



**BENEMÉRITA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE PUEBLA**

---

**FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**Análisis filogenético de *Cnidoscolus* sect. *Calyptosolen*  
(Euphorbiaceae) con base en caracteres estructurales**

**Tesis que para obtener el título de  
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**Presenta:**

**ROSA MARÍA MORENO RIVERA**

**DIRECTORA:**

**DRA. AGUSTINA ROSA ANDRÉS HERNÁNDEZ**

**CODIRECTORA:**

**DRA. HORTENSIA CARRILLO RUIZ**



**FEBRERO 2022**



**BENEMÉRITA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE PUEBLA  
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS  
MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

---

**H. Puebla de Z. a 7 de febrero de 2022**

**Asunto: Voto Aprobatorio**

**Comité Académico del Posgrado  
PRESENTE**

Por medio de la presente se hace constar que se revisó y aprobó la tesis titulada:

**“Análisis filogenético de *Cnidoscolus* sect. *Calyptosolen* (Euphorbiaceae) con base en caracteres estructurales”**

Que presenta la estudiante **Rosa María Moreno Rivera** con número de matrícula **219470575**, aspirante al grado de **Maestra en Ciencias Biológicas**, de la Línea de Generación y Aplicación del Conocimiento: **“Sistemática”**, notificamos que la tesis reúne los requisitos y se aprueba para su réplica oral en el examen de grado.

Por lo tanto, emitimos los **VOTOS APROBATORIOS** como miembros del **Comité de Jurado de Examen de Grado** como a continuación se indica:

Tutor Interno: DRA. SOMBRA PATRICIA RIVAS ARANCIBIA

Tutor Externo: DR. JORGE ALBERTO GUTIÉRREZ GALLEGOS

Revisor: M. en C. CARLOS ALBERTO HERNÁNDEZ JIMÉNEZ

Agradecemos de antemano la atención que se sirva prestar a la presente.



## DECLARATORIA DE NO PLAGIO

Yo, Licenciada en Biología, Rosa María Moreno Rivera, con número de matrícula 219470575, alumna de la maestría en Ciencias Biológicas de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, declaro que la tesis, la cual lleva por título:

### **Análisis filogenético de *Cnidoscolus* sect. *Calyptosolen* (Euphorbiaceae) con base en caracteres estructurales**

Es el producto original de mi trabajo y no existe plagio de ninguna naturaleza en ella. Declaro también que el trabajo de otros autores ha sido debidamente citado a lo largo de la presente tesis y que no ha sido usada para otro trámite de graduación.

Atentamente



Lic. en Biología, Rosa María Moreno Rivera

Puebla, Pue. Febrero de 2022

## ***Agradecimientos***



Agradezco el apoyo económico otorgado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología CONACyT, con número de CVU 999772; a la Vicerrectoría de Estudios de Posgrado (VIEP) y a la Maestría en Ciencias Biológicas, incluida en el Programa Nacional de Posgrados de Calidad (PNPC) con clave 005671, por todo el apoyo recibido durante los estudios de Maestría, así como para el proceso de obtención de grado.

De manera especial agradezco a los miembros de mi comité tutorial, Dra. Hortensia Carrillo Ruiz, Dra. Sombra Patricia Rivas Arancibia y al Dr. Jorge Alberto Gutiérrez Gallegos, por todo su apoyo; de igual manera, al revisor externo, M. en C. Carlos Alberto Hernández Jiménez; quienes contribuyeron en el enriquecimiento de este trabajo con sus acertadas observaciones, las cuales fueron decisivas para el escrito final.

También quiero hacer mención y agradecer infinitamente por las facilidades otorgadas para la realización de este trabajo, así como del apoyo incondicional y su calidad humana a mi directora de tesis, Dra. Agustina Rosa Andrés Hernández.

## ÍNDICE GENERAL

Resumen.....	1
1. Introducción.....	2
2. Antecedentes.....	4
2.1. Taxonomía y filogenia.....	4
2.2. Arquitectura foliar.....	9
2.3. Anatomía de la madera.....	10
2.4. Distribución en México de la sección <i>Calyptrosolen</i> .....	14
2.5. Otros estudios.....	14
2.6. Estudios con análisis multivariados (PCA y UPGMA).....	16
3. Justificación.....	19
4. Hipótesis.....	19
5. Objetivo General.....	19
6. Objetivos específicos.....	20
7. Material y Métodos.....	20
7.1. Selección de especies.....	20
7.2. Trabajo de campo.....	20
7.3. Trabajo de gabinete.....	21
7.4. Trabajo de laboratorio.....	22
7.4.1. Arquitectura foliar.....	22
7.4.2. Anatomía de la madera.....	23
7.5. Polarización de caracteres.....	24
7.6. Análisis multivariados (PCA y UPGMA).....	24
7.7. Análisis filogenéticos.....	24
8. Resultados.....	25
8.1. Caracteres estructurales foliares, florales, fruto y semilla.....	25
8.1.1. Caracteres cuantitativos.....	25
Lámina.....	25
Pecíolo.....	26

Estructura floral.....	26
Fruto.....	27
Semilla.....	28
8.1.2. Caracteres cualitativos.....	28
Hábito.....	28
Arquitectura foliar.....	29
Tricomas.....	31
Glándulas peciolares.....	31
Estructuras florales.....	31
Fruto.....	32
Semilla.....	32
8.2. Anatomía de la madera.....	37
8.2.1. <i>C. angustidens</i> .....	37
8.2.2. <i>C. liebmanni</i> .....	39
8.2.3. <i>C. multilobus</i> .....	41
8.2.4. <i>C. rostratus</i> .....	43
8.2.5. <i>C. tehuacanensis</i> .....	45
8.2.6. <i>C. tubulosus</i> .....	47
8.2.7. <i>Manihot pauciflora</i> .....	49
8.2.8. <i>Jatropha neopauciflora</i> .....	51
8.3. Análisis multivariados (PCA).....	53
8.4. Análisis multivariados(UPGMA).....	58
8.5. Análisis filogenéticos.....	60
9. Discusión.....	65
9.1. Arquitectura foliar.....	65
9.2. Estructuras florales, fruto y semilla.....	67
9.3. Anatomía de la madera.....	68
9.4. Análisis multivariados (PCA y UPGMA).....	74
9.5. Análisis filogenéticos.....	75
10. Conclusiones.....	83

11. Literatura citada.....	84
----------------------------	----

## ÍNDICE DE FIGURAS

Fig. 1. Caracteres morfológicos.....	34
Fig. 2. Frutos y semillas.....	35
Fig. 3. Patrones de venación.....	36
Fig. 4. Anatomía madera <i>C. angustidens</i> .....	38
Fig. 5. Anatomía madera <i>C. liebmannii</i> .....	40
Fig. 6. Anatomía madera <i>C. multilobus</i> .....	42
Fig. 7. Anatomía madera <i>C. rostratus</i> .....	44
Fig. 8. Anatomía madera <i>C. tehuacanensis</i> .....	46
Fig. 9. Anatomía madera <i>C. tubulosus</i> .....	48
Fig. 10. Anatomía madera <i>Manihot pauciflora</i> .....	50
Fig. 11. Anatomía madera <i>Jatropha neopauciflora</i> .....	52
Cuadro 7. Resultados del análisis PCA 8 especies y 58 caracteres.....	54
Fig. 12. PCA para 58 caracteres de 8 especies.....	56
Fig. 13. UPGMA para 58 caracteres de 8 especies.....	59
Cuadro 9. Polarización de caracteres cualitativos y cuantitativos de nueve especies y 24 caracteres.....	60
Fig. 14. Cladograma de parsimonia del análisis filogenético.....	64

## **Anexos**

Cuadro 1. Selección de taxones.....	92
Cuadro 2. Polarización de 58 caracteres.....	94
Cuadro 3. Atributos morfológicos de las especies Sect. <i>Calyptosolen</i> y grupos externos.....	97
Cuadro 4. Atributos morfológicos y de la madera Sect. <i>Calyptosolen</i> y grupos externos.....	99
Cuadro 5. Atributos de la madera Sect. <i>Calyptosolen</i> y grupos externos.....	100
Cuadro 6. Matriz de caracteres codificados de 15 especies y 58 caracteres.....	101
Cuadro 8. Matriz codificada de especies sometidas a análisis de parsimonia para 9 especies y 24 caracteres.....	102
Constancia de participación en Congreso.....	103

## **Apéndices**

Apéndice 1. Mapa de México con distribución de especies de la sección <i>Calyptosolen</i> .....	104
Apéndice 2. Mapa de distribución de especies de la sección <i>Calyptosolen</i> en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán.....	105
Apéndice 3. Reconstrucción filogenia ITS sección <i>Calyptosolen</i> por Maya-Lastra & Steinmann, 2019.....	106
Apéndice 4. Reconstrucción filogenia cloroplasto ( <i>psbA-trnH</i> y <i>trnL-trnF</i> ), sección <i>Calyptosolen</i> por Maya-Lastra & Steinmann, 2019.....	107
Apéndice 5. Ejemplares examinados Herbario MEXU.....	108

## Resumen

La sección *Calyptrosolen* contiene 25 especies con distribución en México. Recientemente una reconstrucción filogenética del género apoyada por evidencia molecular sugiere que el género y la sección *Calyptrosolen* son monofiléticas. Sin embargo, algunos clados muestran politomía. En este sentido, el objetivo del presente estudio fue hacer un análisis filogenético con base en caracteres estructurales de la flor, arquitectura foliar, anatomía de la madera, con ello resolver las relaciones de parentesco de las especies que constituyen la sección, y ratificar su monofilia. Se recolectaron especímenes pertenecientes a ocho especies de *Cnidoscolus* en los Estados de Puebla y Oaxaca, de estas, seis pertenecen a la sección *Calyptrosolen* y dos que fueron tratadas como grupo externo. Los órganos vegetativos se procesaron mediante la técnica de diafanización para la hoja y microtecnica de la madera para el caso del tallo. Además, se examinaron los ejemplares de las especies de la sección *Calyptrosolen* depositados en el Herbario Nacional de México (MEXU) y se consultaron fuentes bibliográficas para obtener información de las especies que no fue posible recolectar en campo. Se conformó una base de datos de caracteres cualitativos y cuantitativos para elaborar una matriz básica de datos. Los caracteres cuantitativos se delimitaron de acuerdo con intervalos de clase con base en la fórmula de Sturges. Un análisis de componentes principales (PCA) y de conglomerados (UPGMA) fueron efectuados. Se obtuvieron cuatro grupos. Los caracteres de la anatomía de la madera resultaron los más informativos. La misma matriz fue sometida a una búsqueda heurística no ordenada de máxima parsimonia para poner a prueba la monofilia y las relaciones de parentesco entre las especies de la sección, 24 caracteres del análisis de componentes principales y nueve taxa. El análisis filogenético reveló que la sección *Calyptrosolen* es monofilética por los caracteres de ausencia de braquiblastos, lámina lobulada, porosidad difusa y ancho de radios intervalo 31.06-39.44  $\mu\text{m}$ . Las relaciones internas en la sección estuvieron apoyadas por el tipo de cáliz de flor femenina tipo hipocrateriforme, diámetro de fibras intervalo 17.28-20.21  $\mu\text{m}$ , lámina de 5-7 lóbulos, ápice de la carúncula de tipo deltoide, posición de la carúncula que sobrepasa el ápice de la semilla, distribución de vasos solitarios del intervalo 47-55%; ancho de radios intervalo 39.45-47.83  $\mu\text{m}$ ; pared de fibras intervalo 1.84-1.97  $\mu\text{m}$ , carúncula reducida y diámetro de vasos del intervalo de 69-79  $\mu\text{m}$ .

