levin (1986) para identificar sinapomorfías en la subfamilia Phyllanthoideae, su análisis cladístico de la subfamilia estuvo basada en 43 caracteres de las hojas, sus resultados verifican el valor sistemático de los caracteres foliares. Sin embargo, las tasas de homoplasia encontradas en este estudio son más altas que en la mayoría de los análisis cladísticos, lo que posiblemente indica que muchos caracteres foliares son de mayor valor en los niveles taxonómicos más bajos. Los caracteres relativamente conservadores incluyen el tamaño del bucle de la última vena marginal, el patrón de la vena terciaria, el desarrollo de la areola, el tipo de tricoma unicelular y las células epidérmicas de taninos.

Entre otros trabajos de arquitectura foliar en la familia Euphorbiaceae destaca el de Cervantes *et al.* (2009), donde hace una revisión de 30 caracteres foliares de arquitectura y anatomía foliar de las especies del género *Bernardia* Hout. Ex P. Browne y otros géneros relacionados de la subfamilia Acalyphoideae. Entre todos los caracteres descritos, algunos como el sistema de venación, el arreglo de las venas secundarias y terciarias, la presencia o ausencia de venas agróficas, el tipo de areolas, el tipo de tricomas, la ubicación de los estomas y el tipo de cristales, fueron consistentes y permitieron la caracterización de cada género.

También se han revisado algunos caracteres foliares del género *Jatropha* donde destaca la lámina simple, orbicular, lobulada, base cordada o truncada y ápice

acuminado o agudo, así como emergencias glandulares y tricomas uniseriados en el margen de la hoja (Malbrán- Barros 2018).

Para el género *Cnidoscolus*, se tiene una mención de arquitectura foliar para *Cnidoscolus aconitifolius*, se menciona que las láminas son cartáceas o más o menos suculentas, palmadas de 3 a 9 lóbulos con 7 o 9 venas primarias, los dos pares basales típicamente se fusionan para formar una vía alrededor del seno basal, extendiéndose hasta ascender; la superficie adaxial de la hoja va de verde a verde oscuro, ocasionalmente con un brillo azulado, típicamente glabra, excepto en el centro, allí apresurada a pubescente (rara vez toda la superficie con tricomas suaves, gris plateado); tricomas urticantes ausentes a abundantes, típicamente en las venas primarias, ocasionalmente en las venas secundarias y terciarias. Superficie de la hoja abaxial más pálida que la adaxial, típicamente glabra, excepto en las axilas basales de las venas primarias, allí hay tricomas plateados, que a veces faltan, (rara vez la superficie pubescente por los tricomas grises y erectos); tricomas urticantes ausentes a abundantes, típicamente pocos en número y dispersos en las venas primarias (Breckon 1975).

Se ha descrito a la especie *Cnidoscolus angustidens* como una planta con hojas redondas, de 8 a 15 cm de diámetro, de tres a cinco lóbulos, pubescentes cuando las hojas son jóvenes, base cordada, margen dentado margen inciso-dentado con dientes aristados 1-2.5 cm de largo, escasamente ciliados; pecíolos de 2-10 cm de largo, con dos glándulas amarillentas grandes en el ápice y estípulas de 5-6 mm de largo, profundamente lobuladas (Levin 1995).

En *Cnidoscolus monicanus* se menciona que la lámina es palmatipartida a palmatisecta, con 5 a 7 lóbulos y 7 a 9 venas primarias palmeadas amarillentas, (16)20-

41(-60) x (25-)36-67(-75)cm, los lóbulos caudados en el ápice, los lóbulos apicales espatulados a obovados, 15-24 cm de largo, 2.8-7.2 cm de ancho en la base, y 7-13 cm de ancho en el punto más ancho, el ápice 2.6-4 cm, lóbulos laterales distales espatulados a obovados, 16 -25 x 6.5-7 cm, lóbulos laterales proximales obovados a oblanceolados, 12-20 cm, base cordada, glabra o con algunos pelos urticantes, el seno basal de 3-3.5 cm de profundidad, margen entero excepto 0 a 3(6) dientes oscuros a raramente caudados distribuidos entre los lóbulos, superficie adaxial de la hoja hirtelosa, ligeramente punzante, superficie foliar abaxial hirsuta (Lomelí-Senci3n *et al.* 2009).

Maya-Lastra & Steinmann (2019a) describieron algunos caracteres de las hojas de las dos nuevas especies, para *Cnidoscolus eglandulatus* mencionan que tienen hojas suaves coriáceas; estípulas caducas de 1-3 mm, deltoides, peciolo aplanado adaxialmente 7,5-13 cm, tomentulosa, con tricomas punzantes dispersos y glándulas ausentes, hoja palmatisecta, 10-15 cm x 15-20 cm, con 3 (-5) l3bulos, base cordada, seno basal de 4-5 cm de profundidad, margen entero o ligeramente dentado con dientes cortos no acuminados, abaxial tomentulosa superficial (ambas venas y lámina), el tomento marr3n oscuro, superficie adaxial ligeramente puberulenta, tricomas punzantes en las venas principales, l3bulos laterales proximales ovados, 6-8 cm, raramente divididos, base del seno entre l3bulos expandido, ápice corto caudado, l3bulo apical elíptico, 8-12,5 cm x 3-5 cm en la base, 6-8 cm de ancho en el punto más ancho, ápice caudado. Para la especie *Cnidoscolus infernidialis* mencionan hojas cartáceas, palmatisecto, 8-9 (-18) cm x 9-14 (24)cm, con 5 l3bulos, base cordada, seno basal de 1-2.5 cm de profundidad, margen dentado, ambas superficies glabras en hojas maduras, l3bulos laterales proximales ovados de 3-8 cm, a veces ligeramente

divididos en dos partes y dando a la lámina una apariencia de 7 lóbulos, ápice caudado, base del seno entre lóbulos no expandido, el lóbulo apical espatulado 5-11 cm x 2-4 cm en la base, 4-7 cm de ancho en el punto más ancho (generalmente el doble que la base) y con ápice caudado. Los mismos autores aportan también una clave para ayudar a la identificación de las especies de *Cnidoscolus* presentes en México, entre éstas mencionan algunos caracteres generales de las hojas, como en el caso de *C. texanus* Small que presenta manchas blancas en la base de los tricomas urticantes (jaspeadas) y un margen fuertemente dentado, a diferencia de *C. urens* (L.) Arthur que no presenta estas manchas y tiene margen entero; en las especies *C. palmeri* Rose, *C. egregius* Breckon ex Fern. Casas y *C. shrevei* I.M. Jhonst, las hojas maduras miden 6 centímetros o menos, las hojas de *C. palmeri* tienen un margen ondulado y ápices no lobulados, si las hojas tienen un margen inciso-dentado y ápice ligeramente trilobulado puede ser *C. egregius* si las hojas son jaspeadas o *C. shrevei* si no lo son.

Se mencionan también algunos caracteres de las hojas de *Cnidoscolus albibracteatius* Fern. Casas & J. M. Pizarro. Los pecíolos miden 7 y 14 cm de largo por 2 mm de ancho, estimulados, por lo demás glabros, sin otro tipo de tricomas que las cerdas urticantes, limbo de contorno suborbicular, profundamente cordado, de modo tal que el pedúnculo se insiere casi en el centro del círculo perimetral, y los dos lóbulos basales se traslapan ampliamente uno sobre otro de modo tal que deja luz (hueco) sólo junto al pecíolo; con toda probabilidad, la hoja en vivo dispone el plano del limbo perpendicular al pecíolo y parecerá como si fuese peltada. En el contorno del limbo se insinúan cinco lobos amplios, pero sólo el central se encuentra delimitado por escotaduras (senos) estrechas que sobrepasan en profundidad la mitad del radio. Lóbulo medio de forma

entre orbicular y obtrulada, irregularmente dentado o bien dentado lobulado; los dientes deltoides, largamente mucronados. Nerviacion principal palmada, con siete nervios, los dos laterales algo mas débiles que los cinco centrales. Nervios en resalto por el envés, de sección semicircular, poco marcados por la faz. La base del limbo, por tener lo lóbulos laterales imbricados, deja tan solo una luz estrechamente oblongada con su parte ancha hacia el centro (Fernández-Casas & Pizarro-Domínguez 2004).

### 3. JUSTIFICACIÓN

Los estudios sobre morfología han demostrado que son importantes para realizar trabajos sistemáticos porque ayudan a determinar las relaciones taxonómicas de los grupos de plantas. Para el género *Cnidoscolus*, los trabajos sobre arquitectura foliar son prácticamente nulos y las pocas descripciones que hay no han sido utilizadas o no han contribuido de manera significativa en la sistemática del grupo. Debido a esto, en este trabajo se pretende reunir todas las características morfológicas posibles de la hoja que contribuyan a la sistemática del género y puedan apoyar la clasificación infragenérica de *Cnidoscolus*.

#### 4. HIPÓTESIS

Debido a que las características foliares han permitido diferenciar y clasificar a las especies vegetales, la arquitectura foliar de las especies aquí descritas proporcionará las diferencias y similitudes suficientes para apoyar los grupos infragenéricos de *Cnidoscolus*.

#### 5. OBJETIVOS

##### 5.1. Objetivo general

Describir y analizar los caracteres de la arquitectura foliar de ocho especies del género *Cnidoscolus* (Euphorbiaceae).

##### 5.2. Objetivos particulares

1. Describir la arquitectura foliar del género *Cnidoscolus*.
2. Reconocer los caracteres de arquitectura foliar que apoyen a la agrupación infragenérica para el género *Cnidoscolus*.

## 6. MATERIALES Y MÉTODOS

### *Trabajo de herbario.*

Se llevó a cabo una visita al herbario MEXU para hacer la revisión de las especies de *Cnidoscolus* y reconocer las especies que tienen distribución en México (ver apéndices 1 y 2). Así como, la extracción de las muestras para el trabajo de diafanización.

En este trabajo se describió la arquitectura foliar de ocho especies de *Cnidoscolus*, con 1 a 18 ejemplares por especie. Estos ejemplares son muestras de hojas laterales solicitadas al Herbario Nacional de México (MEXU). Las especies extraídas del herbario son: *Cnidoscolus aconitifolius*, *C. albibracteatus*, *C. albidus* Lundell, *C. egregius*, *C. tehuacanensis* Breckon, *C. angustidens*, *C. rostratus* Lundell y *C. multilobus*. Antes de realizar la técnica de aclarado se retiraron los tricomas de una parte de las muestras con ayuda de un cepillo con cerdas suaves para facilitar la observación de caracteres bajo el microscopio. La técnica de aclarado de hojas fue la propuesta por Ruzin (1999), que permitió la observación de las características de las hojas sin dañar el material.

### *Técnica de Diafanización de las hojas*

Las hojas se hidrataron y aclararon con NaOH al 5%, posteriormente las muestras siguieron su aclaración en una solución de cloro al 50% durante 20 minutos, o hasta que fueron completamente blancas. Se deshidrataron en alcoholes graduales al 50%, 70% y 96% durante 24 horas cada vez. Se colocaron en una solución aclaradora de BB-4<sup>1/2</sup>. Las muestras se tiñeron con safranina alcohólica por 24 horas. Se eliminó el exceso de colorante y se montaron en resina sintética.

Todas las muestras se observaron al microscopio óptico y estereoscópico donde se registraron las características microscópicas y macroscópicas. En el microscopio estereoscópico se observaron caracteres como el tipo de venación primaria, el número de venas primarias, el tipo de venación secundaria y la presencia de venas intersecundarias; con el microscopio óptico se observaron los patrones altos de venación, características epidérmicas como los tricomas, forma y desarrollo de las areolas; así como la presencia de drusas o cristales prismáticos en la lámina; otras características como las medidas (largo y ancho de la lámina) y los ángulos de la base y el ápice se midieron sobre las muestras con un vernier. Los caracteres fueron determinados en base a los manuales de Hickey (1973) y Manual of leaf Architecture Working Group (1999).