**Palabras clave:** Anatomía de madera, análisis multivariados, arquitectura foliar, Parsimonia.

## 1. Introducción

La familia Euphorbiaceae ocupa el sexto lugar en diversidad en el nivel mundial, está integrada por las subfamilias, Phyllanthoideae, Oldfieldioideae, Acalyphoideae, Euphorbiadeae y Crotonideae. *Cnidoscolus* Pohl se clasifica dentro de Crotonoideae, tribu Manihoteae, una de las seis tribus con distribución en México y representada por *Cnidoscolus* y *Manihot* (Steinmann, 2002). *Cnidoscolus* es un género americano con una diversidad incierta (50 a 99 especies). Su distribución abarca desde el sur de Estados Unidos hasta el norte de Argentina, incluidas las Antillas. México es el segundo territorio más diverso y presenta un alto grado de endemismo (Martínez-Gordillo, *et al.* 2002; Steinmann, 2002; Villaseñor, 2016; Maya-Lastra y Steinmann, 2018, 2019). *Cnidoscolus* también presenta gran diversidad morfológica respecto al hábito de sus especies, misma que incluye árboles, arbustos y hierbas que presentan abundante látex color blanco, tricomas urticantes y hojas palmatilobadas, además de glándulas en la unión del peciolo con la lámina (Martínez-Gordillo, *et al.* 2002; Maya-Lastra y Steinmann, 2019). Una propuesta taxonómica infragenérica de *Cnidoscolus* fue publicada por McVaugh (1944), quien dividió a *Cnidoscolus* en cinco secciones; I. *Jussieuia*, con las subsecciones *Urnigerae* y *Urentes*; II. *Cnidoscolus*, con las subsecciones *Phyllacanthae*, *Eunidoscolus* y *Victorinia*; III. *Calyptosolen*; IV. *Vitifoliae* y V. *Platyandrae*. Posteriormente Fernández-Casas (2006) propuso la sexta sección *Graminifolius*, para incluir a *Cnidoscolus graminifolius* Fern.Casas. Maya-Lastra y Steinmann (2019b) publicaron la filogenia de *Cnidoscolus* y propusieron dos secciones más, resultando un total de ocho. La sección *Acrandrae*, que incluyen a *Cnidoscolus acrandus* (Urb.) Pax & K.Hoffm. que McVaugh (1944) había clasificado en la subsección *Victorinia*, sección *Cnidoscolus*; y la sección *Oligandrae*, que McVaugh (1944) la consideró sinónimo de *Calyptosolen*. Específicamente *Calyptosolen*, según McVaugh (1944), está conformada por especies de México y de América Central y se reconocen por presentar glándulas carnosas o frescas sobre el peciolo, hojas palmatinervias y siete a diez estambres monadelfos dispuestos en dos verticilos. En México se distribuyen 25 especies pertenecientes a la sección *Calyptosolen*, concentradas mayormente en la selva baja caducifolia.

Maya-Lastra y Steinmann (2019b) efectuaron una reconstrucción filogenética de *Cnidocolus*, con base en marcadores moleculares de la región nuclear (ITS), del cloroplasto (*psbA-trnH*, *trnL-trnF*) y como evidencia morfológica incluyeron las glándulas peciolares, disposición del androceo y patrón de venación primaria foliar. Estos autores obtuvieron dos clados, el primero corresponde a especies con distribución en América del Norte y América Central. El segundo clado presentó especies con distribución en América del Sur. En el clado con especies en el norte de América se encuentra toda la sección *Calyptrosolen*, donde incluyeron 21 especies. Sin embargo, resulta interesante que en este análisis se recuperan solo tres subgrupos y diversas especies presentan una posición incierta. En este sentido, se considera que las relaciones de parentesco dentro de *Calyptrosolen* requieren ser atendidas. Por ello, este estudio tiene el objetivo de esclarecer las relaciones filogenéticas dentro de la sección mediante el empleo de caracteres reproductivos y vegetativos, entre estos, la arquitectura foliar y la anatomía de la madera.

## 2. Antecedentes

### 2.1. Taxonomía y filogenia

El género *Cnidoscolus* tiene una historia taxonómica compleja y la delimitación del género había sido controversial, desde Linneo se circunscribieron dentro de *Jatropha* L. a especies que actualmente pertenecen a *Cnidoscolus* (*Jatropha herbacea* L. y *Jatropha urens* L.); lo que llevó a muchos botánicos a continuar con la inclusión de especies descritas por ellos dentro de *Jatropha* (Desrousseae, 1797; Michaux, 1803; Willdenow, 1805; Humboldt, 1817; Müller, 1865; Pax, 1910). Fue Pohl (1827) el primero que trabajó en la circunscripción del género *Cnidoscolus*, ya que tenía un amplio conocimiento del grupo, que lo llevó a delimitarlo y a colocarlo como cercano a *Manihot* Mill., así como establecer la especie tipo *Cnidoscolus hamosus* Pohl. Posteriormente Baillon (1858) ya había reconocido a *Cnidoscolus* diferente de *Jatropha* por su estructura floral ya que presenta flores petaloides. Por otro lado, Müller Argovensis (1865) trató a las especies de *Cnidoscolus* como una sección de *Jatropha* con dos subsecciones por la presencia de flores pistiladas con perianto libre en *Eunidoscolus*, en *Calyptosolen* por perianto sintépalo (Breckon, 1979). Posteriormente Pax (1890) eleva al rango de subgénero, aunque dentro de *Jatropha*; éste mismo autor en 1910, sugirió seis secciones basadas en el número de estambres; las secciones *Vitifoliae* y *Hamosae*, contienen especies de Sudamérica que presentan de 15 a 30 estambres y de tres a seis verticilos; la sección *Oligandrae* con tres especies del sur de Brasil desarrollan de seis a ocho estambres dispuestos irregularmente; la sección *Platyandrae*, con una sola especie de Cuba; la sección *Jussieuia* y sección *Calyptosolen* con diez estambres. Pax (1910) también definió la sección *Calyptosolen* con base a caracteres florales tales como, estrecho tejido conectivo en las anteras, dos verticilos de estambres fértiles y un disco basal persistente bajo el ovario. Más adelante, Pax y Hoffmann (1919-1931) elevaron a *Cnidoscolus* a género y transfirieron las especies incluidas en *Jatropha* a *Cnidoscolus* (Breckon, 1975).

McVaugh (1944) reconoció a *Cnidoscolus*, diferenciándolo de *Jatropha* con base en una sola envoltura floral blanca, tricomas urticantes y glándulas peciolares

distintivas. Asimismo, con base en trabajos previos de Müller (1866), Pax (1890, 1910), y Pax y Hoffmann (1931), dividió a *Cnidoscolus* en cinco secciones: **I.** Sección *Jussieuia* con glándulas papiliformes, hojas venadas palmeadas y lobadas, con dos subsecciones, *Urnigerae* con diez estambres y una especie de Brasil y la subsección *Urentes* con un verticilo interno de filamentos monadelfos, especies de México, Antillas y Argentina; **II.** Sección *Cnidoscolus* con hojas pinnatinervias, glándulas peciolares ausentes y con tres subsecciones, *Phyllacanthae* con diez estambres, dos verticilos, tres carpelos; subsección *Eunidoscolus* con 15-20 estambres, tres a cuatro verticilos, tres carpelos, endocarpo duro, especies de Sudamérica; subsección *Victorinia* con 15 estambres, agrupados no verticilados en una columna, cinco carpelos, especies de Cuba y República Dominicana; **III.** Sección *Calyptrosolen* con glándulas peciolares solitarias o en pares en la base del peciolo, hojas venadas palmeadas y estambres monadelfos de siete a diez, filamentos en dos verticilos, especies de México y América Central. **IV.** Sección *Vitifoliae* con hojas palmeadas venadas, hojas con lóbulos de tres a cinco inconspicuos, glándulas peciolares papiliformes, estambres 15-20 (28) y tres a seis verticilos, de Sudamérica; **V.** Sección *Platyandrae* con hojas compuestas, glándulas peciolares desconocidas, estambres de ocho a diez, y dos verticilos, especies de Cuba. Además, Fernández-Casas (2006) propone una sexta sección, *Graminifolius*, para incluir una especie de Brasil descrita por él, *Cnidoscolus graminifolius*, de hábito herbáceo sin tricomas urticantes, tricomas muy cortos solo en el epicarpio y en el regma; hojas gramínoideas sésiles, sin glándulas en lámina ni glándulas en el ápice del peciolo, con venas paralelinervas; flores de color crema, las masculinas ligeramente pedunculadas, corola hipocrateriforme soldada a tubo casi cilíndrico, con parte de pétalos libres; estambres 18-25 en cuatro o cinco verticilos; flores femeninas generalmente solitarias, pedúnculo pubescente hirsuto, cinco pétalos libres a la base color crema. Así también, Fernández-Casas (2001, 2002, 2002b, 2003, 2004, 2005, 2005b, 2006, 2007, 2008, 2008b, 2012) contribuyó en la descripción y publicación de especies del género *Cnidoscolus*. Maya-Lastra y Steinmann (2019b) reconocieron un total de ocho secciones; las mencionadas arriba y recuperan a la Sección *Acrandrae* (antes Subsección *Victorinia*, Sección

*Cnidoscolus*); y la Sección *Oligandrae* (relegada como sinónimo de la Sección *Calyptrosolen*) que incluye a tres especies de Brasil que presentan de siete a ocho estambres libres en dos verticilos, fruto indehiscente y glándulas peciolares de tipo laminar.

Por otro lado, Miller y Webster (1962), aclararon la posición taxonómica entre *Cnidoscolus* y *Jatropha*; con base en la anatomía peciolar, morfología del polen y citología, tomaron para su estudio a tres especies de la sección *Jussieuia* subsección *Urentes*, *Cnidoscolus stimulosus* (Michx.) Engelm. & A. Gray, *C. texanus* (Müll.Arg.) Small y *C. urens* (L.) Arthur; y dos especies de la sección *Calyptrosolen*, *C. angustidens* Torr. y *C. tubulosus* (Müll.Arg.) I.M.Johnst; mencionan que *Cnidoscolus* presenta trazas peciolares en elipse, con número de cromosomas  $X=9$  y granos de polen foraminados; en cambio *Jatropha* tiene  $X=11$ , granos de polen no aperturados y trazas peciolares medianamente fusionadas; adicionan que, *Cnidoscolus* está mayormente emparentado con *Manihot*, ambos incluidos dentro de la tribu Manihoteae, ya que presentan solo una envoltura floral y un número de cromosomas de  $X=9$ .

Para establecer afinidades filogenéticas en Euphorbiaceae, Webster (1994) utilizó caracteres estructurales como laticíferos, tricomas, estomas, así como la morfología del polen y la morfología floral. Además, menciona que la estructura de la inflorescencia en la familia presenta normalmente un dicasio, evidente en los géneros *Cnidoscolus* y *Jatropha*, los cuales han evolucionado a un dicasio compuesto. También, indica que en *Cnidoscolus* y *Manihot* la corola está ausente y el cáliz puede ser petaloide. Sin embargo, Webster (1994) cita que Croizat (1943) sugirió que el perianto de *Cnidoscolus* es corolino y el cáliz se perdió. Indica que el androceo anteriormente fue utilizado para diagnosticar subtribus o géneros, pero en el caso de *Cnidoscolus* o *Jatropha* es difícil saber si las proyecciones que se encuentran sobre la columna estaminal representan a los estaminoides o a un pistiloide; y en anteras, Baillon (1873) mencionó que no se puede verificar si son extrorsas o introrsas por su situación transicional. Posteriormente Webster (2014), señala que los sépalos son petaloides en *Cnidoscolus* y *Manihot*, esta parte floral es un carácter diagnóstico y añade que la separación de sexos en las

inflorescencias de *Cnidoscolus* y *Jatropha* previenen la autogamia, ya que las flores pistiladas terminan en un eje principal y abren antes que las flores estaminadas.

Por otro lado, Thakur y Patil (2011) mencionan que el pistilo de las euforbiáceas consiste en cinco carpelos, típica flor pentámera diclamídea con perianto heteroclamídeo en la que ocurrió una reducción. Se sugiere que el androceo también es un caso de evolución por reducción, ya que en estudios anatómicos florales de géneros como *Manihot* y *Croton* se evidencia la reducción tanto en el número de verticilos como el número de estambres. Sin embargo, Maya-Lastra y Steinmann (2019b) indican que el verticilo de las flores de *Cnidoscolus* permanece sin aclarar ya que existe la duda si los tépalos son homólogos a pétalos o sépalos, indican que las flores estaminadas y pistiladas son relativamente uniformes con tépalos imbricados que varían en el grado de connación; la mayoría de las flores son sintépalas aunque algunas pueden ser polipétalas.

Recientemente Maya-Lastra y Steinmann (2019b) presentaron el análisis filogenético de *Cnidoscolus*, con base en datos moleculares de las regiones del cloroplasto *psbA-trnH* y *trnL-trnF* e ITS nuclear, así como tres caracteres morfológicos (glándulas peciolares, disposición del androceo, venación primaria foliar), mapeados en su hipótesis filogenética comprueban que el género *Cnidoscolus* es monofilético, conformado por el clado norte que incluye especies del Norte y América Central, mientras que el clado sur incluye especies principalmente con distribución en Sudamérica. Estos autores indican que la reconstrucción ITS recupera las secciones (*sensu* McVaugh, 1944) con cambios menores; si bien no incluyeron en su estudio a la sección *Graminifolius* y la sección *Platyandrae* por falta de ejemplares. En cuanto al mapeo de los caracteres morfológicos describen que el estado hipotético ancestral del género es la presencia de hojas palmatinervias, así como el androceo con dos verticilos de estambres. Las glándulas peciolares son distintivas del género con excepción de unas pocas especies que no presentan este rasgo, siendo el tipo de glándula fresca o carnosa la que exhibe la mayoría del clado norte, excepto *C. souzae*, con el tipo de glándula estipitada. La sección *Calyptrosolen* es monofilética, sin embargo, únicamente tres clados menores se recuperan como monofiléticos en ambos análisis. En los

cladogramas ITS y cloroplasto, la mayoría de las especies tienen una baja resolución en sus relaciones filogenéticas ya que presentan politomías. Por ejemplo, las especies *C. aconitifolius*, *C. albidus*, *C. megacanthus* y *C. tehuacanensis* en el análisis ITS presentan incongruencias, por lo cual refieren que es débil el soporte en algunas de sus relaciones.

Relacionado con la sección *Calyptrosolen*, Breckon (1975) había trabajado ampliamente con estas especies, indicando las posibles relaciones de parentesco entre ellas, tomó un rasgo que refirió podría ser de importancia taxonómica, el de la médula de los tallos septada a maciza, ya que especies mexicanas presentan variación en este atributo. La condición más común es que la médula se vuelve septada en los tallos elongados. En *C. spinosus*, *C. albidus* y *C. rostratus* la condición septada se desarrolla o no tardíamente en plantas vivas, sin embargo, las placas se separan cuando están secas; en *C. elasticus*, *C. souzae*, *C. maculatus* y *C. tepiquensis* la médula permanece maciza después de secarse; mientras que en *C. sinaloensis*, *C. megacanthus* y *C. rotundifolius* la médula septada puede o no formarse con la edad o por el secado. Señaló que la abundancia, localización, longitud y duración de los tricomas urticantes y la naturaleza de sus pedicelos son de valor diagnóstico, así como la presencia de glándulas en la unión de la lámina con el pecíolo; en este aspecto indica que existen dos tipos de glándulas peciolares; el primero consiste en glándulas que surgen lateralmente y que parecen ser una extensión de la base laminar engrosada en forma de C o de U y que se oscurecen; y el segundo tipo son las que surgen directamente de la superficie adaxial del pecíolo debajo de la lámina y pueden ser solitarias, en pares o en más de tres. Además, con respecto a las estructuras florales indica que, las flores estaminadas son de corta duración, perdurando solo de uno a dos días y caen con facilidad. Por otro lado, comenta que las flores pistiladas se producen con menos frecuencia, por lo cual resultó difícil su recolección; además considera que la similitud que presentan las flores pistiladas no ayudó a distinguir entre especies. En cuanto al perianto indica que la envoltura floral es de naturaleza petaloide. Asimismo, la forma, tamaño y coloración de la testa de la semilla y carúncula muestran ser de importancia en la taxonomía de los taxa mexicanos y de América Central; las

semillas moteadas pueden ser gris, café y marrón, el tamaño de la semilla frecuentemente es importante para separar las especies relacionadas cercanamente y de la carúncula reconoció cuatro tipos; en las especies de arbustos desérticos observó el primero, siendo la carúncula pálida y relativamente delgada. El segundo tipo lo observó en *C. albidus*, *C. rotundifolius* y *C. angustidens* donde la carúncula es larga y gruesa con margen entero y excede del ápice de la testa con la base cordada alrededor del micrópilo. El tercer tipo lo presentaron *C. jurgensenii* (*C. tubulosus*), *C. spinosus* y *C. megacanthus*, siendo similar a las carúnculas anteriores, pero relativamente más pequeña en tamaño y no excede el ápice de la testa. El último tipo es visto en *C. maculatus*, *C. rostratus* y *C. tepiquensis* donde es muy reducida y no excede el micrópilo ni el ápice de la testa. Asimismo, informó que es poco conocida la polinización, ya que observó mariposas, abejas, moscas y avispa quienes visitan a *C. jurgensenii* en el valle de Oaxaca; y mariposas, abejas y avispa en Veracruz y Yucatán con *C. aconitifolius ssp. aconitifolius*, por lo cual sugiere que no hay especialización en el sistema de polinización para los taxa herbáceos. En adición, Webster (2014) señala que la polinización en *Cnidocolus* es moderadamente especializada por lepidópteros (mariposas, polillas) y colibríes.

## 2.2. Arquitectura foliar

En la familia Euphorbiaceae las estructuras vegetativas presentan una alta variabilidad, pero en general el patrón de venación en la familia es mayormente broquidódroma (Webster, 2014). Éste como otros rasgos se pueden observar y describir a través de la arquitectura foliar, permitiendo con ello la caracterización de géneros, ya que son estructuras que pueden dar soporte a la clasificación en el nivel supra e infragenérico (Andrés-Hernández y Terrazas, 2006). Estudios que evidencian la importancia de la arquitectura foliar son los realizados por Murillo (2001), con especies de la subtribu *Conceveibinae*, en el cual utilizó el patrón de venación secundaria, el número de venas terciarias, el desarrollo, el arreglo y la forma de las areolas, como caracteres más útiles para separar especies o grupos de especies. También indica que, las areolas son de importancia para separar las secciones *Conceveiba* y *Gavarretia*, ya que en la primera son incompletas o bien

desarrolladas y en la segunda presentan tienen un desarrollo imperfecto. Lozano y Murillo (2001) estudiaron *Dysopsis*, donde incluyeron especies y subespecies, mismas que pudieron separar al elevarlas de rango, esto con base a caracteres de la lámina foliar, número de venas secundarias y otros más correspondientes a las flores estaminadas. Asimismo, indica que los patrones de la arquitectura foliar en *Dysopsis* son homogéneos, donde la venación es de tipo pinnada craspedódroma, la venación terciaria es reticulada y las areolas son bien desarrolladas con forma cuadrangular a poligonal sin vénulas incluidas.

Cervantes *et al.* (2009) analizaron la variación de 30 caracteres de arquitectura y anatomía foliar de *Bernardia* Hout. Ex Mill. y de otros géneros de la Subfamilia Acalyphoideae. Caracteres tales como el sistema de venación, la disposición de venas secundarias y terciarias, el tipo de areolas, ubicación de estomas, tipo de cristales, entre otros. Con ello señalan que a pesar de que encontraron variación foliar dentro de *Bernardia*, las especies de todas sus secciones comparten un considerable número de caracteres que soportan su identidad.

Recientemente, Fayed *et al.* (2020) evaluaron 57 caracteres morfológicos y de patrones de venación de 21 taxa de *Euphorbia* L. de Egipto; algunos de los cuales son, arreglo, forma y organización de la lámina, lóbulos, tipo de margen, tipo de dientes, tipo de ápice, ángulo y base de la lámina, tipo de venación primaria, secundaria, terciaria; con la finalidad de evaluar la importancia que tienen estos caracteres como indicadores en la segregación del género en distintas secciones, así como el de discriminar las relaciones cercanas entre las especies y con ello construir una clave taxonómica.

### 2.3. Anatomía de la madera

El primer estudio de anatomía de la madera en la familia Euphorbiaceae fue publicado por Pax (1884), para después ser tratado a detalle por Radlkofer y Slereder (1908). Metcalf y Chalk (1950) sintetizaron diversos de estos datos en su trabajo de la anatomía de las dicotiledóneas (Webster, 2014). Como resultado

Phyllanthoideae y Oldfieldioideae parecen ser las subfamilias que presentan las estructuras menos especializadas; lo anterior evidenciado por fibras de pared engrosada y no septadas, abundante parénquima axial y elementos de vaso con perforaciones escalariformes; en cambio, Acalyphoideae, Crotonoideae y Euphorbideae presentan un patrón similar básico de su estructura, una vez que las placas de perforación escalariformes están ausentes, el parénquima axial apotraqueal es difuso o en bandas, los radios son muy numerosos, estrechos y heterocelulares y frecuentemente están fusionados verticalmente, las fibras son no septadas de pared delgada.