## 7. RESULTADOS

A partir de la descripción morfológica de arquitectura foliar se reconocieron 30 caracteres con sus respectivos estados de carácter (Lista 1).

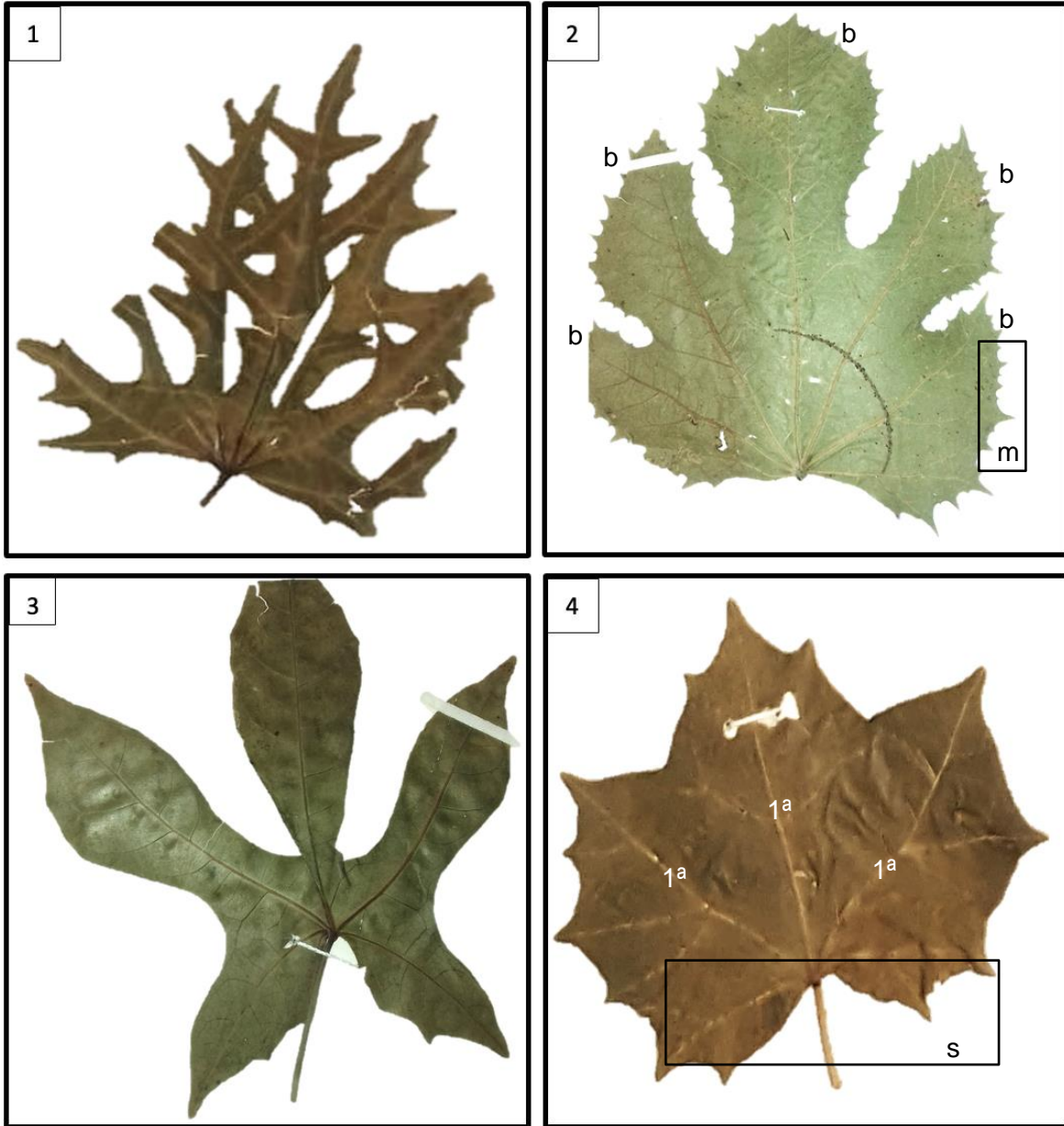
### 7.1. Descripción general de la arquitectura foliar.

Las especies revisadas del género *Cnidocolus* son en su mayoría palmatisectas como *C. rostratus* y *C. multilobus*; pero *C. aconitifolius* y *C. albidus* pueden ser también palmatipartidas, *C. albibracteatus* es palmatipartida, *C. egregius* y *C. angustidens* son palmatífidas, *C. tehuacanensis* posee hojas con las tres formas antes mencionadas.

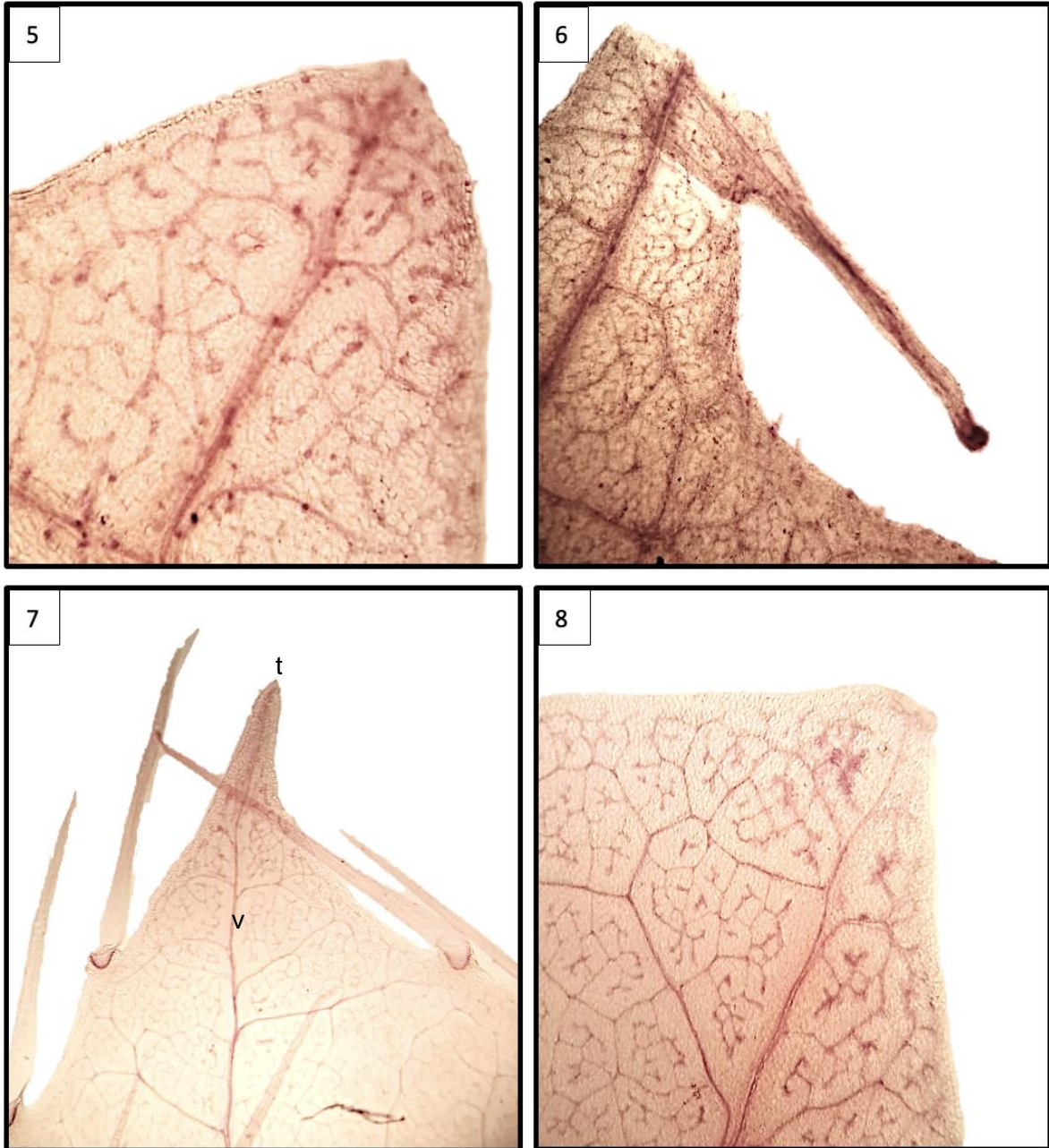
Todas las especies poseen hojas con venación primaria actinódroma perfecta marginal basal, y miden de 2-21 cm x 2-28 cm. Tienen cinco o siete venas primarias, tienen tres lóbulos como *C. tehuacanensis*, *C. angustidens* y *C. egregius*; cinco lóbulos como *C. albidus*; o ambos como *C. multilobus*, *C. rostratus* y *C. albibracteatus*, en el caso de *C. aconitifolius* se encontraron muestras con tres, cinco y siete lóbulos. La forma de la base de las hojas es cordada o lobada, y el margen aserrado, dentado o entero. (figuras 1-4). Cuando hay dientes, la terminación apical de éstos es espinoso, mucronado o simple; y la vena principal del diente tiene curso central o excéntrico (figuras 5-8).

Los lóbulos laterales proximales son en su mayoría ovados, pero también los hay asimétricos o pinnatilobados, con ápices acuminado, agudo, atenuado o mucronado; los lóbulos laterales distales cuando los hay, son elípticos, espatulados, obovados, ovados o pinnatilobados y poseen ápices en su mayoría acuminados, pero también atenuados y agudos. Los lóbulos laterales centrales tienen forma elíptica, obovada o pinnatilobada con ápice atenuado o acuminado, el lóbulo apical es elíptico, espatulado,

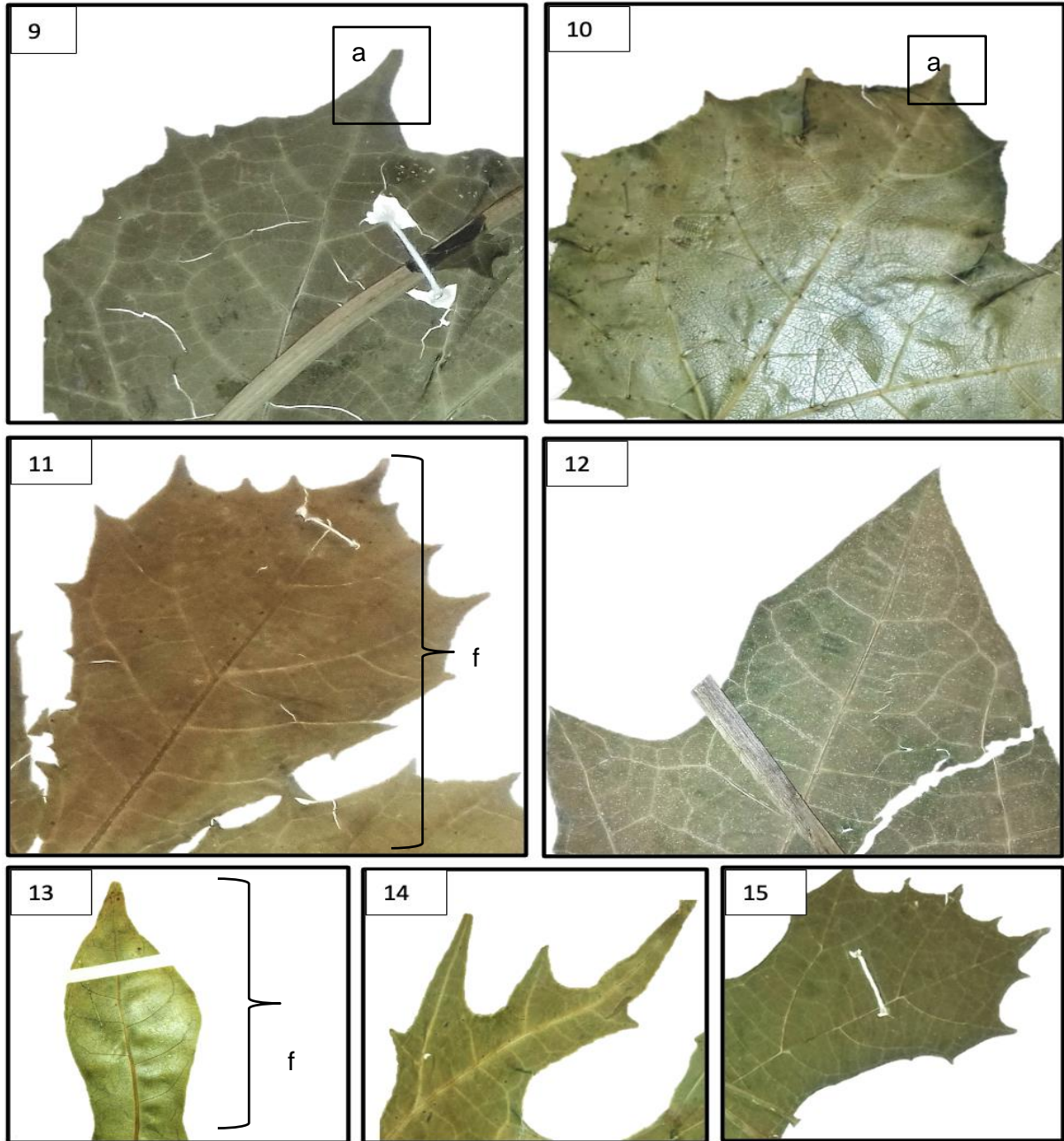
ovado, obovado o pinnatilobado y tienen casi siempre ápice acuminado, aunque también los hay con ápice mucronado, agudo o atenuado y la base del seno entre lóbulos puede o no ser expandido (figuras 9-15).



Figuras 1-4. Venas primarias (1<sup>a</sup>), número de lóbulos (b), forma de la base (s) y tipo de margen (m). Todas con tipo de venación primaria actinódroma perfecta marginal basal. 1. *Cnidocolus aconitifolius*. Hoja palmatisecta de siete lóbulos y siete venas primarias, base lobada y margen dentado. 2. *C. aconitifolius*. Hoja palmatipartida de cinco lóbulos y margen aserrado. 3. *C. aconitifolius*. Hoja con cinco venas primarias y margen entero. 4. *C. tehuacanensis*. Hoja palmatífida de tres lóbulos y base cordada.

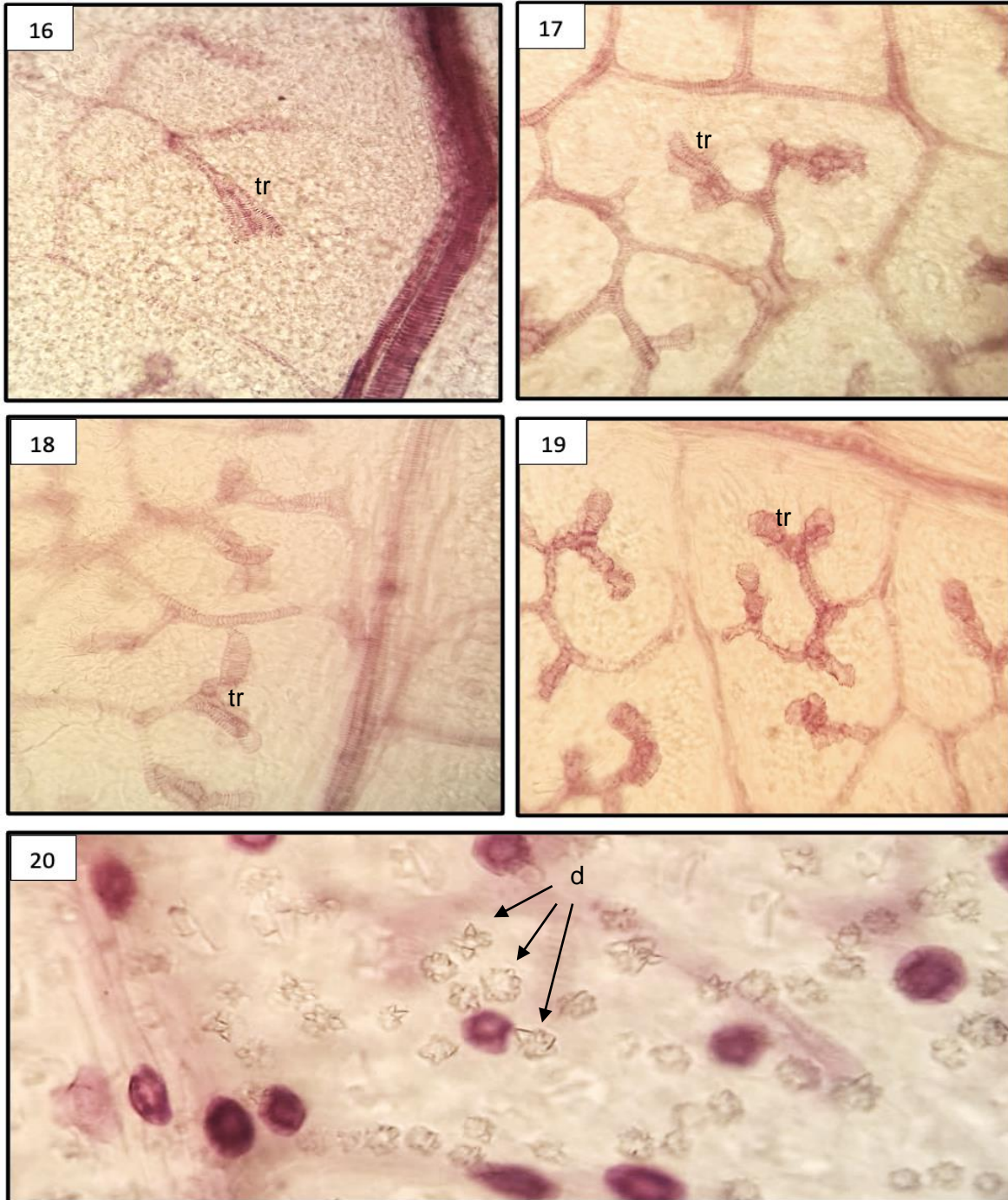


Figuras 5-8. Terminación apical de los dientes (t), vena principal del diente (v). 5. *Cnidocolus albibracteatus*. Diente con terminación simple y vena principal con curso central. 6. *C. albidus*. Diente con terminación espinosa. 7. *C. tehuacanensis*. Diente con terminación mucronada. 8. *C. tehuacanensis*. Diente con terminación simple y vena principal con curso excéntrico.

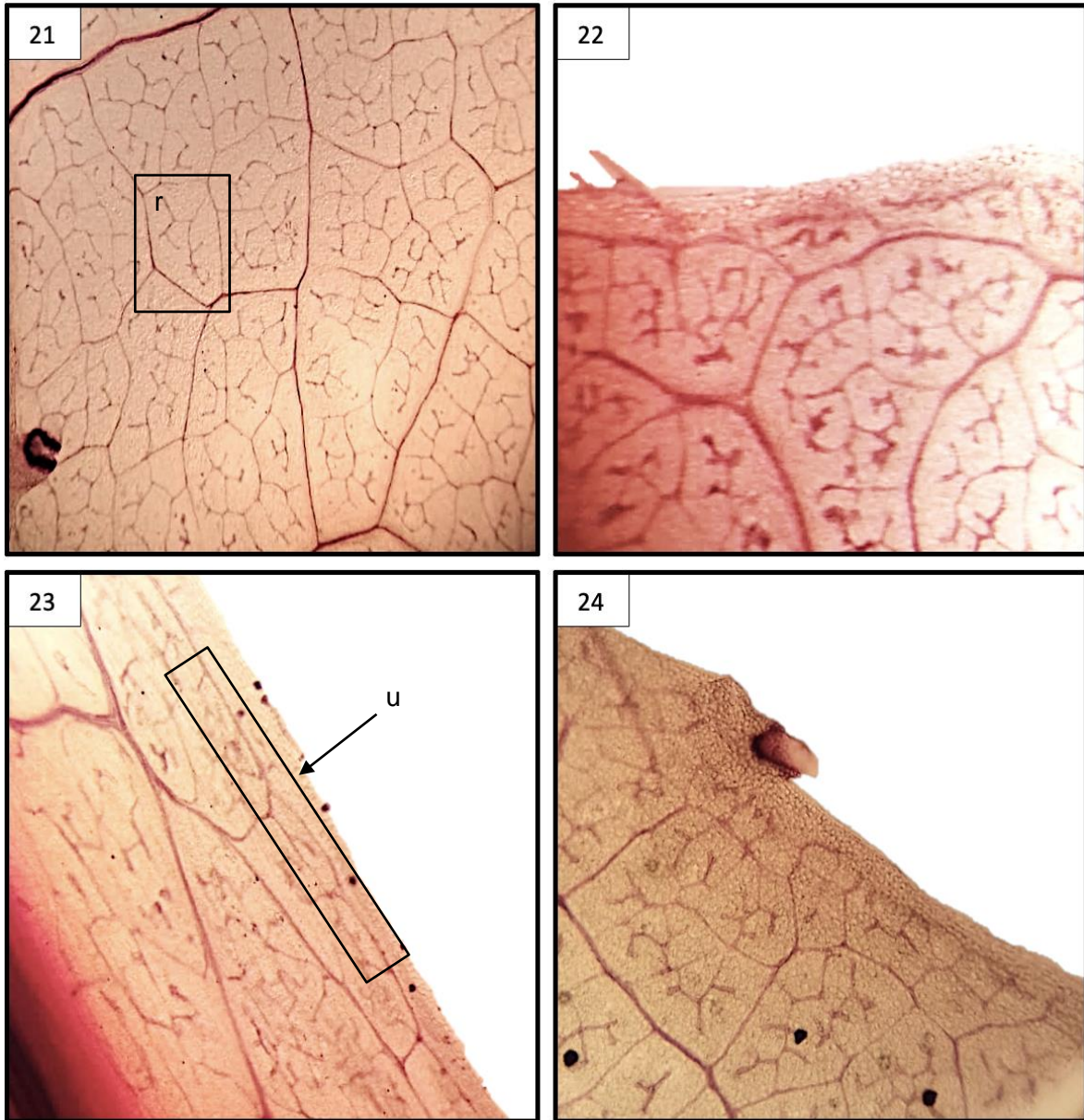


Figuras 9-15. Forma del lóbulo (f) y ápices (a). 9. *Cnidocolus aconitifolius*. Lóbulo lateral proximal ovado con ápice acuminado. 10. *C. tehuacanensis*. Lóbulo lateral proximal ovado con ápice mucronado. 11-15. *C. aconitifolius*. Lóbulo apical obovado, lóbulo lateral proximal asimétrico con ápice agudo, lóbulo lateral distal elíptico, lóbulo lateral proximal pinnatilobado con ápice atenuado y lóbulo lateral distal espatulado respectivamente.