En cuanto a la anatomía de la madera en *Cnidoscolus*, Barajas-Morales y Gómez (1989) trabajaron con la especie *C. spinosus*, la cual presenta anillos de crecimiento inconspicuos delimitados por fibras de pared gruesa; porosidad difusa en grupos radiales de 2 y 3, pocos,  $3/\text{mm}^2$  y medianos con diámetro tangencial de  $173\ \mu\text{m}$  en promedio. Los elementos de vaso con longitud promedio de  $534\ \mu\text{m}$  ( $376\text{-}705\ \mu\text{m}$ ), placa de perforación simple, punteaduras intervasculares de 10 a  $13\ \mu\text{m}$  de diámetro, parénquima axial paratraqueal vasicéntrico escaso y apotraqueal difuso muy escaso, con series de 3 a 5 células, parénquima radial con radios muy numerosos,  $11/\text{mm}$ ; heterogéneos tipo I, biseriados, formados de células cuadradas y algunas procumbentes en el cuerpo, con altura promedio de  $1,499\ \mu\text{m}$ ; fibras de tipo libriforme y moderadamente cortas con longitud de promedio de  $894\ \mu\text{m}$  ( $705\text{-}1,043\ \mu\text{m}$ ) pared de  $2\ \mu\text{m}$  de espesor y  $20\ \mu\text{m}$  de diámetro tangencial; se encuentran abundantes fibras gelatinosas. De la misma forma, estos autores describieron la anatomía de dos especies, *Jatropha chamelensis* Pérez-Jiménez y *Jatropha standleyi* Steyermark; la primera con porosidad difusa con poros ovalados, solitarios y en hileras radiales de 2 a 6, son muy pocos,  $1/\text{mm}^2$  y elementos de vaso con promedio de  $296\ \mu\text{m}$  ( $180\text{-}470\ \mu\text{m}$ ), placa de perforación simple, punteaduras intervasculares alternas de 9 a  $12\ \mu\text{m}$  y de vaso a radio más grandes y ovalados con tílides; parénquima axial apotraqueal difuso en bandas cortas y paratraqueal vasicéntrico abundante, con series de 4 a 6 células y escasos cristales romboides; fibras de tipo libriforme y medianas, longitud promedio de  $1000\ \mu\text{m}$  ( $912\text{-}1,272\ \mu\text{m}$ ) pared de  $2\ \mu\text{m}$  de espesor y  $25\ \mu\text{m}$  de diámetro tangencial, presentan abundantes

punteaduras simples. Para *Jatropha standleyii* reportaron anillos de crecimiento inconspicuos, porosidad difusa, principalmente vasos solitarios y en grupos radiales múltiples, pocos  $2/\text{mm}^2$  y medianos diámetros tangenciales de  $151\ \mu\text{m}$ ; los elementos de vaso con longitud promedio de  $467\ \mu\text{m}$  ( $404\text{-}536\ \mu\text{m}$ ) placa de perforación simple, punteaduras intervasculares alternas de  $12$  a  $14\ \mu\text{m}$  de diámetro, parénquima axial apotraqueal difuso abundante, dispuesto en bandas tangenciales uniseriadas y paratraqueal vasicéntricos con series de  $3$  a  $5$  células y cristales romboidales presentes; parénquima radial los radios son muy numerosos,  $10/\text{mm}^2$ , heterogéneos, uniseriados principalmente, se forman de células cuadradas en el cuerpo del radio y erectos en los márgenes; promedio de  $799\ \mu\text{m}$ , además presentan abundantes cristales romboidales; las fibras son de tipo libriforme con longitud promedio de  $785\ \mu\text{m}$  ( $649\text{-}949\ \mu\text{m}$ ) grosor de pared de  $2\ \mu\text{m}$  y con diámetro tangencial de  $23\ \mu\text{m}$ ; con presencia de algunas fibras gelatinosas.

Por otro lado, Marques (2017) hizo una descripción en su trabajo de investigación de la anatomía de la madera, de estructuras foliares y secretoras, de la especie *Cnidoscolus pubescens* Pohl; indicando que las hojas poseen epidermis uniestratificada anfiestomática, mesófilo dorsiventral con parénquima en empalizada compuesta por una sola capa de parénquima lagunoso de  $8$  a  $12$  capas de células, así como cristales tipo drusa. Del pecíolo indica que tiene una subepidermis múltiple, una capa de colénquima angular asociada a productos lácteos; también, tricomas urticantes formados por una célula tubular alargada de base cilíndrica o cónica de paredes rígidas sobre una base multicelular. Además, Marques (2017), informa que la madera presenta porosidad difusa y vasos solitarios o en racimos de hasta cuatro vasos, con placas de perforación simples que en su mayoría presenta punteaduras areoladas, fibras libriformes no septadas y radios de una o dos células de ancho, compuestas por células procumbentes o cuadradas y erectas en los bordes; parénquima axial apotraqueal difuso y paratraqueal vasicéntrico; los radios son estrechos y medianos, agregados y fusionados; con presencia de almidón y cristales estiloides tanto en las células de los radios como en el interior de las fibras.

Asimismo, Lira-Zidahes *et al.* (2017) hizo una descripción macroscópica de *Cnidocolus quercifolius* Pohl, informando que la madera presenta porosidad difusa, con diámetro de vasos pequeños, con distintos anillos de crecimiento; con radios visibles y delgados, así como parénquima axial invisible.

También, relacionado con anatomía en especies de la familia Euphorbiaceae, Graciano *et al.* (2009), realizaron el estudio de una especie del género hermano, *Manihot esculenta* Crantz y su híbrido *Manihot digantha* Pax, de los cuales reportan una estructura vascular con haces bicolaterales en el floema.

Adicionalmente, Bahadur *et al.* (2013) reportan que especies de *Jatropha*, de la India, exhiben caracteres plesiomórficos entre estos, porosidad difusa, presencia de vasos solitarios radiales múltiples y diámetro de vasos de tipo muy pequeño (55-85  $\mu\text{m}$ ), perforaciones simples y oblicuas, punteaduras intervasculares numerosas y alternas; parénquima apotraqueal y raramente paratraqueal, radios uniseriados homocelulares con granos de almidón y laticíferos ausentes en la madera. Longitud de elementos de vaso de entre 350 a 500  $\mu\text{m}$ , diámetro de punteaduras intervasculares de 4 a 10  $\mu\text{m}$ ; longitud de fibras de 150 a 550  $\mu\text{m}$  y diámetro de 11 a 25  $\mu\text{m}$ ; ancho de radios de 20 a 30  $\mu\text{m}$  y presencia de tilosas. Los autores indican que los caracteres son muy uniformes entre las especies del género; sin embargo, los caracteres como vasos solitarios o múltiples, presencia o ausencia de tilosas y la altura de los radios pueden proveer importante información taxonómica.

Sumado a ello, Jangid y Gupta (2016) estudiaron nueve especies que pertenecen a seis géneros de la subfamilia Euphorbiadeae; en el cual reportan que en las especies *Euphorbia nerifolia* L., *Euphorbia royleana* Boiss. *Euphorbia tortilis* Rottler ex Ainslie, *Euphorbia tirucalli* L. se observa una frecuencia de vasos de 12 (4-40) por  $\text{mm}^2$ , células radiales múltiples de 2-3 con muchos vasos solitarios y raramente en grupos; la placa de perforación es simple, las punteaduras intervasculares son de tipo escalariforme y las fibras son no septadas de pared engrosada; aunque encontraron que fibras libriformes están presentes en *E. nerifolia*, *E. tirucalli* y *E. royleana*; además, el parénquima es frecuente, difuso a difuso en agregaciones y

observaron 18 radios (12-25)/mm exclusivamente uniseriados, entre otros caracteres.

#### 2.4. Distribución en México de la sección *Calyptrosolen*

En el género *Cnidoscolus* se reportan hasta 99 especies (Maya-Lastra y Steinamnn, 2019b) con distribución en América. En México, Villaseñor (2016) reporta 24 especies de la sección *Calyptrosolen*, Maya-Lastra y Steinmann, (2019a) 25. Todas se localizan en nuestro país y están distribuidas en 28 Estados; algunas se presentan en Centro América (*C. aconitifolius*, *C. megacanthus* y *C. tubulosus*) y en Arizona, USA (*C. angustidens*). Maya-Lastra y Steinamnn (2019a) describieron dos nuevas especies, *C. eglandulatus* de Oaxaca y *C. infernidialis* de Michoacán, e incluyen en su clave taxonómica a la especie *C. albibracteatus* Fern.Casas & Pizarro localizada en Guerrero y no reportada por Villaseñor (2016). Es importante señalar que en el Valle Tehuacán-Cuicatlán se localizan ocho especies de *Cnidoscolus*, sección *Calyptrosolen* (*Cnidoscolus angustidens* Torr., *C. rostratus* Lundell, *C. aconitifolius* (Mill.) I.M.Johnst., *C. multilobus* (Pax) I.M.Johnst., *C. tubulosus* (Müll.Arg.) I.M.Johnst., *C. egregius* Breckon ex Fern.Casas, *C. liebmannii* (Müll.Arg.) Lundell y *C. tehuacanensis* Breckon; las últimas tres especies reportadas como endémicas del Valle de Tehuacán-Cuicatlán (Martínez-Gordillo *et al.* 2014) (Ver apéndices 1 y 2).

#### 2.5. Otros estudios

El género ha llamado la atención por su importancia económica, Lundell (1945) menciona que el género *Cnidoscolus*, lo integran especies que son utilizadas por su látex, *C. elasticus* y *C. tepiquenses* (Constantin & Gallaud) Lundell, en la realización de artesanías por pueblos de Nayarit y Jalisco; también Williams (1962) informa la importancia de la goma y de las semillas comestibles de *C. tepiquensis*; igualmente, León-De La Luz *et al.* (1999) indican que las semillas de *C. angustidens*, producen aceite comestible con alto contenido en ácidos grasos linoleico y oleico similar al de girasol, en Baja California Sur. Asimismo, en el mencionado Estado en la comunidad

de Sierra la Laguna, pobladores utilizan la semilla de “Caribe” *C. maculatus* (Brandege) Pax & K.Hoffm, para elaborar chocolate del desierto, siendo un conocimiento tradicional, el cual representa una estrategia de desarrollo sustentable y de conservación (Pío León, 2017).

También, los contenidos químicos presentes en las especies son motivo de investigaciones; una de ellas fue el trabajo realizado por Kolterman *et al.* (1984) del cual analizaron los flavonoides de tres especies *C. aconitifolius*, *C. souzae* McVaugh y *C. spinosus* Lundell, así como del híbrido *chayamansa*; resultando considerable variación de flavonoides entre *C. spinosus* y *C. aconitifolius* pero no para esta última con *C. souzae*; también indican que hay variabilidad entre regiones, sugiriendo que Yucatán puede ser el origen de los cuatro grupos estudiados, y que por dispersión natural o por cultivo, se dio el efecto fundador o deriva génica; por ello informan que los flavonoides dan evidencia de relaciones filogenéticas. En otro estudio similar, Lookadoo y Pollard (1991) analizaron los contenidos químicos de los tricomas urticantes de *Cnidocolus texanus* (Müll.Arg.) Small, del cual aislaron un químico irritante como la serotonina. De igual forma, Fu, *et al.* (2007) informan que en especies de la familia Urticaceae también se encuentra serotonina, pero además histamina y acetilcolina. Por ello, estos autores indican que sirven como defensa contra mamíferos herbívoros, insectos u hongos patógenos; siendo evidencia de convergencia evolutiva entre especies de familias distantes.