La venación secundaria es broquidódroma, semicraspedódroma, simple craspedódroma, o mixta; y pueden o no poseer venas intersecundarias. La venación terciaria es percurrente simple o bifurcada, pero también reticulada aleatoriamente en *C. aconitifolius*. Las vénulas son simples, bifurcadas o múltiples; y los traqueoblastos largos poco o nada ramificados, largos con múltiples ramificaciones o esféricos con ramificación múltiple y la mayoría de las muestras presentan drusas (figuras 16-20). En todas las especies el desarrollo de las areolas es incompleto y tienen forma irregular, la vena última marginal es lobada o incompleta (Figuras 21-24).



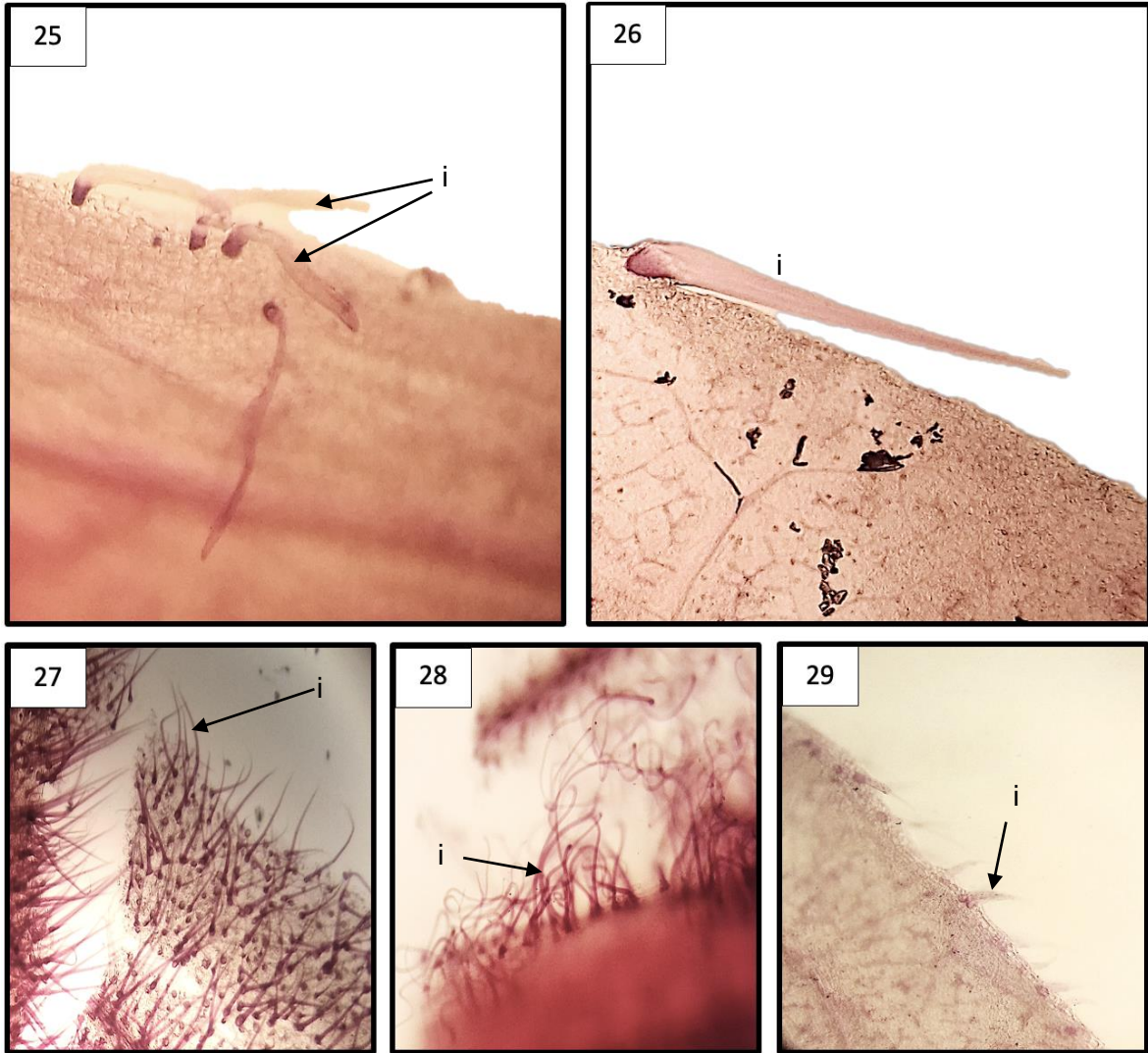
Figuras 16-20. Traqueoblastos (tr) y drusas (d). 16. *Cnidocolus aconitifolius*. Traqueoblastos largos poco o nada ramificados. 17-18. *C. albidus* y *C. tehuacanensis* respectivamente, ambas con traqueoblastos largos con ramificación múltiple. 20. *C. albidus* con drusas.



Figuras 21-24. Areolas (r) y última vena marginal (u). 21. *C. tehuacanensis*. Areolas con desarrollo incompleto y forma irregular. 22-23. *C. albidus* y *C. aconitifolius* respectivamente, ambas con últimas venas marginales lobadas. 24. *C. aconitifolius*. Última vena marginal incompleta.

En la revisión de los ejemplares se determinaron cinco grupos generales de tricomas que se denominaron de tipo uno (de pequeño tamaño, menor a 1 mm, flexible, con punta redondeada), tipo dos (tiene una punta afilada, son rectos o ligeramente curvos, rígidos y miden desde 1 mm hasta 1 cm como en el caso de *C. egregius*), tipo tres (de 1 o 2 mm, muy flexibles y delgados, puntiagudos), tipo cuatro (largos de hasta 5 mm, delgados, extremadamente flexibles, difíciles de desprender y enredados entre sí, a manera de hilos) y tipo cinco (son cortos y anchos en la base, de forma triangular o de pequeños dientes) (figs. 25-29).

Se encontraron tricomas en todas las especies, a excepción de una muestra de *C. albibracteatus* que no las posee. Las muestras revisadas presentan tricomas de tipo dos en el margen, excepto *C. egregius* que no las presenta en ese lugar; a lo largo de las venas hay sobre todo tricomas de tipo dos, pero también hay de los otros 4 grupos; sobre las areolas hay tricomas de todos los tipos excepto el tipo dos.



Figuras 25-29. Tricomas (i). 25. *C. aconitifolius*. Tricomas de tipo uno en el margen. 26. *C. tehuacanensis*. Tricomas de tipo dos en margen. 27. *C. rostratus*. Tricomas de tipo tres en toda la superficie de la hoja. 28. *C. albidus*. Tricomas de tipo cuatro sobre una vena primaria. 29. *C. albidus* con tricomas de tipo cinco en el margen.

## 7.2. Descripción de arquitectura foliar por especie.

### 7.2.1. *Cnidoscolus aconitifolius*

Presenta láminas palmatipartidas y palmatisectas, venación primaria actinódroma perfecta marginal basal, de 7-19.9 cm x 10-28 cm, tiene cinco o siete venas primarias, y tres, cinco o siete lóbulos, presenta base con forma lobada y margen aserrado, dentado o entero. Sus dientes tienen terminación apical simple o mucronada, con la vena principal con curso central. Los lóbulos laterales proximales son ovados, asimétricos, o pinnatilobados, con ápices que son acuminados, mucronados, agudos o atenuados; los lóbulos laterales distales, tienen forma espatulada, obovada, elíptica o pinnatilobada, con ápice acuminado o atenuado; los lóbulos laterales centrales son obovados, elípticos o pinnatilobados, con ápice acuminado o atenuado; el lóbulo apical es espatulado, pinnatilobado, obovado o elíptico, con ápice acuminado, mucronado o atenuado. La base del seno entre lóbulos puede o no ser expandido. La venación secundaria es semicraspedódroma, simple craspedódroma, mixta o broquidódroma y pueden o no poseer venas intersecundarias, la venación terciaria es percurrente simple o bifurcada y reticulada aleatoriamente. Se encontraron muestras con vénulas simples y bifurcadas, otras, bifurcadas y múltiples, y otras más con vénulas simples, bifurcadas y múltiples. Los traqueoblastos en general son largos, que pueden ser poco o nada ramificados, y otros con múltiples ramificaciones, pero una muestra presenta traqueoblastos esféricos con ramificación múltiple. El desarrollo de las areolas es incompleto y éstas tienen forma irregular, la vena última marginal es lobada o incompleta. Puede o no tener drusas. Posee tricomas de tipo dos en el margen, de tipo uno, dos y tres a lo largo de las venas, y de tipo uno y tres sobre las areolas.

### 7.2.2. *Cnidoscolus albibracteatus*

Tiene hojas con forma palmatipartida, con venación primaria actinódroma perfecta marginal basal, mide de 9.2-10.2 cm x 10.8-13.5 cm, con cinco o siete venas primarias y tres o cinco lóbulos, tiene base lobada y margen aserrado o dentado, con dientes de terminación apical simple, la vena principal del diente tiene curso central. Los lóbulos laterales proximales son ovados con ápice acuminado, los lóbulos laterales distales son ovados con ápice acuminado, el lóbulo apical es espatulado u obovado con ápice acuminado, la base del seno entre lóbulos no es expandido. La venación secundaria es semicraspedódroma o simple craspedódroma, y puede o no presentar venas intersecundarias, la venación terciaria es percurrente simple o bifurcada, con vénulas bifurcadas y múltiples, ó simples, bifurcadas y múltiples. Posee traqueoblastos esféricos con ramificación múltiple o largos poco o nada ramificados. El desarrollo de las areolas es incompleto y tienen forma irregular, la vena última marginal es lobada o incompleta, y esta especie posee drusas. Tiene tricomas de tipo dos en el margen, de tipos dos y tres a lo largo de las venas, y de tipo tres sobre las areolas.

### 7.2.3. *Cnidoscolus albidus*

Posee hojas palmatipartidas o palmatisectas, con venación primaria actinódroma perfecta marginal basal, mide 10-11.6 cm x 10.8-18 cm, tiene cinco o siete venas primarias y cinco lóbulos, con base lobada y margen aserrado, la terminación apical de los dientes es simple o espinosa, y su vena principal tiene curso central. Los lóbulos laterales proximales tienen forma ovada o pinnatilobada, con ápice agudo o atenuado; los lóbulos laterales distales son pinnatilobados o elípticos, con ápice acuminado, atenuado o agudo; el lóbulo apical es pinnatilobado o elíptico, con ápice atenuado o

agudo. La base del seno entre lóbulos puede o no ser expandido. La venación secundaria es simple craspedódroma, semicraspedódroma o mixta; presenta venas intersecundarias y la venación terciaria es de tipo percurrente bifurcado. Tiene vénulas bifurcadas y múltiples ó simples, bifurcadas y múltiples. Los traqueoblastos son todos largos poco o nada ramificados y también con ramificado múltiple. El desarrollo de las areolas es incompleto y éstas tienen forma irregular, la vena última marginal es lobada o incompleta, y puede o no presentar drusas. Posee tricomas de tipos dos, tres, cuatro y cinco en el margen, igual que a lo largo de las venas, y de tipo cuatro y cinco sobre las areolas.

#### 7.2.4. *Cnidoscolus egregius*

Hoja palmatífida con venación primaria actinódroma perfecta marginal basal, de 2.3 cm x 3.5 cm, con cinco venas primarias y tres lóbulos, base lobada y margen dentado, dientes con terminación apical espinosa y vena principal con curso central. Lóbulos laterales proximales ovados con ápice acuminado, lóbulo apical ovado con ápice acuminado, base del seno entre lóbulos no expandido, venación secundaria simple craspedódroma, vénulas bifurcadas y múltiples con traqueoblastos largos poco o nada ramificados, desarrollo de areolas incompleto, areolas de forma irregular, última venación marginal lobada. Con drusas. No presenta tricomas en el margen, pero sí de tipo dos y cuatro a lo largo de las venas, y de tipo cuatro sobre las areolas.

#### 7.2.5. *Cnidoscolus tehuacanensis*

Hoja palmatífida o palmatipartida, de venación primaria actinódroma perfecta marginal basal, de 4-7.4 cm x 5.5- 9 cm, con cinco o siete venas primarias y tres lóbulos, con

base lobada o cordada y margen aserrado o dentado, dientes con terminación apical mucronada o simple, con la vena principal del diente de curso central o exéntrico. Lóbulos laterales proximales ovados con ápice agudo o mucronado, y lóbulo apical ovado u obovado con ápice acuminado agudo o mucronado. La base del seno entre lóbulos es expandido o no expandido, la venación secundaria es simple craspedódroma o semicraspedódroma, con o sin venas intersecundarias. La venación terciaria es percurrente simple o bifurcada, con vénulas simples, bifurcadas y múltiples, con traqueoblastos siempre largos que pueden ser poco o nada ramificados y con ramificado múltiple. Desarrollo de areolas incompleto, areolas de forma irregular, la venación última marginal es lobada o incompleta, y puede o no presentar drusas. Posee tricomas de tipo dos en el margen y a lo largo de las venas, no hay tricomas de ningún tipo sobre las areolas.

#### 7.2.6. *Cnidoscolus angustidens*

Tiene hojas palmatífidas, con venación primaria actinódroma perfecta marginal basal, de 2-7.4 cm x 2-12.3 cm, con cinco o siete venas primarias y de solo tres lóbulos, base cordada, margen aserrado, dientes con terminación apical mucronada y curso de la vena principal central o exéntrico. Lóbulos laterales proximales ovados, con ápice agudo o mucronado, al igual que el lóbulo apical. Base del seno entre lóbulos no expandido. La venación secundaria es simple craspedódroma, no tiene venas intersecundarias, venación terciaria percurrente simple, con vénulas simples y bifurcadas o simples, bifurcadas y múltiples; y con traqueoblastos largos poco o nada ramificados y con ramificado múltiple. Areolas con desarrollo incompleto y forma

irregular, última vena marginal lobada o incompleta, puede poseer o no drusas. Con tricomas de tipo dos en el margen y sobre las venas.

#### 7.2.7. *Cnidoscolus rostratus*

Hoja palmatisecta con venación primaria actinódroma perfecta marginal basal, de 6-10.5 cm x 9.5-10 cm, posee siete venas primarias y tres o cinco lóbulos. Tiene base lobada con margen aserrado, dientes con terminación apical simple, la vena principal del diente tiene curso central. Los lóbulos laterales proximales son ovados o asimétricos con ápice acuminado o atenuado; los lóbulos laterales distales cuando existen son ovados con ápice acuminado; lóbulo apical obovado o elíptico con ápice acuminado. Base del seno entre lóbulos no expandido, venación secundaria simple craspedódroma o mixta, con o sin venas intersecundarias. Venación terciaria percurrente bifurcada, con vénulas bifurcadas y múltiples; y con traqueoblastos esféricos con ramificaciones múltiples, areolas con desarrollo incompleto y forma irregular, última vena marginal incompleta, con drusas. Presenta tricomas de tipo dos y tres en el margen y a lo largo de las venas, y sólo de tipo tres sobre las areolas.

#### 7.2.8. *Cnidoscolus multilobus*

Hoja palmatisecta de venación primaria actinódroma perfecta marginal basal, de 14-18.5 cm x 19.5-22 cm, con cinco o siete venas primarias y de tres o cinco lóbulos, tiene base lobada y margen aserrado, la vena principal del diente con curso central o exéntrico. Lóbulos laterales proximales ovados o asimétricos con ápice acuminado; cuando hay lóbulos laterales distales éstos son espatulados con ápice acuminado; lóbulo apical espatulado, obovado o elíptico, con ápice acuminado. Base del seno

entre lóbulos no expandido. Venación secundaria semicraspedódroma o mixta, y puede o no presentar venas intersecundarias, la venación terciaria es percurrente simple o bifurcada, con vénulas simples y bifurcadas; bifurcadas y múltiples ó simples, bifurcadas y múltiples. Traqueoblastos largos poco o nada ramificados o también largos con ramificación múltiple. Areolas de desarrollo incompleto y con forma irregular, última vena marginal lobada. Puede o no presentar drusas. Con tricomas de tipo dos y tres en el margen y también a lo largo de las venas; y solo de tipo tres sobre las areolas.

Lista 1. Caracteres y estados de caracter de *Cnidoscolus*.

0. Forma de la hoja: palmatisecta (s); palmatífida (f); palmatipartida (p)
1. Tipo de venación primaria: Actinodroma perfecta marginal basal (a)
2. Largo de la hoja: 9.61-13.4 cm (c); 5.81-9.6 cm (b); 2-5.8 cm (a); 13.41-17.2 cm (e); 17.21-21 cm (f)
3. Ancho de la hoja: 7.21-12.4 cm (b); 12.41-17.6 cm (c); 17.61-22.8 cm (e); 2-7.2 cm (a); 22.81-28 cm (f)
4. Número de venas primarias: 5; 7
5. Número de lóbulos: 5; 3; 7
6. Forma de la base: lobada (l); cordada (c)
7. Tipo de margen: aserrado (a); dentado (d); entero (t)
8. Terminación apical del diente: simple (s); mucronado (m); espinoso (e)
9. Curso de la vena principal del diente: curso central (c); curso exéntrico (e)
10. Forma de lóbulos laterales proximales: ovado (v); asimétrico (a); pinnatilobado (p)
11. Ápice de lóbulos laterales proximales: acuminado (c); atenuado (t); agudo (g); mucronado (m)
12. Forma de lóbulos laterales distales: ausente (0); elíptico (i); espatulado (e); pinnatilobado (p); ovado (v); obovado (b)
13. Ápice de lóbulos laterales distales: ausente (0); acuminado (c); atenuado (t); agudo (g)
14. Forma de lóbulos laterales centrales: ausente (0); pinnatilobado (p); elíptico (e); obovado (b)
15. Ápice de lóbulos laterales centrales: ausentes (0); acuminado (c); atenuado (t)

16. Forma de lóbulo apical: espatulado (e); pinnatilobado (p); ovado (v); obovado (b); elíptico (i)
17. Ápice apical: acuminado (c); mucronado (m); atenuado (t); agudo (g)
18. Base del seno entre lóbulos: no expandido (n); expandido (e)
19. Tipo de venación secundaria: simple craspedódroma (i); mixta (m); semicraspedódroma (e); broquidódroma (b)
20. Presencia de venas intersecundarias: ausentes (0); presentes (1)
21. Tipo de venación terciaria: percurrente bifurcado (b); percurrente simple (s); reticulado aleatoriamente (a)
22. Tipo de vénulas: simples, bifurcadas y múltiples (b); bifurcadas y múltiples (c); simples y bifurcadas (a)
23. Tipo de traqueoblastos: largos poco o nada ramificados (p); largos con ramificado múltiple (l); esféricos con ramificado múltiple (e).
24. Tipo de desarrollo de areolas: incompleto (i)
25. Forma de las areolas: irregular (g)
26. Tipo de venación última marginal: incompleta (n); lobada (b)
27. Presencia de drusas: ausente (0); presente (1)
28. Tipo de tricomas en margen: tipo 2 (b); ausentes (0); tipo 3 (c); tipo 2 y 3 (e); tipo 1 (a); tipo 2 y 4 (f); tipo 5 (g)
29. Tipo de tricomas en venas: tipo 2 (b); ausentes (0); tipo 2 y 3 (e), tipo 3 (f); tipo 1 y 2 (c); tipo 2 y 4 (g); tipo 1 (a); tipo 2 y 5 (h); tipo 2, 4 y 5 (i)
30. Tipo de tricomas en areolas: ausentes (0); tipo 3 (b); tipo 1 (a); tipo 4 y 5 (f); tipo 4 (c); tipo 5 (e)

## 8. DISCUSIÓN

El término arquitectura foliar se ha utilizado para denotar la colocación y la forma de aquellos elementos que constituyen la expresión externa de la estructura de la hoja, como la forma de la hoja, el patrón de venación, la configuración del margen y la posición de la glándula (Hickey 1979). En las Euphorbiaceae estos atributos se han utilizado para erigir hipótesis filogenéticas (Levin 1986). Además, desde el siglo XIX, los caracteres anatómicos, especialmente los de los laticíferos (Pax 1884, Webster 1994), así como la madera (Mennega 1987, Hayden 1994) y las hojas (Hussin *et al.* 1996), han proporcionado información valiosa para la taxonomía de Euphorbiaceae. Los trabajos que se han realizado acerca de la arquitectura foliar del género *Cnidoscolus* son prácticamente nulos, salvo algunos que describen a *Cnidoscolus monicanus*, *C. angustidens* y *C. aconitifolius* (Breckon 1975, Levin 1995, Lomelí-Sención *et al.* 2009). Un trabajo que menciona también caracteres foliares de dos nuevas especies, *Cnidoscolus eglandulatus* y *Cnidoscolus infernidialis* (Maya-Lastra & Steinmann 2019a), y otro más que describe a *C. albibracteatatus* (Fernández-Casas & Pizarro-Domínguez 2004).

McVaugh (1944) menciona para el género que posee hojas alternas, con venas palmadas y palmeadas profundamente lobuladas. Sin embargo, a pesar de que ciertamente la gran mayoría de los ejemplares de este trabajo poseen hojas palmatisectas y palmatipartidas, también se encontró que las especies *C. egregius*, *C. tehacanensis* y *C. angustidens* poseen hojas principalmente palmatífidas. Esta última especie también ha sido descrita anteriormente por Levin (1995), donde describe sus hojas como redondas, lo cual puede deberse a que en la hojas de esta planta es difícil

distinguir la separación de los lóbulos, que está dada por un seno poco profundo a veces menor a 1 cm. Menciona también que *C. angustidens* mide de 8 a 15 cm de diámetro y posee de tres a cinco lóbulos, es de base cordada y margen dentado con dientes aristados de 1-2.5 cm de largo; en este trabajo se encontró además que también hay hojas de menor tamaño, de hasta 2 cm de largo, así como también que los tres ejemplares revisados de esta especie tienen sólo 3 lóbulos.

Uno de los caracteres más evidentes en *Cnidoscolus* es la presencia de tricomas urticantes, que pueden llegar a medir hasta 1.3 cm; éstos parecen ser un mecanismo de defensa, ya que al contacto con la piel producen una muy fuerte irritación (Scheman & Conde 2001, Fernandez- Casas 2008), en este trabajo efectivamente se encontraron tricomas en casi todas las especies, a excepción de dos ejemplares, uno de la especie *C. aconitifolius*, y el otro de *C. albibracteatus*. Tal como menciona Breckon (1975), *Cnidoscolus aconitifolius* puede o no poseer estos tricomas. Sin embargo, también menciona que posee hojas típicamente glabras, excepto en las axilas basales de las venas primarias, donde hay tricomas plateados, que a veces faltan, (rara vez la superficie pubescente por tricomas grises y erectos), pero en esta revisión se encontró que es una especie con una gran cantidad de tricomas tanto en el margen de las hojas, como a lo largo de las venas primarias, secundarias y terciarias, así como también las tiene sobre las areolas, en estas últimas coincidimos con él en que se presentan rara vez ya que solo se encontraron en cinco ejemplares de la especie. Respecto a los tricomas de las axilas basales de las venas en este trabajo son las descritas como de tipo tres; y los tricomas erectos que se encuentra rara vez en toda la superficie de la hoja pudieran ser los aquí descritos como tricomas de tipo dos. También menciona

que las hojas de *C. aconitifolius* tienen de tres a nueve lóbulos con siete o nueve venas primarias, en la revisión de ejemplares no se encontró ninguna hoja con nueve lóbulos ni nueve venas primarias, esto posiblemente a que en el caso de la descripción de Breckon menciona que los dos pares basales típicamente se fusionan para formar una vena alrededor del seno basal, y en este trabajo se tomaron como una sola vena primaria siguiendo lo descrito en el manual de Hickey (1973) que son aquellas venas que tienen más o menos el mismo grosor y emergen directamente del pecíolo. *C. aconitifolius* es la especie con mayor variación de caracteres entre sus ejemplares, desde el tamaño, número de venas primarias, número de lóbulos y las formas de éstos, hasta el tipo de venación secundaria y los tipos de traqueoblastos que presenta. Tantas diferencias morfológicas se deben a que como menciona Ross-Ibarra (2003), esta especie, comúnmente conocida como chaya, es una planta cultivada desde la época prehispánica, lo que ha dado lugar a muchas características morfológicas distintas entre sus variedades, resultado de su domesticación. Por otro lado, Ross-Ibarra & Molina-Cruz (2002) mencionan hasta 4 variedades cultivadas que son la chayamansa, redonda, picuda y estrella, que se diferencian por características como presencia o ausencia de tricomas, así como la forma y cantidad de éstos, el tamaño de las hojas, el número de lóbulos y su forma, y el número de venas primarias, que son precisamente de los caracteres más variados dentro de la especie en el presente trabajo.