Adicionalmente, el género ha sido objeto de estudios por su importancia nutritiva, comercial, ornamental y medicinal, ya que la especie domesticada *C. aconitifolius*, comúnmente llamada chaya o espinaca de los mayas, es conocida y ampliamente utilizada en Yucatán para el consumo humano y animal (Ross-Ibarra, 2003); además este autor, describe la morfología de las variedades cultivadas de *C. aconitifolius*, (Estrella, Picuda, Chayamansa y Redonda) recolectadas en la Península de Yucatán, Chiapas, Tabasco, Veracruz y Guatemala (Escuitlán, Alta y Baja Verapaz y Petén), indica que hay diferencias morfológicas con respecto a las plantas silvestres, presentando estas una glándula en forma de corazón en la base de la lámina. En cambio, las variedades cultivadas presentan dos glándulas

separadas con tricomas muy reducidos, ubicados solo sobre el peciolo y en el margen abaxial de la lámina; además refiere que, rara vez produce frutos y si los presenta no maduran ni producen semillas, las anteras sin polen o el poco producido es malformado; por lo tanto, ya no se propagan sexualmente perdiendo con ello divergencia genética. Cifuentes y Porres (2014) reportan para Guatemala las cuatro variedades de la chaya e indican que es muy poco conocida y utilizada para fines alimenticios, aunque es común observarla en cercos vivos e informa del grado alimenticio por arriba de las espinacas. Por otro lado, Schikorr (2017) informa que sólo se había reportado la presencia de dos especies, *C. aconitifolius* y *C. souzae* en la península de Yucatán; sin embargo, da evidencia que hay presencia de *C. urens* especie extremadamente urticante y que se distribuye desde México hasta Argentina.

Munguía-Rosas *et al.* (2019), sometieron a las variedades de la especie *C. aconitifolius* a un estudio para comprobar el grado de divergencia entre ellas; la cultivada llamada “chaya” y su variedad silvestre, ya que morfológicamente y a simple vista se notan las diferencias; fueron sometidas a pruebas estadísticas que corroboran la divergencia entre ambas, dando como resultado que el número de hojas, ramas y diámetro del tronco fue mayor en la chaya cultivada, mientras que la dureza de la hoja, y el número de tricomas fue mayor en la variedad silvestre.

## 2.6. Estudios con Análisis de Componentes Principales (PCA) y de Clúster (UPGMA)

Los análisis de componentes principales (PCA) así como los de clúster (UPGMA), se han utilizado para encontrar caracteres morfológicos cuantitativos y cualitativos que permitan distinguir entre grupos y delimitar complejos de especies. Rivera, (1999) utilizó el método de agrupamiento (UPGMA) en 37 especies argentinas de Bignoniaceae para reevaluación en la clasificación de la familia por existir una desmesurada segregación genérica; aunque concluyeron que no existe transferencia taxonómica entre géneros. También, en el estudio de la caracterización de germoplasma, Mondragón (2002) informó que en una colección

de nopal *Opuntia spp.* (Cactaceae) 20 caracteres fueron útiles para discriminar entre grupos y reconocieron diferencias entre variedades cultivadas y silvestres. Núñez-Colín y Escobedo-López (2011) indican que los análisis de multivariados es el método para caracterizar el germoplasma vegetal ya que permite la formación de grupos con caracteres cuantitativos, doble estado, multi-estado, genéticos o secuencias de ADN y/o proteínas. También, ayudaron a entender la identidad genética entre poblaciones de dos especies de *Euphorbia esula* L. y *E. maackii* Meinsh. en Korea, Jung y Park (2012) utilizaron caracteres morfológicos y moleculares. En otro caso, Pahlevani *et al.*, (2015) utilizaron la combinación de secuencias moleculares de plástidos y ADN nuclear junto con datos morfológicos, confirmando que poblaciones del género *Euphorbia*, pudieron ser divididos en cuatro diferentes grupos. Asimismo, en el estudio realizado por Sieglöcher (2014) a través de estos métodos, informa que la anatomía de la madera en siete especies de Euphorbiaceae (*Bernardia pulchella* Müll.Arg, *Croton dracunculoides* Baill, *Croton pycnocephalus* Baill, *Euphorbia cotinifolia* L., *Euphorbia pulcherrima* Willd.ex Klotzsch, *Euphorbia tirucalli* Thunb. y *Sapium haematospermum* Müll.Arg; apoyaron para identificar caracteres de valor taxonómico, ecológico y filogenético, ya que reconocen grupos con afinidades anatómicas con las cuales elaboraron una clave dicotómica de especies relacionadas. Es así como Ruíz-Valencia *et al.* (2021), evaluaron con estadística multivariada variables anatómicas cuantitativas, basadas en caracteres de la anatomía de la madera, para discriminar entre 12 especies del género *Forestiera* (Oleaceae) y determinar cuáles son importantes para formar grupos de especies, contribuyendo con ello a que futuros estudios confirmen su valor taxonómico. Igualmente, Gutiérrez, *et al.* (2017) utilizaron análisis de multivariados con el propósito de encontrar caracteres morfológicos que permitieran distinguir entre grupos de *Milla biflora* Cav (Asparagaceae: Brodiaeoideae) ya que, por su alta variación morfológica, su delimitación taxonómica ha sido controversial. Además, estos autores indicaron que nueve caracteres cuantitativos permitieron reconocer nueve especies y junto con caracteres cualitativos, separar 26 morfotipos; con ello se elaboró una clave de identificación. Por otro lado, apoyados con los análisis de conglomerados (UPGMA), De Paula *et al.*, (2017) compararon la

composición de especies de plantas entre hábitats con afloramientos rocosos y aislados; siendo de utilidad para reconocer nuevas especies, elevado endemismo y alta riqueza de especies de plantas.

Recientemente Fadl y Ahmed (2019), también se apoyaron con estos métodos. Su trabajo se basó en marcadores moleculares de nueve especies de la familia Euphorbiaceae; *Euphorbia peplus*, *E. indica*, *E. prostrata*, *E. schimperi*, *E. tirucalli*, *E. granulata*, *Clusia myricoides*, *Ricinus communis*, *Chrozophora oblongifolia*. Al respecto mencionan que en el análisis de conglomerados (UPGMA) las secuencias de DNA fueron más precisas para separar las subfamilias; una vez que con las isoenzimas no se resolvió. Así también, Fayed *et al.*, (2020) trabajaron con caracteres de la arquitectura foliar para la discriminación de taxa del género *Euphorbia* L. (Euphorbiaceae) los cuales sometieron a análisis de clúster (UPGMA) y de componentes principales (PCA); informando que los patrones de venación y formas de las hojas son rasgos que juegan un rol importante para la discriminación entre miembros en el nivel seccional o infragenérico. Los análisis resultaron consistentes a los estudios taxonómicos para su clasificación.

Asimismo, para especies de *Cnidocolus*, Torres-González y García-Guzmán (2014) utilizaron análisis de multivariados para evaluar la densidad de tricomas, contenido hídrico y producción de látex de *C. spinosus*, *C. megacanthus* y *C. urens*, en la defensa contra insectos herbívoros, forrajeros y hongos patógenos. Examinaron el daño foliar en plántulas y hojas maduras; describiendo la similitud de los caracteres foliares de las poblaciones, así como las agrupaciones de especies a través del análisis de componentes principales y de clúster.

Por esta razón, bajo la metodología filogenética y empleando caracteres estructurales de la flor, de arquitectura foliar y de anatomía de la madera, planteamos las preguntas de investigación ¿Se recuperará la sección *Calyptrosolen* como un grupo natural? ¿Qué relaciones de parentesco presentan las especies dentro de la sección *Calyptrosolen*? ¿Los caracteres estructurales son congruentes vs. los moleculares para recuperar las relaciones filogenéticas dentro de la sección?

### **3. Justificación**

El género *Cnidoscolus* fue dividido en cinco secciones por McVaugh (1944), esta circunscripción se mantuvo hasta que Maya-Lastra y Steinmann (2019b) reconocen ocho secciones y la recuperan como monofilética con base en evidencia molecular de regiones del cloroplasto y secuencia nuclear ITS. Sin embargo, las relaciones dentro de la sección *Calyptosolen* presentan conflicto ya que solo se recuperan tres clados menores, tanto en análisis cloroplasto como en el ITS. El primer clado lo forman las especies *C. maculatus* y *C. angustidens*, el segundo clado contiene a *C. monicanus*, *C. tepiquensis*, *C. sinaloensis* y *C. elasticus* y el tercer clado lo conforman las especies *C. palmeri* y *C. shrevei*, quedando el resto de las especies sin resolución en sus relaciones de parentesco. La importancia de aclarar las relaciones de parentesco entre las especies de la sección ayudará y apoyará al conocimiento del grupo para futuros estudios. Las especies del género se han utilizado desde tiempos prehispánicos por su valor nutritivo, medicinal, ornamental y económico en regiones de México; también, en el aspecto ecológico estas especies son parte de interacciones con mariposas, polillas, abejas, moscas y colibríes en la polinización de las flores. En este sentido, el presente estudio tiene por objetivo evaluar si los caracteres estructurales de la flor, de arquitectura foliar y de la anatomía de la madera, revelan señal filogenética y la hipótesis generada es congruente con la propuesta molecular. Además, evaluar la resolución interna de la sección.

### **4. Hipótesis**

La sección *Calyptosolen* es un grupo natural apoyado con caracteres moleculares, entonces se espera que los caracteres estructurales de la flor, arquitectura foliar y anatomía de la madera mostrarán congruencia filogenética y recuperarán a la sección como monofilética.

### **5. Objetivo General**

Evaluar la monofilia de la sección *Calyptosolen* con base en caracteres

estructurales de la flor, arquitectura foliar y anatomía de la madera.

## 6. Objetivos específicos

- Efectuar un análisis morfológico con los caracteres vegetativos y reproductivos.
- Reconocer homologías primarias que apoyen la monofilia de *Calyptrerosolen*.
- Proponer hipótesis de homología primaria con base a caracteres estructurales.
- Realizar un análisis fenético a los caracteres estructurales.
- Analizar y discutir la hipótesis filogenética y las homologías resultantes.

## 7. Material y Métodos

### 7.1. Selección de especies

La selección de las especies se basó de acuerdo y con base en el número de clados formados en la hipótesis propuestas en el análisis ITS de Maya-Lastra y Steinmann (2019b). Los taxones del grupo interno están representados por diez especies y el grupo externo por cinco (Ver Anexos: cuadro 1). El método se dividió en tres etapas:

### 7.2. Trabajo de campo

Recolecta de material botánico en Puebla (Hueyapan, Huehuetlán el Chico, San Antonio Nanahuatipam y Zapotitlán Salinas) y Oaxaca (San Francisco Telixtlahuaca, Santiago Chazumba y Teotitlán de Flores Magón); de hojas, flores, frutos y madera de tallo principal; con repeticiones de tres muestras por especie (ramas con hojas maduras, que incluyen flores y frutos), corte de madera de cada especie obteniendo rodajas de 5 cm<sup>3</sup> de alto de cada tronco maduro, a 5 cm del suelo, para conservación en FAA y posteriormente en GAA; así también se adquirieron muestras de ejemplares del herbario MEXU; para obtener las especies

que conforman la sección *Calyptrosolen* (Ver apéndice 2).

### 7.3. Trabajo de gabinete

Se realizó el secado de material recolectado de hojas, flores y frutos, formándose una colección herborizada para la determinación taxonómica de las especies. De la morfología se observaron los caracteres cualitativos como el hábito, tipo de tallos, presencia de braquiblastos y tipo de látex. De la lámina se observó el indumento, el número de lóbulos, la forma del margen, forma del ápice y forma de base, así como de la distribución de tricomas en la lámina. También, el tipo de glándulas peciolares, tipo de cáliz de flor masculina y femenina, tipo de fruto, tipo del ápice del fruto, forma, color y posición de la carúncula. De los caracteres cuantitativos se tomaron medidas del largo y ancho de la lámina, largo del pecíolo, largo y ancho del fruto, largo y ancho de la semilla; para estos se utilizó la fórmula propuesta por Sturges (1926):

( $K = 1 + 3.322 (\log_{10} n)$  donde  $K = \#$  de intervalos de clase,  $n = \#$  de valores en el conjunto de datos en observación) para delimitar los intervalos y asignar la codificación.

De las recolectas efectuadas en Puebla y Oaxaca, se determinaron ocho especies *C. angustidens*, *C. liebmannii*, *C. rostratus*, *C. multilobus*, *C. tehuacanensis*, *C. tubulosus*, *Manihot pauciflora* y *Jatropha neopauciflora*.

De los ejemplares examinados en el Herbario MEXU se removieron algunas estructuras, de *C. angustidens* (hoja, flor y semilla), de *C. megacanthus* (hoja, flor, semilla), *C. multilobus* (tallo), *C. rostratus* (flor) y de *C. tubulosus* (hoja). Así también de las especies del grupo externo se removió de *Cnidoscolus urens* (hoja), *Manihot pauciflora* (hoja y tallo) y *Jatropha neopauciflora* (tallo) (Ver apéndice 5).

Se elaboró una base de datos con los caracteres morfológicos cualitativos y cuantitativos; de éstos últimos se utilizó el largo y ancho de lámina, largo y ancho de cáliz flor masculina y femenina, largo y ancho de semilla, largo y ancho de fruto y longitud de pecíolo; se agruparon en cinco intervalos de clase para cada carácter

cuantitativo, de los ejemplares examinados en el Herbario MEXU de las especies: *C. aconitifolius*, *C. albidus*, *C. angustidens*, *C. egregius*, *C. liebmannii*, *C. megacanthus*, *C. multilobus*, *C. rostratus*, *C. tehuacanensis*, *C. tubulosus*, *C. urens*, *Manihot pauciflora* y *Jatropha neopauciflora*. Con datos bibliográficos se obtuvieron las medidas de las especies *C. quercifolius* y *C. vitifolius*. Cabe aclarar que para integrar la base de datos de todos los caracteres cuantitativos y de los cualitativos de todas las especies, se recurrió a diagnosis bibliográficas (McVaugh, 1944; Breckon, 1975; Melo y Sales, 2008; Martínez-Gordillo *et al.*, 2014). Tal es el caso de caracteres: número de lóbulos en lámina, forma margen de lámina, láminas variegadas, forma de base y ápice de lámina; el tipo de perianto, la forma de cáliz de flor masculina y femenina; la forma y ápice del fruto, forma y posición de carúncula, tipo de tallo, distribución de tricomas, hábito, presencia de braquiblastos y látex, en las especies que no se recolectaron: *C. aconitifolius*, *C. albidus*, *C. egregius*, *C. megacanthus*, *C. urens*, *C. quercifolius* y *C. vitifolius*; y de las especies que ya no presentaron flor y fruto, *C. tubulosus*, *Manihot pauciflora* y *Jatropha neopauciflora*.

#### 7.4. Trabajo de laboratorio

##### 7.4.1. **Arquitectura foliar**

Las muestras se obtuvieron de hojas laterales de recolectas de campo y del Herbario Nacional de México (MEXU) de 13 especies. La técnica de aclarado de hojas permitió la observación de las características de las hojas sin dañar el material. Se aclararon las muestras en hidróxido de sodio (NaOH al 5%), enseguida continuó el proceso de aclarado con una solución de cloro al 50% durante 20 minutos. Las muestras se deshidrataron en alcoholes graduales al 50%, 70% y 96% durante 24 horas y después se colocaron en una solución aclaradora de BB-4<sup>(1/2)</sup>. Las muestras se tiñeron con safranina alcohólica por 24 horas, quitando el exceso de colorante y por último se montaron en resina sintética.

A través del microscopio óptico se observaron los caracteres de la venación, éstos

se determinaron con base a los manuales de Hickey (1973) y Ash *et al.*, (1999). Se revisaron caracteres foliares como: Tipo de lámina, número de lóbulos en lámina, distribución de tricomas, tipo de venación primaria y secundaria, patrón de vena terciaria, tipo de ápice del diente, desarrollo y forma de areolas, ramificación de vénulas, última vena marginal, así como la presencia de traqueoblastos y drusas.

#### **7.4.2. Anatomía de la madera**

Para el estudio microscópico de la madera se realizaron cortes en sección transversal, longitudinal y radial en microtomo de deslizamiento, con diez repeticiones de cada corte para 30 ejemplares de ocho especies; con un grosor de 25 y 30  $\mu\text{m}$ ; los cuales se someten a deshidratación en alcoholes graduales (50%, 70%, 96% y absoluto) y xilol; por último, se aplicó la técnica de tinción con safranina y verde rápido, así como el montaje en resina sintética. Para medir la longitud de los elementos de vaso y fibras se hicieron preparaciones temporales, procediéndose a disociar muestras de los 30 ejemplares de las ocho especies; para lo cual se utilizó solución Jeffrey (Sass, 1958) hasta ablandar la madera, para luego machacarla y dejarla en alcohol 50%. La observación de la anatomía fue a través de microscopio óptico para la identificación y medición de caracteres; de los cuales se tomaron 25 elementos de cada caracter en 10 diferentes campos/  $\text{mm}^2$  De los caracteres cualitativos se observó los anillos de crecimiento, tipo de porosidad, el tipo de distribución y abundancia de los vasos, tipo de fibras, tipo de parénquima, tipo de placa de perforación, tipo de punteaduras intervasculares, tipo de células radiales, número de células en las series parenquimáticas e identificación de cristales, drusas, almidón, entre otros. De los caracteres cuantitativos se tomaron medidas en micras; entre estas, longitud, ancho y diámetro de vasos, radios, punteaduras y fibras, así como el grosor de las paredes de vasos y fibras; así también, se midió la longitud de 50 elementos de vasos y de fibras del material disociado. Los caracteres cuantitativos de elementos de vaso, fibras y radios se obtuvieron a través de un microscopio Motic Images Plus 3.0 ML versión 3.0.19.98b, Copyright Motic China Group Co., Ltd 2015. Para los caracteres cuantitativos se

utilizó la fórmula de Sturges, con el propósito de delimitar los intervalos de clase y proceder a su codificación en una matriz. Los caracteres se tomaron de acuerdo con las recomendaciones de la Asociación Internacional de Anatomistas de la Madera (IAWA Committee, 1989).

#### **7.5. Polarización de caracteres**

La polarización se realizó de acuerdo con el criterio de grupo externo de 58 caracteres (Ver Anexos: cuadro 2).

#### **7.6. Análisis de Componentes principales (PCA) y de clúster (UPGMA)**

Se construyó una matriz de codificación binaria y multiestado basada en la polarización de 58 caracteres cuantitativos y cualitativos que corresponden a caracteres morfológicos y de la anatomía de la madera de 15 especies (tres individuos por especie). Sin embargo, solo se trabajó con ocho especies que tuvieron completos los datos cuantitativos y cualitativos; de éstos, 23 caracteres son cuantitativos (siete morfológicos, dos de fruto, dos de semilla y 16 de la madera); 35 son caracteres cualitativos (17 morfológicos, tres de flor, uno de fruto, cuatro de semilla y diez de la madera). (Ver Anexos: cuadro 6).

Se realizaron análisis de componentes principales PCA (Principal Components Analysis) resaltando datos mayores a 0.10 y de conglomerados (UPGMA) con distancias euclidianas, para reconocer caracteres informativos para las agrupaciones. Se llevó a cabo a través del paquete estadístico MVSP versión 3.22 (MultiVariate Statistical Package) Copyright ©1985-2013 Kovach Computing Services (Kovach,1999).

#### **7.7. Análisis filogenéticos**

La matriz de caracteres se construyó en el programa Mesquite Maddison, W. P. and D.R. Maddison. 2021. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version

3.61 <http://www.mesquiteproject.org> (Ver Anexos: cuadro 8).

El análisis filogenético se realizó bajo el criterio de máxima parsimonia con el programa TNT v. 1.5 is Goloboff & Catalano 2016, Cladistics DOI:10.1111/cla.12160, mediante una búsqueda heurística con 1000 réplicas al azar usando el algoritmo de intercambio de ramas TBR (Tree bisection- and reconnection), tratando los espacios vacíos en la matriz como datos faltantes. El soporte de ramas fue evaluado mediante análisis de Bootstrap con 10000 repeticiones. El análisis de reconstrucción sólo se efectuó con 9 especies y 24 caracteres (Ver Anexos: cuadro 6), ya que la falta de ejemplares no permitió obtener información relacionada a los caracteres de la arquitectura foliar y de la anatomía de la madera de las 15 especies contempladas en un principio. De tal forma que los resultados obtenidos en previos análisis mostraron un bajo soporte en los clados. Por este motivo se recurrió a análisis de multivariados para reconocer cuáles caracteres podrían ser informativos.

## 8. RESULTADOS

### 8.1. Caracteres estructurales foliares, florales, de fruto y semilla

#### 8.1.1. Caracteres cuantitativos (Ver Anexos: cuadros de atributos 3 y 4)

Lámina.- De los cinco intervalos de clase, se formaron cuatro grupos en el carácter largo de lámina; el primero agrupa a las especies *C. egregius*, *C. quercifolius*, *Manihot pauciflora* y *Jatropha neopauciflora* con medidas de entre 1.15-6.9 cm de ancho; el segundo grupo de 7.0-12.9 cm lo integran *C. albidus*, *C. liebmanni*, *C. tehuacanensis*, *C. urens* y *C. vitifolius*; tercer grupo con 13.0-18.9 cm lo integran *C. angustidens*, *C. megacanthus*, *C. rostratus*, *C. tubulosus*; y en el cuarto grupo están las especies *C. aconitifolius* y *C. multilobus* con el intervalo de 25.0-29.0 cm.