Para *C. albibracteatus* se encontró que es una planta con hojas palmatipartidas, de base lobada, lo cual no concuerda con lo mencionado por Fernández-Casas y Pizarro-Domínguez (2004), para la cual describe hojas de contorno suborbicular,

profundamente cordadas, de modo tal que el pedúnculo (pecíolo) se insiere casi en el centro del círculo perimetral y los lóbulos basales se traslapan uno sobre otro; pero sí coincide en que posee cinco lóbulos y siete venas primarias, amplios, aunque también se revisó un ejemplar con tres lóbulos, y uno con cinco venas primarias. En cuanto a la forma de los lóbulos sólo menciona que el lóbulo central es orbicular e irregularmente dentado, o bien, dentado lobulado, con dientes largamente mucronados; mientras que aquí se describe como espatulado o en un ejemplar, obovado, con margen aserrado o dentado, con dientes de terminación apical simple.

El presente trabajo aportó nueva información acerca de las características foliares de las especies revisadas, incluso aquellas que no habían sido descritas anteriormente, o al menos no más allá de caracteres como las dimensiones de las hojas o el número de lóbulos. Maya-Lastra & Steinmann han realizado importantes trabajos que han contribuido a aclarar la posición taxonómica de las secciones, subsecciones y especies dentro del género *Cnidoscolus* utilizando datos genéticos para construir hipótesis filogenéticas, las cuales ubican a las especies revisadas aquí en la sección *Calyptosolen*, que se caracteriza por tener glándulas peciolares carnosas. Aunque hay trabajos como el antes mencionado, las relaciones de parentesco entre las especies de esta sección siguen sin resolverse ya que la mayoría de ellas se describen como polifiléticas. La gran cantidad de caracteres arquitectónicos que se revisaron permitieron formar subgrupos de especies que comparten mayor cantidad de características entre sí, como el caso de *C. tehuacanensis* y *C. angustidens* que poseen hojas palmatífidas, tres lóbulos, base cordada, dientes con terminación apical mucronada, lóbulos laterales proximales y apicales ovados con ápice mucronado,

únicamente tricomas de tipo 2 en margen y venas, y no poseen tricomas sobre las areolas, además presentar las hojas de menor tamaño, en su mayoría menores a 10 cm. *C. albidus* y *C. rostratus* comparten hojas palmatisectas de 5 lóbulos, base lobada. margen aserrado, presencia de venas intersecundarias, ausencia de vénulas simples y tricomas de tipo 2 y 3 en el margen. Las especies *C. aconitifolius* y *C. multilobus* fueron las hojas mas grandes alcanzando hasta 22 cm de ancho, presentan de 5-7 venas primarias, 3-5 lóbulos, los lóbulos proximales pueden ser asimétricos y los distales espatulados y tienen tricomas de tipo 2 y 3 a lo largo de las venas. *C. egregius* y *C. albibracteatus* no se incluyeron en ningun subgrupo ya que ambas comparten gran cantidad caracteres con los tres mencionados.

Este trabajo proporciona informacion valiosa para mejorar y completar las escasas descripciones que existen, así como puede servir de base para futuras investigaciones que tengan como fin mejorar la agrupacion infragenérica o resolver problemas de carácter taxonómico. Considero que para futuros trabajos, es necesario aumentar el número el ejemplares por especie, así como el número de especies para hacer un estudio mas completo del género; para ello es recomendable, además de visitar herbarios, realizar las colectas siempre que sea posible, para obtener las muestras suficientes. Otra razón por la cual es aconsejable coleccionar, es para observar características de la hojas frescas que algunas secas de herbario ya no presentan o son difíciles de distinguir y que son muy importantes dentro de la arquitectura foliar, tal es el caso de los tricomas que se desprenden al secar, las glándulas en la base de las hojas, la base del seno entre lóbulos, longitud de lóbulos, longitud de hojas completas, textura, color, etc. así como mantenerlas en buenas condiciones que permitan en el futuro una revisión exacta y detallada de los ejemplares coleccionados.

## 9. CONCLUSIONES

Los caracteres que se evaluaron en este trabajo, pueden contribuir de manera significativa en la taxonomía de las especies del género *Cnidoscolus*, ya que debido a la escasez de trabajos descriptivos que aporten datos acerca de la arquitectura foliar del género, muchas de las características descritas aquí son completamente nuevas. Además, ayudan a complementar las pocas descripciones ya existentes de algunas especies como *C. aconitifolus*, *C. angustidens* y *C. abibracteatus*, de las cuales, algunas características coincidieron con lo encontrado en este trabajo, pero además, se encontraron variaciones en los mismos caracteres. Se encontró también que todas las especies revisadas comparten caracteres como la venación primaria actinódroma perfecta marginal basal, la vena principal del diente con curso central, la base del seno del lóbulo no expandido, el desarrollo areolar incompleto y de forma irregular y la presencia de tricomas de tipo dos a lo largo de las venas. También hay especies que comparten más caracteres que otros, formando subgrupos, tal es el caso de *C. tehuacanensis* con *C. angustidens*; *C. albidus* con *C. rostratus*; y *C. aconitifolius* con *C. multilobus*. Los caracteres que permiten estas agrupaciones podrían ponerse a prueba en un análisis filogenético para explorar las relaciones entre las especies de la sección *Calyptosolen* a la cual pertenecen las especies revisadas. Se describieron nuevos caracteres como las formas de los diferentes lóbulos de las hojas y la forma del seno entre ellos, el tipo de venación terciaria, el tipo de desarrollo y forma de las areolas, la presencia de drusas y traqueoblastos entre otros, que ayudarán a ampliar el conocimiento de la arquitectura foliar de estas especies.

## 10. BIBLIOGRAFÍA

Baillon MH. 1858. *Etude générale du groupe des Euphorbiacées*. Victor Masson.

Paris. DOI: <https://doi.org/10.5962/bhl.title.50439>

Bentham G. 1880. Euphorbiaceae. In: Bentham G, Hooker JD. *Genera plantarum*. Vol

III. Londres. Pp. 239-340. DOI: <https://doi.org/10.5962/bhl.title.747>

Breckon GJ. 1975. *Cnidocolus* sect. *Calyptosolen* (Euphorbiaceae) in Mexico and Central América. Ph. Dissertation, University of California.

Cervantes A, Terrazas T, Hernández H. 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>

Dames ESJ. 1973. Catálogo de nervação foliar das Anacardiaceae da Caatinga I.

*Arquivos do jardim botânico do Rio de Janeiro* **19**: 249-256.

Dilcher DL. 1974. Approaches to the identification of angiosperm leaf remains. *The*

*Botanical Review* **40**: 1-157. DOI: <https://doi.org/10.1007/bf02860067>

Fernández-Casas FJ, Pizarro-Domínguez JM. 2004. Dos especies nuevas de

*Cnidosclous* (Euphorbiaceae). *Fontqueria* **55**:147-162

Fernández-Casas FJ. 2008. *Cnidoscolorum notulae* (Euphorbiaceae). *Fontqueria* **55**:

482-514.

Fernández-Casas FJ. 2017. Acerca del género *Cnidoscolus* (Euphorbiaceae) en

Insulindia. *Adumbrationes ad summae editionem* **79**: 1-26.

- Fu HY, Chen SJ, Chen RF, Kuo-Huang LL, Huang RN. 2007. Why do nettles sting? About stinging hairs looking simple but acting complex. *Functional plant science and biotechnology* **1**: 46-55.
- Hayden WJ. 1994. Systematic anatomy of Euphorbiaceae subfamily Oldfieldioideae I. Overview. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **81**: 180-202. DOI: <https://doi.org/10.2307/2992093>
- Hickey LS. 1973. Classification of the architecture of Dicotyledonous leaves. *American Journal of Botany* **60**: 17-33. DOI: <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1973.tb10192.x>
- Hickey LJ. 1979. A revised classification of the architecture of dicotyledonous leaves. *In*: Metcalfe CR, Chalk L, eds. *Anatomy of the Dycotiledons. Vol I*. Oxford University Press, Oxford. Pp. 25-39.
- Hussin KH, Wahab BA, The CP.1996. Comparative leaf anatomical studies of some *Mallotus* Lour. (Euphorbiaceae) species. *Botanical Journal of the Linnean Society* **122**: 137-153. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1996.tb02069.x>
- Klucking EP. 1995. Leaf venation patterns. Vol. 7. *The classification of leaf venation patterns*. J. Cramer, Stuttgart. ISBN: 987-3-443-50018-4
- Levin GA. 1986. Systematic foliar morphology of Phyllanthoideae (Euphorbiaceae). III. Cladistic analysis. *Systematic Botany* **11**: 515-530. DOI: <https://doi.org/10.2307/2419031>

Levin GA. 1995. Euphorbiaceae spurge family: part 1. *Acalypha* and *Cnidoscolus*. *Arizona-Nevada academy of sciences* **29**: 18-24.

Lomelí-Senci3n JA, Sahag3n-God3nez E, Steinmann VW. 2009. *Cnidoscolus monicanus* (Euphorbiaceae), an endemic new species of laticiferous, non-stinging spurge nettle from western Mexico. *Novon* **19**: 68-75. DOI: <https://doi.org/10.3417/2006207>

Lookadoo SE, Pollard AJ. 1991. Chemical contents of stinging trichomes of *Cnidoscolus texanus*. *Journal of chemical ecology* **17**: 1909-1916. DOI: <https://doi.org/10.1007/bf00993737>

Mabberley DJ. 1997. *The plant book: a portable dictionary of the vascular plant*. Cambridge University Press, Cambridge. ISBN: 052141421

Malbr3n-Barros A. 2018. *Morfo-anatom3a vegetativa en especies de Jatropha (Euphorbiaceae) con especial referencia a las estructuras secretoras*. Tesina. C3rdoba, Argentina.

Manual of Leaf Architecture. 1999. Morphological description and categorization of dicotyledonous and net-veined monocotyledonous angiosperms by Leaf Architecture Working Group. 65p. ISBN: 0-9677554-0-9

Mart3nez-Gordillo M, Jim3nez- Ram3rez J, Cruz-Dur3n R, Ju3rez-Arriaga E, Garc3a R, Cervantes A, Mej3a-Hern3ndez R. 2002. Los g3neros de la familia Euphorbiaceae en M3xico. *Anales del Instituto de Biolog3a de Universidad Aut3noma de M3xico* **73**: 155-281.