En el carácter ancho de lámina se formaron cinco intervalos, de los cuales se agruparon de la siguiente forma; el primer grupo está integrado por especies dentro del intervalo de 1.15-7.9 cm, *C. egregius*, *C. megacanthus*, *C. quercifolius*, *Manihot*

*pauciflora* y *Jatropha neopauciflora*; el segundo grupo contiene a *C. albidus*, *C. liebmannii*, *C. rostratus*, *C. tehuacanensis*, *C. urens*, *C. vitifolius*, con 8.0-14.9 cm; tercer grupo conformado por las especies *C. angustidens*, *C. tubulosus*, con medidas de 15.0-21.9 cm; cuarto grupo formado por *C. aconitifolius* con rango de 22.0-28.9 cm; quinto grupo solo la especie *C. multilobus* de 29.0-35 (Ver cuadro 3).

Pecíolo.- De los cinco intervalos de clase para la longitud de pecíolo se formaron cinco grupos; el primer grupo lo conforman las especies *C. aconitifolius*, *C. megacanthus* y *C. multilobus* con una longitud de entre 22.-26.9 cm, siendo los más largos; el segundo grupo solo lo formó la especie *C. tubulosus* con longitudes de entre 17.0-21.9 cm; las especies que formaron el tercer grupo fueron *C. liebmannii* y *C. urens* con 12.0-16.9 cm; en el cuarto grupo están las especies *C. albidus*, *C. angustidens*, *C. rostratus*, *C. tehuacanensis*, *C. vitifolius*, con longitudes de entre 7.0-11.9 cm; mientras que el quinto grupo se formó por las especies *C. egregius*, *C. quercifolius*, *Manihot pauciflora* y *Jatropha neopauciflora* con medidas de entre 2.0-6.9 cm (Ver cuadro 3).

Estructura floral.- La longitud del cáliz de la flor masculina se agrupó en cinco intervalos de clase; en el primero están las especies *Jatropha neopauciflora* y *Manihot pauciflora* con medidas de entre 2.0-2.35 cm, el segundo grupo lo formaron las especies *C. liebmanni*, *C. tehuacanensis*, *C. tubulosus* y *C. vitifolius* con medidas de entre 1.6-1.9 cm; el tercer grupo lo conforma *C. megacanthus* con medidas de 0.6-0.9 mm; en la cuarta agrupación están las especies *C. multilobus*, *C. rostratus*, *C. albidus*, *C. egregius*, *c. angustidens*, *C. urens* y *C. quercifolius* de entre 1.0-1.5 cm; el quinto grupo solo lo conformó *C. aconitifolius* con medidas de entre 0.2-0.50 mm.

En cuanto al ancho del cáliz de la flor masculina se formaron cinco conjuntos; el primer grupo lo conforman las especies *Manihot pauciflora* y *Jatropha neopauciflora* con medidas de 1.1-1.90 cm; en el segundo grupo está *C. aconitifolius*, *C. albidus*, *C. urens* dentro del intervalo 0.85-1.0 cm; el tercer grupo con 0.60-0.84 mm la obtuvo la especie *C. vitifolius*; el cuarto grupo lo formó *C. angustidens*, *C. megacanthus* y *C. multilobus* con medidas de entre 0.45-0.59 mm; el quinto grupo

lo conforman las especies *C. egregius*, *C. liebmannii*, *C. rostratus*, *C. tehuacanensis* y *C. tubulosus* de longitud de entre 0.30-0.44 mm.

En la longitud del cáliz de la flor femenina, se formaron tres grupos, el primero lo formaron las especies *C. angustidens* y *Jatropha neopauciflora* con medidas de 0.37-0.60 mm; el segundo grupo lo formaron las especies *C. egregius*, *C. liebmanni*, *C. multilobus*, *C. rostratus*, *C. tubulosus*, *C. urens*, *C. vitifolius* y *Manihot pauciflora* con longitud de entre 1.1-1.8 cm; y la tercera agrupación la conforman las especies *C. aconitifolius*, *C. albidus*, *C. megacanthus*, *C. tehuacanensis* y *C. quercifolius* con 0.70-0.89 mm.

El ancho del cáliz de la flor femenina se formaron cuatro grupos; el primero lo formaron las especies *Manihot pauciflora* y *Jatropha neopauciflora* con el intervalo de 1.4-1.9 cm; en el segundo grupo están las especies *C. aconitifolius*, *C. albidus* y *C. urens* con medidas de entre 0.90-1.0 cm; el tercer grupo es el conformado por las especies *C. liebmannii* y *C. multilobus* de entre 0.50-0.60 mm; el cuarto grupo con rango de entre 0.30-0.45 mm, lo integran las especies *C. angustidens*, *C. egregius*, *C. megacanthus*, *C. rostratus*, *C. tehuacanensis*, *C. tubulosus*, *C. quercifolius* y *C. vitifolius* (Ver cuadro 3).

Fruto.- En cuanto a la longitud del fruto se formaron cinco intervalos de clase, la primera agrupación está conformada por la especie *C. rostratus* con medidas de 2.9-3.2 cm; en el segundo grupo están las especies *C. angustidens* y *C. quercifolius* con 2.5-2.8 cm; el tercer grupo las especies *C. multilobus* y *C. vitifolius* muestran una longitud de 2.0-2.4 cm; el cuarto grupo están las especies *Manihot pauciflora* y *Jatropha neopauciflora* de medidas entre 1.5-1.9 cm; el quinto grupo lo formaron las especies *C. egregius*, *C. liebmannii*, *C. megacanthus*, *C. tehuacanensis*, y *C. urens* de entre 1.2-1.4 cm.

En el ancho del fruto se formaron cuatro grupos; el primero lo conforma la especie *Jatropha pauciflora* con medida de 2.6 cm; mientras que *Manihot pauciflora*, *C. vitifolius*, *C. quercifolius*, *C. rostratus*, y *C. megacanthus* conforman el segundo grupo con medidas de entre 1.2-1.54 cm; el tercer grupo lo integran las especies *C.*

*egregius*, *C. liebmanni*, *C. multilobus*, y *C. tubulosus* con ancho de 0.8-1.0 cm; el cuarto grupo lo forman las especies *C. albidus*, *C. angustidens*, *C. tehuacanensis* y *C. urens* con 0.3-0.8 mm.

Semilla.- En el largo de la semilla se formaron cinco grupos; el primer grupo está formado por la especie *C. rostratus*, *C. tubulosus*, *C. quercifolius* y *C. vitifolius* con longitud de 1.3-1.9 cm; el segundo grupo lo forman las especies *Manihot pauciflora* y *Jatropha neopauciflora* con longitud de 1.2 cm; mientras que el tercer grupo lo integran *C. albidus*, *C. egregius*, *C. multilobus*, *C. tehuacanensis*, de entre 0.96-1.0 cm; el cuarto grupo se formó con las especies *C. angustidens*, *C. liebmannii* y *C. megacanthus* dentro del intervalo 0.86-0.95 cm; el quinto grupo lo forman las especies *C. aconitifolius* y *C. urens* tienen 0.75-0.83 mm de largo.

Asimismo, en el ancho de la semilla se formaron cinco grupos, el primero lo formaron las especies *Jatropha neopauciflora* y *C. megacanthus* con una medida de entre 1.4-0.90 cm; en el segundo grupo está *C. quercifolius* con 0.80 mm; el tercer grupo lo integran *C. angustidens*, *C. vitifolius*, *Manihot pauciflora* con medidas de entre 0.70-0.77 mm; el cuarto grupo lo formaron *C. aconitifolius*, *C. albidus*, *C. egregius*, *C. liebmannii*, *C. multilobus*, *C. rostratus* y *C. tubulosus* tienen un ancho de entre 0.47-0.66 m; el quinto grupo las especies *C. tehuacanensis* y *C. urens* tuvieron medidas de entre 0.36-0.45 mm (Ver cuadro 3).

#### 8.1.2. Caracteres cualitativos (Ver Anexos: cuadros de atributos 3 y 4)

Hábito.- La mayoría de las especies presenta un hábito arbustivo (Fig. 1a) y solo *C. angustidens* (Fig.1b) y *C. urens* son hierbas, mientras que las especies *C. aconitifolius*, *C. megacanthus*, *C. multilobus* y *C. tubulosus* son árboles (Fig.1c). Los tallos suculentos los presentan las especies *C. liebmanni*, *C. tehuacanensis*, *C. tubulosus* y *C. urens*, mientras que las especies restantes son de tallos no suculentos. Por otro lado, solo los braquiblastos están presentes en las especies *Manihot pauciflora*, *Jatropha neopauciflora* y en *C. tubulosus*. Asimismo, es relevante señalar que *Jatropha neopauciflora* presenta un látex no lechoso de color

rojo (Fig.1d), mientras que las demás especies presentan el látex lechoso y blanco (Ver cuadro 3).

Arquitectura foliar.- Se observó que el tipo de hoja que presentan todas las especies estudiadas en este trabajo se describen como simples, con excepción de *Manihot pauciflora* que presenta un tipo de hoja compuesta trifoliada. Se observó que las hojas son lobuladas y no lobuladas; las especies *Jatropha neopauciflora*, *Manihot pauciflora* y *C. quercifolius* las presentan no lobuladas; las especies *C. angustidens*, *C. egregius*, y *C. tehuacanensis* (Fig. 1e) presentan tres lóbulos; en tanto, las especies *C. aconitifolius*, *C. albidus*, *C. liebmanni*, *C. megacanthus*, *C. multilobus*, *C. rostratus*, *C. tubulosus*, *C. urens* y *C. vitifolius* tienen de cinco a siete lóbulos.

El margen de la hoja es de tres tipos, entero, dentado y laciniado. El entero lo presentan las especies *C. aconitifolius*, *C. tubulosus*, *Manihot pauciflora* y *Jatropha neopauciflora*; el margen dentado lo presentan las especies *C. albidus*, *C. liebmanni*, *C. megacanthus*, *C. multilobus*, *C. rostratus*, *C. tehuacanensis*, *C. urens*, *C. quercifolius*, *C. vitifolius*; y el margen laciniado solo lo presentan las especies *C. angustidens* (Fig. 1b) y *C. egregius*. El haz de la lámina es variegado con máculas blancas debajo de los tricomas urticantes en sólo las especies *C. angustidens* (Fig. 1b) y *C. egregius*.

El ápice de la hoja también exhibe diferencias ya que la mayoría de las especies lo presenta de tipo acuminado (*C. albidus*, *C. angustidens*, *C. egregius*, *C. liebmanni*, *C. megacanthus*, *C. multilobus*, *C. rostratus*, *C. tehuacanensis*, *C. tubulosus*, *C. urens*, *C. quercifolius*, *C. vitifolius*, mientras que *C. aconitifolius* mucronado, *Manihot pauciflora* truncado y *Jatropha neopauciflora* redondo.