Maya-Lastra CA, Steinmann VW. 2018. A nomenclator of *Cnidoscolus* (Euphorbiaceae). *Phytotaxa* **346**: 001-030. DOI: <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.346.1.1>

Maya-Lastra CA, Steinmann VW. 2019a. Novelties in Mexican *Cnidoscolus* sect. *Calyptrosolen* (Euphorbiaceae). *Systematic botany* **44**: 339-345. DOI: <https://doi.org/10.1600/036364419X15562052252081>

Maya-Lastra CA, Steinmann VW. 2019b. Evolution of the untouchables: phylogenetics and classification of *Cnidoscolus* (Euphorbiaceae). *Taxon* **68**: 692-713. DOI: <https://doi.org/10.1002/tax.12093>

McVaugh R. 1944. The genus *Cnidoscolus*: generic limits and intrageneric groups. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **71**: 457-474. DOI: <https://doi.org/10.2307/2481239>

Melville R. 1976. The terminology of leaf architecture. *Taxon* **25**: 549-561. DOI: <https://doi.org/10.2307/1220108>

Mennega AMW. 1987. Wood anatomy of the Euphorbiaceae, in particular of the subfamily Phyllanthoideae. *Botanical journal of the Linnean Society* **94**: 111-126. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1987.tb01041.x>

Müller J. 1865. *Jatropha*. En: *Linnaea ein journal für die botanik in ihrem ganzen umtange*. Berlin. Pp. 207-212.

Müller J. 1866. Euphorbiaceae. In: de Candolle A. *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis vol XV*. Victor Masson. Paris. Pp. 189-1261. DOI: <https://doi.org/10.5962/bhl.title.286>

Noguera FA, Vega-Rivera JH, García-Aldrete AN, Quesada-Avendaño M. 2002. *Historia Natural de Chamela*. DF, México: Instituto de Biología UNAM. ISBN: 970-32-0520-8

Pax FA. 1884. Die Anatomie der Euphorbiaceen in ihrer Beziehung zum System derselben. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 5:384-421.

Pax FA. 1910. Euphorbiaceae- *Jatrophae*. In: Engler A. *das pflanzenreich regni vegetabilis conspectus*. Leipzig. Verlag von Wilhelm Engelmann. Pp. 1-148.

Pax FA, Hoffmann K. 1914. Tribus *Jatrophae*. In: Engler A. *Das pflanzenreich regni vegetabilis conspectus. Euphorbiaceae-Acalyphae-Mercurialinae*. Leipzig und Berlin. Verlag von Wilhelm Engelmann. Pp. 397-401.

Pax FA, Hoffmann K. 1931. Euphorbiaceae. In: Engler A. *Die natürlichen pflanzenfamilien*. 2 ed. Pp. 11-233

Pohl JE. 1827. *Cnidoscolus*. En: *Plantarum Brasiliae Icones et Descriptiones*. Vindobonae. Pp. 56-63. DOI: <https://doi.org/10.5962/bhl.title.451>

Radcliffe-Smith A. 1987. *Flora of tropical Africa*. Royal Botanical Garden, Kew.

- Ross- Ibarra J, Molina-Cruz A. 2002. The ethnobotany of chaya (*Cnidoscolus aconitifolius* ssp. *Aconitifolius* Breckon): a nutritious maya vegetable. *Economic botany* **56**: 350-365. DOI: [https://doi.org/10.1663/0013-0001\(2002\)056\[0350:teocca\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1663/0013-0001(2002)056[0350:teocca]2.0.co;2)
- Ross-Ibarra J. 2003. Origen y domesticación de la chaya (*Cnidoscolus aconitifolius* Mill l. Johnst): la espinaca maya. *Estudios Mexicanos* **19**: 287-302. DOI: <https://doi.org/10.1525/msem.2003.19.2.287>
- Ruzin SE. 1999. Plant microtechnique and microscopy, New York, Oxford University Press. ISBN: 978-0195089561
- Scheman AJ, Conde A. 2001. Contact dermatitis from *Cnidoscolus angustidens*. *Contact dermatitis* **45**: 39. DOI: <https://doi.org/10.1034/j.1600-0536.2001.045001039.x>
- Steibel PE. 1995. Las euforbiáceas (Euphorbiaceae Juss.) nativas, naturalizadas y adventicias de la provincia de la Pampa, República Argentina. *Rev. Fac. Agronomía* **8**: 69-99.
- Steinmann VW. 2002. Diversidad y endemismo de la Euphorbiaceae en México. *Acta botánica mexicana* **61**: 61-93. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm61.2002.909>
- Webster GL. 1994a. Synopsis of the genera and suprageneric taxa of Euphorbiaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **81**: 33-144. DOI: <https://doi.org/10.2307/2399909>

Webster GL. 1994b. Classification of the Euphorbiaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **81**:3-32. DOI: <https://doi.org/10.2307/2399908>

Webster GL. 1994c. Systematics of the Euphorbiaceae: introduction. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **81**: 1-32.

## 11. APÉNDICE 1.

Caracteres y estados de caracter de *Cnidoscolus*. Los números y símbolos corresponden con la lista 1.

Ej.	Especies	Caracteres y estados de caracter															
		0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
1	<b><i>Cnidoscolus aconitifolius</i> #13579</b>	p	a	b	b	7	5	l	d	-	-	v	c	e	c	0	0
2	<i>C. aconitifolius</i> #4065	p	a	f	e	7	5	l	a	s	c	v	m	e	-	0	0
3	<i>C. aconitifolius</i> #350	s	a	c	c	7	7	l	d	-	c	v	c	b	c	b	c
4	<i>C. aconitifolius</i> #255	s	a	e	e	5	7	l	d	m	c	v	t	i	c	e	c
5	<i>C. aconitifolius</i> #10198	s	a	e	f	7	7	l	t	-	-	a	g	-	-	-	-
6	<i>C. aconitifolius</i> #20578	s	a	b	c	5	5	l	d	-	c	v	c	e	c	0	0
7	<i>C. aconitifolius</i> #15914	s	a	e	e	7	5	l	a	s	c	a	c	e	c	0	0
8	<i>C. aconitifolius</i> #20174	p	a	e	c	7	5	l	a	m	c	v	c	e	c	0	0
9	<i>C. aconitifolius</i> #18452	s	a	b	b	5	5	l	t	-	-	v	g	i	c	0	0
10	<i>C. aconitifolius</i> #20174	s	a	e	c	7	5	l	a	m	c	v	m	b	c	0	0
11	<i>C. aconitifolius</i> #1298	s	a	c	c	5	3	l	a	-	c	a	c	0	0	0	0
12	<i>C. aconitifolius</i> #MSG232	s	a	c	b	5	3	l	t	-	-	a	c	0	0	0	0
13	<i>C. aconitifolius</i> #210	s	a	b	b	5	5	l	a	-	c	v	t	v	t	0	0
14	<i>C. aconitifolius</i> #458	s	a	c	c	5	5	l	a	-	-	v	t	i	c	0	0
15	<i>C. aconitifolius</i> #15469	s	a	b	c	5	3	l	d	-	-	v	-	0	0	0	0
16	<i>C. aconitifolius</i> #873	s	a	b	c	7	7	l	d	-	c	v	t	p	t	p	t
17	<i>C. aconitifolius</i> #1278	s	a	c	b	7	7	l	d	s	c	p	t	p	t	p	t
18	<i>C. aconitifolius</i> #706	s	a	c	c	5	5	l	d	-	-	v	g	i	c	0	0
19	<b><i>Cnidoscolus albibracteatus</i> # 1343</b>	p	a	c	c	7	5	l	a	-	-	v	c	v	c	0	0
20	<i>C. albibracteatus</i> #2449	p	a	b	b	7	3	l	d	s	c	v	c	0	0	0	0
21	<i>C. albibracteatus</i> #612	p	a	c	c	5	5	l	a	-	c	v	c	v	c	0	0
22	<b><i>Cnidoscolus albidus</i> #10493</b>	s	a	c	b	7	5	l	a	-	-	v	t	p	c	0	0
23	<i>C. albidus</i> #5015	s	a	c	b	5	5	l	a	s	c	v	g	i	c	0	0
24	<i>C. albidus</i> #8456	s	a	-	-	-	-	-	a	e	c	v	t	i	t	-	-
25	<i>C. albidus</i> #14863	s	a	c	c	5	5	l	a	e	c	p	t	p	t	0	0
26	<i>C. albidus</i> #4926	p	a	c	e	5	5	l	a	-	c	v	g	p	g	0	0
27	<b><i>Cnidoscolus egregius</i> #6965</b>	f	a	a	a	5	3	l	d	e	c	v	c	0	0	0	0

Ej.	Especies	Caracteres y estados de caracter														
		16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
1	<b>Cnidoscopus aconitifolius #13579</b>	e	c	n	e	0	s	a	p	i	g	b	1	a	0	a
2	<i>C. aconitifolius</i> #4065	e	m	n	i	1	b	a	-	i	g	n	0	b	a	a
3	<i>C. aconitifolius</i> #350	p	c	n	m	1	b	a	-	i	g	b	0	b	c	a
4	<i>C. aconitifolius</i> #255	p	c	n	m	1	b	a	p	i	g	n	0	b	b	0
5	<i>C. aconitifolius</i> #10198	-	-	n	b	1	b	b	l	i	g	b	1	b	b	0
6	<i>C. aconitifolius</i> #20578	p	c	n	e	1	b	b	p	i	g	n	1	b	b	0
7	<i>C. aconitifolius</i> #15914	e	c	n	i	0	s	b	l	i	g	n	1	b	f	0
8	<i>C. aconitifolius</i> #20174	e	m	n	i	1	b	b	e	i	g	b	0	b	e	b
9	<i>C. aconitifolius</i> #18452	b	-	e	b	1	a	b	p	i	g	n	1	b	0	0
10	<i>C. aconitifolius</i> #20174	b	c	e	i	0	s	b	e	i	g	b	1	b	e	b
11	<i>C. aconitifolius</i> #1298	b	c	e	e	0	s	b	p	i	g	n	1	b	b	0
12	<i>C. aconitifolius</i> #MSG232	i	c	n	b	1	b	a	p	i	g	n	0	b	0	0
13	<i>C. aconitifolius</i> #210	i	t	n	m	1	b	c	p	i	g	n	1	b	c	0
14	<i>C. aconitifolius</i> #458	p	t	n	m	-	-	c	l	i	g	n	1	b	0	0
15	<i>C. aconitifolius</i> #15469	e	c	n	e	1	b	c	p	i	g	-	1	0	0	0
16	<i>C. aconitifolius</i> #873	p	t	e	m	1	a	b	p	i	g	n	0	b	0	0
17	<i>C. aconitifolius</i> #1278	p	t	n	i	1	a	c	l	i	g	n	0	b	b	0
18	<i>C. aconitifolius</i> #706	i	-	n	m	1	a	b	p	i	g	n	1	b	0	0
19	<b>Cnidoscopus albibracteatus # 1343</b>	e	c	n	e	1	b	c	e	i	g	-	1	b	e	0
20	<i>C. albibracteatus</i> #2449	e	c	n	i	0	s	b	e	i	g	n	1	b	e	b
21	<i>C. albibracteatus</i> #612	b	c	n	i	0	s	b	p	i	g	b	1	0	0	0
22	<b>Cnidoscopus albidus #10493</b>	p	t	n	i	1	b	c	p	i	g	-	0	c	e	0
23	<i>C. albidus</i> #5015	i	-	n	e	1	b	c	p	i	g	b	0	e	g	f
24	<i>C. albidus</i> #8456	-	-	-	m	1	b	c	l	i	g	b	1	b	b	0
25	<i>C. albidus</i> #14863	p	t	n	i	1	b	c	l	i	g	n	1	g	h	e
26	<i>C. albidus</i> #4926	p	g	e	i	1	b	b	l	i	g	b	1	f	i	f
27	<b>Cnidoscopus egregius #6965</b>	v	c	n	i	-	-	c	p	i	g	b	1	0	g	c

Ej.	Especies	Caracteres y estados de caracter															
		0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
28	<b>Cnidoscolus tehuacanensis #7553</b>	f	a	a	a	5	3	l	a	m	c	v	g	0	0	0	0
29	<i>C. tehuacanensis</i> #6764	p	a	b	b	5	3	l	d	m	c	v	m	0	0	0	0
30	<i>C. tehuacanensis</i> #888	f	a	b	b	5	3	c	d	m	e	v	m	0	0	0	0
31	<i>C. tehuacanensis</i> #57	f	a	a	b	5	3	c	a	s	c	v	g	0	0	0	0
32	<i>C. tehuacanensis</i> #21691	f	a	a	a	5	3	c	d	s	c	v	m	0	0	0	0
33	<i>C. tehuacanensis</i> F. 1480898	f	a	b	a	7	3	c	d	s	c	v	m	0	0	0	0
34	<b>Cnidoscolus angustidens #939</b>	f	a	a	a	7	3	c	a	m	e	v	m	0	0	0	0
35	<i>C. angustidens</i> # 3(1)	f	a	a	a	5	3	c	a	m	c	v	g	0	0	0	0
36	<i>C. angustidens</i> sub. <i>orbiculatus</i> #65	f	a	b	b	7	3	c	a	m	c	v	m	0	0	0	0
37	<b>Cnidoscolus rostratus #4533</b>	s	a	b	b	7	3	l	a	s	c	a	c	0	0	0	0
38	<i>C. rostratus</i> #4068	s	a	c	b	7	5	l	a	s	c	v	t	v	c	0	0
39	<b>Cnidoscolus multilobus #4657</b>	s	a	f	e	7	5	l	a	-	-	v	-	e	c	0	0
40	<i>C. multilobus</i> #132aC	s	a	f	-	-	-	l	a	-	-	-	-	-	-	-	-
41	<i>C. multilobus</i> #294	s	a	e	e	7	3	l	a	-	c	a	c	0	0	0	0
42	<i>C. multilobus</i> F. 180857	s	a	f	e	5	3	l	a	-	e	a	c	0	0	0	0

Ej.	Especies	Caracteres y estados de caracter														
		16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
28	<b><i>Cnidoscolus tehuacanensis</i> #7553</b>	v	c	n	i	0	s	b	p	i	g	b	1	b	b	0
29	<i>C. tehuacanensis</i> #6764	v	m	e	i	1	b	b	l	i	g	b	0	b	b	0
30	<i>C. tehuacanensis</i> #888	v	m	n	e	1	b	b	l	i	g	n	1	b	b	0
31	<i>C. tehuacanensis</i> #57	b	g	n	e	1	b	b	l	i	g	n	1	b	b	0
32	<i>C. tehuacanensis</i> #21691	v	m	n	i	0	s	b	p	i	g	n	1	b	b	0
33	<i>C. tehuacanensis</i> F. 1480898	v	m	n	i	-	-	b	p	i	g	n	1	b	b	0
34	<b><i>Cnidoscolus angustidens</i> #939</b>	v	m	n	i	0	s	b	l	i	g	n	1	b	b	0
35	<i>C. angustidens</i> # 3(1)	v	g	n	i	0	s	b	l	i	g	n	0	b	b	0
36	<i>C. angustidens</i> sub. <i>orbiculatus</i> #65	v	m	n	i	0	s	a	p	i	g	b	1	b	b	0
37	<b><i>Cnidoscolus rostratus</i> #4533</b>	b	c	n	i	1	b	c	e	i	g	n	1	e	e	b
38	<i>C. rostratus</i> #4068	i	c	n	m	0	b	c	e	i	g	n	1	e	e	b
39	<b><i>Cnidoscolus multilobus</i> #4657</b>	e	c	n	e	1	b	a	-	i	g	-	0	0	b	0
40	<i>C. multilobus</i> #132aC	e	-	-	m	1	b	b	l	i	g	b	0	c	f	b
41	<i>C. multilobus</i> #294	b	c	n	m	0	s	b	p	i	g	b	1	b	0	0
42	<i>C. multilobus</i> F. 180857	i	c	n	e	0	s	c	l	i	g	b	0	c	f	b

## 12. APÉNDICE 2.

### Ejemplares examinados

#### *C. aconitifolius.*

**Morelos:** mpio. Cuernavaca, árbol que crece en el borde de la calle, D. Seigler, J. Ebinger, H. Clarke y K. Read 13579, (MEXU). **Jalisco:** mpio. La Huerta alrededor del km 8 del camino viejo de terracería a Nacastillo, que inicia en el km 63.5 (a un lado del Puente Arroyo Chamela) de la carretera Barra de Navidad-Puerto Vallarta, Calónico-Soto, Jorge, O. Téllez, A. Domínguez y J. Martínez 4065, (MEXU). **Oaxaca:** mpio. San Miguel Soyaltepec. Distr. Tuxtepec. Loc. 4 km al sur de la hidroeléctrica Temascal camino Temascal-Vertedor, L. Cortes, M. Sousa, R. Torres y R. Gereau 350, (MEXU); mpio. San Miguel Soyaltepec, Distr. Tuxtepec. Loc. Lado sur del vertedor de la Presa Temascal, L. Cortes, R. Torres y P. Tenorio 255, (MEXU); mpio. Soyaltepec. Dto. Tuxtepec. Loc. Vertedor de la Presa Miguel Alemán, al SO de Temascal, R. Torres y L. Cortes 10198, (MEXU); mpio. San Miguel Chimalapa, cultivado en un jardín, M. S. Geck MSG232, (MEXU); mpio. San Miguel Soyaltepec. Distr. Tuxtepec. Loc. 800 m. al Oeste del vertedor de la presa Temascal, L. Cortes y R. Torres C. 706, (MEXU). **Guerrero:** mpio. La Unión. Loc. En la desv. a El Cirián, a 2.2 km al NE de Las Juntas de Los Ríos y a 15.2 km al NE de La Unión, carr. La Unión-Coahuayutla, J.C. Soto 20578, (MEXU). **Michoacán:** mpio. Tuzantla. Loc. En la Cuesta del Venado, aprox. A 85.5 km al SO de Zitácuaro y a 7.5 km al SO de Paso de Tierra Caliente (Melchor Ocampo), carr. Zitácuaro-Huetamo, J. C. Soto 15914, (MEXU); mpio. Lázaro Cárdenas loc. Aprox. 10 km al N de Playa Azul y 4 km al N de La Mira, carr. Playa Azul-Arteaga-Uruapan, J. C. Soto 20174, (MEXU); mpio. Huetamo, loc. En Turitzio, 3 km al NE de Comburindio y a 15 km al SO de Huetamo, carr. Comburindio-Zirándaro, J. C. Soto 18452, (MEXU); mpio. Lázaro Cárdenas loc. Aprox. 10 km al N de Playa Azul y 4 km al N de La Mira. Carr. Playa Azul-Arteaga-Uruapan, J. C. Soto 20174, (MEXU); mpio. Zitácuaro, Loc. En la Encarnación, 4.5 km al SO de Zitácuaro, carr. Zitácuaro-Huetamo, J. C. Soto 15469, (MEXU). **San Luis Potosí:** Maleza al borde de la carretera, 70, 53.5 millas al E de Río Verde, Gary J. y M. E. Breckon 1298, (MEXU). **Veracruz:**

mpio. Totutla, Barranca Dos Ríos, A. Espíritu y J. L. Martínez 210, (MEXU); mpio. Actopan, El Descabezadero, 2.7 km al O de Chicuasen, L. Orea 458, (MEXU); mpio. Emiliano Zapata, Loc. Barranca de San Antonio, 1 km al noroeste de Corral Falso, W. Márquez 873, (MEXU); Barra platanar, J. Dorantes *et. al.* 1278, (MEXU).

*C. albibracteatus.*

**Guerrero:** mpio. Juan Escudero, Loc. Tierra Colorada, frente a la desembocadura Río Papagayo al Río Omitlán, H. Kruse 1343, (MEXU); mpio. Pilcaya, loc. Piedras Negras 9 km al E, R. Cruz 2449, (MEXU); mpio. José Azueta, loc. El Sandial a 1.5 km al NO, M. Gual 612, (MEXU).

*C. albidus.*

**San Luis Potosí:** mpio. Ciudad de Maíz, entre El Porvenir y Puerto de Lobos, 9 millas al noroeste de Ciudad del Maíz por la carretera, R. McVaugh 10493, (MEXU); mpio. Tamasopo cañón, C. G. Pringle 5015, (MEXU); mpio. Santa María del Río, Loc. Cerro al SE de Sánchez, Rzedowski 8456, (MEXU). **Guanajuato:** mpio. Xichú, entre mina Aurora y Xichú, R. McVaugh 1486, (MEXU). **Hidalgo:** mpio. Jacala de Ledesma, ladera cerca del km 275/276 en la carretera NE de Jacala, H. E. Moore 4926, (MEXU).

*C. egregius.*

**Puebla:** mpio. San José Miahuatlán, loc. “Cerro Petlanco” 9-10 km al S de Axusco, A. Salinas y V. Juárez 6965, (MEXU).

*C. tehuacanensis.*

**Puebla:** mpio. Caltepec, Loc. “Cerro Coatepec” al SO de San Luis Atlotitlán, A. Salinas, A. Ocampo y A. Ramírez 7553, (MEXU); Mpio. Coxcatlán Loc. 2 km al SE de San Rafael, A. Salinas 6764, (MEXU); Cerro Viejo, A. Valiente, C. Montaña, N. Hinke,

G. Godines y H. Godines 888, (MEXU); mpio. Coxcatlán. Loc. Por el camino que lleva a las compuertas, H. Cervantes y M. López 57, (MEXU); mpio. Tehuacán, en Meseta San Lorenzo a 8 km al O de Tehuacán, camino a Tecamachalco, E. M. Martínez, A. García y A. Salinas 21691, (MEXU); mpio. Tehuacán Loc. Santa Ana Teloxtoc, E. V. Santana s.n. (MEXU).

*C. angustidens.*

**Puebla:** Mpio. Izúcar de Matamoros Loc. Base del Cerro Teponaxtle frente a la Cascada la Rejilla, Raboso, E. Guízar 939, (MEXU); loc. Huajuapán, E. Saavedra 3(1), (MEXU); mpio. Tehuiztzingo loc. 1 km al N de Jaulilla, R. Fernández 657, (MEXU).

*C. rostratus.*

**Puebla:** mpio. Totoltepec, loc. 2.5 km al NW de Santa Cruz Nuevo, en la base del cerro El Chorrillo, E. Guízar y A. G. Miranda 4533, (MEXU); mpio. Petlalcingo, loc. 3 km de Petlalcingo, llegando por Acatlán de Osorio, E. Guízar y G. Herrera 4068, (MEXU).

*C. multilobus.*

**Puebla:** mpio. Tlatlauquitepec, loc. Portezuelo, J. L. Contreras 4657, (MEXU); mpio. Xochitlán de Vicente Suárez Loc. Texcalapa, A. Cruz 132ac, (MEXU); Mpio. Piedras Negras loc. El Salto, 9 km al NE de La Ceiba, A. Campos, G. Toriz y O. Téllez 294, (MEXU); loc. El santo, T. D. Pennington y J. Sarukhan s.n. (MEXU).