La base de la lámina en la mayoría de las especies es cordada (*C. aconitifolius*, *C. albidus*, *C. angustidens* (Fig.1e), *C. liebmanni*, *C. megacanthus*, *C. multilobus*, *C. rostratus*, *C. tehuacanensis*, *C. tubulosus*, *C. quercifolius*), siendo *C. egregius* la que presenta una base truncada, *C. vitifolius* sagitada y en *Manihot pauciflora* y *Jatropha neopauciflora* es cuneada (Ver cuadro 3).

La venación primaria se observó de tipo pinnada en las especies *C. quercifolius*,

*Manihot pauciflora* y *Jatropha neopauciflora*, ya que presentan una sola vena principal; con venación actinódroma perfecta marginal basal se observó en las especies *C. aconitifolius*, *C. albidus*, *C. angustidens* (Fig. 1e), *C. egregius*, *C. liebmannii*, *C. megacanthus*, *C. multilobus*, *C. rostratus*, *C. tehuacanensis*, *C. tubulosus*, *C. urens*, *C. vitifolius* ya que presentan más de tres venas principales que divergen radialmente desde un solo punto (Ver cuadro 4).

La venación secundaria se observó de tipo broquidódroma en las especies *C. quercifolius*, *C. vitifolius*, *Manihot pauciflora* y *Jatropha neopauciflora*; las de tipo semicraspedódroma *C. aconitifolius*, *C. albidus*, *C. angustidens*, *C. liebmannii*, *C. megacanthus*, *C. multilobus*, *C. rostratus*, *C. tehuacanensis* (Fig. 3a), *C. tubulosus*; y con venación craspedódroma simple solo *C. egregius*; la venación tipo craspedódroma mixta la tiene *C. urens*.

En cuanto al patrón de la vena terciaria, el tipo percurrente se observó en *C. aconitifolius*, *C. albidus* y *C. multilobus*. El de tipo reticulado lo tuvieron las especies *C. angustidens* (Fig. 3b), *C. egregius*, *C. liebmannii*, *C. megacanthus*, *C. rostratus*, *C. tehuacanensis*, *C. tubulosus*, *C. urens*, *Manihot pauciflora* y *Jatropha neopauciflora*.

La última vena marginal lobada la presentan *C. aconitifolius*, *C. megacanthus* (Fig. 3c), *C. tubulosus*, *C. urens*, *Manihot pauciflora* y *Jatropha neopauciflora* en *C. egregius* se observó de tipo fimbriada; y de tipo incompleta la presentaron *C. albidus*, *C. angustidens*, *C. liebmannii*, *C. multilobus*, *C. rostratus* (Fig. 3d) y *C. tehuacanensis*.

El ápice del diente en las especies no mostró diferencias ya que fueron de tipo simple. En el desarrollo de areolas las especies *C. rostratus*, *C. tehuacanensis* (Fig. 3e), *C. tubulosus* y *Manihot pauciflora* lo presentaron bien desarrollado; por otro lado, *C. aconitifolius*, *C. angustidens*, *C. egregius*, *C. liebmannii*, *C. megacanthus* y *C. urens* lo presentan imperfecto, mientras que *C. albidus*, *C. multilobus* y *Jatropha neopauciflora* lo presentan incompleto. Referente a la forma de las areolas, la mayoría de las especies la presentaron de forma poligonal (Fig. 3b), excepto *C.*

*multilobus* y *C. urens* que la presentaron cuadrangular.

La ramificación de las vénulas mostró en la mayoría ramificaciones de tres veces o más, y sólo las ramificaciones de dos veces la presentaron las especies *C. liebmannii*, *C. megacanthus* (Fig. 3c) , *C. multilobus* y *C. urens*. Además, las especies tienen presencia de traqueoblastos excepto *C. multilobus* (Ver cuadro 4).

Se observaron drusas en *C. aconitifolius*, *C. egregius*, *C. liebmannii*, *C. megacanthus* (Fig. 3c), *C. rostratus*, *C. tehuacanensis*, *C. tubulosus*, *C. urens*, *Jatropha neopauciflora*; las restantes no presentan.

Tricomas.- En cuanto a los tricomas urticantes, lo presentan las especies *C. aconitifolius*, *C. albidus*, *C. angustidens*, *C. egregius*, *C. liebmannii*, *C. megacanthus*, *C. multilobus*, *C. rostratus*, *C. tehuacanensis*, *C. tubulosus*, *C. urens*, *C. quercifolius*, *C. vitifolius* y se distribuyen en venas primarias y secundarias de la lámina y solo *C. multilobus* también presenta un conjunto en el ápice del pecíolo; este tipo de tricomas urticantes está ausente en *Manihot pauciflora* y *Jatropha neopauciflora* (Ver cuadro 3).

Glándulas peciolares.- Con respecto al tipo de glándulas en el ápice del pecíolo, la especie *C. aconitifolius*, *C. albidus*, *C. angustidens*, *C. liebmannii*, *C. megacanthus*, *C. multilobus*, *C. rostratus*, *C. tehuacanensis* (Fig. 1f) y *C. tubulosus*, las presentan de tipo carnoso o fresco; en *C. urens* son de tipo papiliforme y el de tipo laminar está presente en *C. vitifolius*; en *C. egregius*, *C. quercifolius*, *Manihot pauciflora* y *Jatropha neopauciflora* están ausentes (Ver cuadro 3)

Estructuras florales.- El cáliz de flores masculinas y flores femeninas de la mayoría de las especies se presenta en diferentes grados de connación. Se reconocen tres tipos en las flores masculinas; el primero es de tipo infundibuliforme observado en *C. aconitifolius*, *C. angustidens* (Fig. 1g), *C. vitifolius* y *Manihot pauciflora*; el segundo es de tipo hipocrateriforme en *C. albidus*, *C. egregius*, *C. liebmanni*, *C. megacanthus*, *C. multilobus*, *C. rostratus*, *C. tehuacanensis* (Fig.1h), *C. tubulosus* (Fig.1i), *C. urens* y *C. quercifolius*; siendo el tercer tipo el urceolado tubular en *Jatropha neopauciflora*.

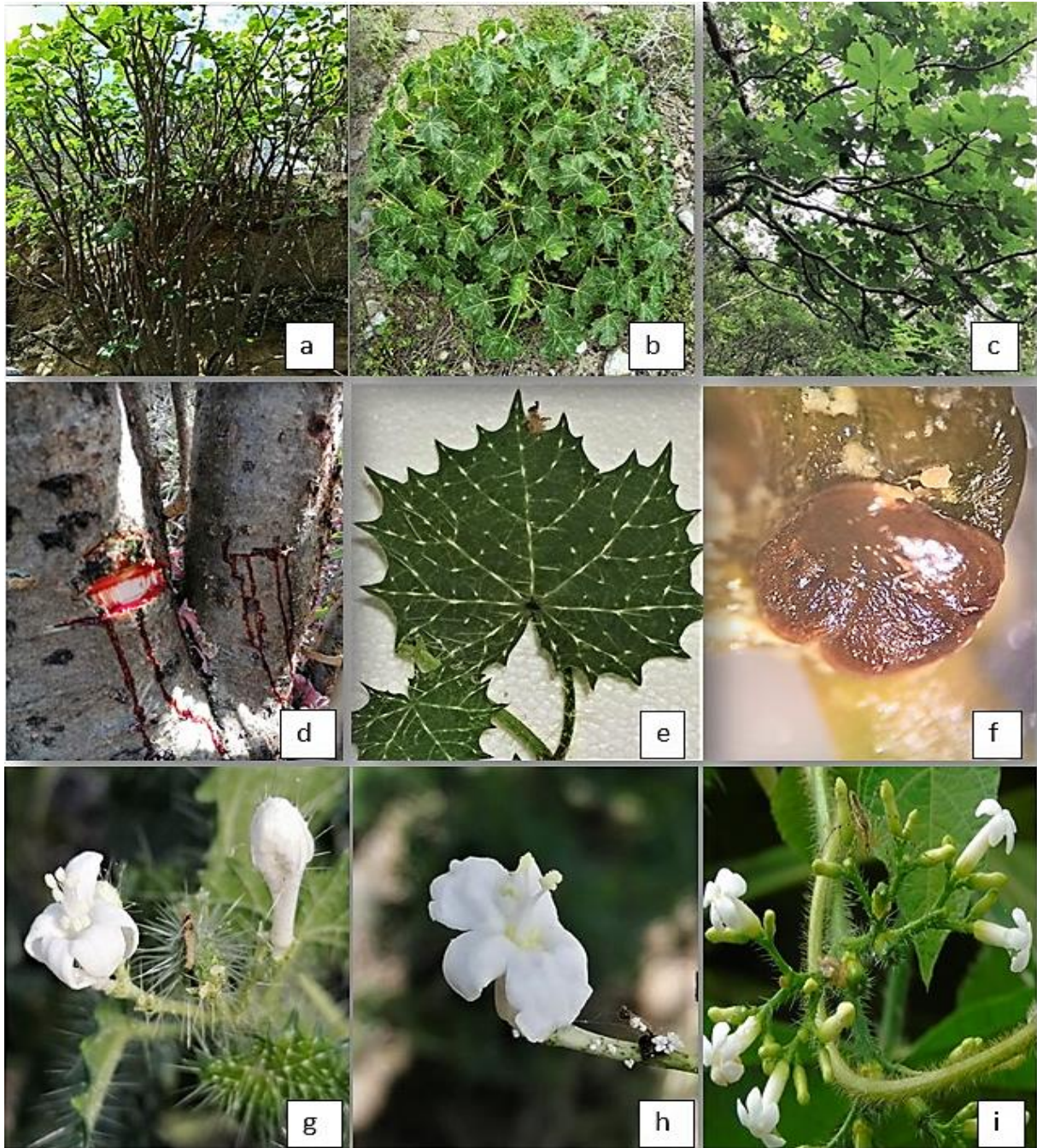
El cáliz de las flores femeninas se observó de tipo infundibuliforme en *C. aconitifolius* y *C. egregius*; de tipo hipocrateriforme en *C. albidus*, *C. liebmannii*, *C. rostratus*, *C. tehuacanensis* y *C. tubulosus*; de sépalos libres en *C. angustidens*, *C. megacanthus*, *C. multilobus*, *C. urens*, *C. quercifolius*, *C. vitifolius* y *Manihot pauciflora* y de tipo urceolado se observó en *Jatropha neopauciflora* ( Ver Cuadro 3).

Fruto.- El fruto de todas las especies es de tipo capsular globoso o subgloboso, con tipos de ápice diferentes en las especies, el mucronado lo presentan *C. angustidens*, *C. liebmannii*, *C. tubulosus*, *C. urens*, *C. vitifolius* y *Jatropha neopauciflora*; el de tipo agudo lo presenta *C. rostratus* (Fig. 2a); obtuso *C. egregius*, *C. megacanthus*, *C. quercifolius*; ápice truncado *C. aconitifolius* y *C. multilobus* (Fig.2b); el de tipo acuminado se observa en *C. albidus*, *C. tehuacanensis* (Fig.2c) y *Manihot pauciflora* (Ver cuadro 3).

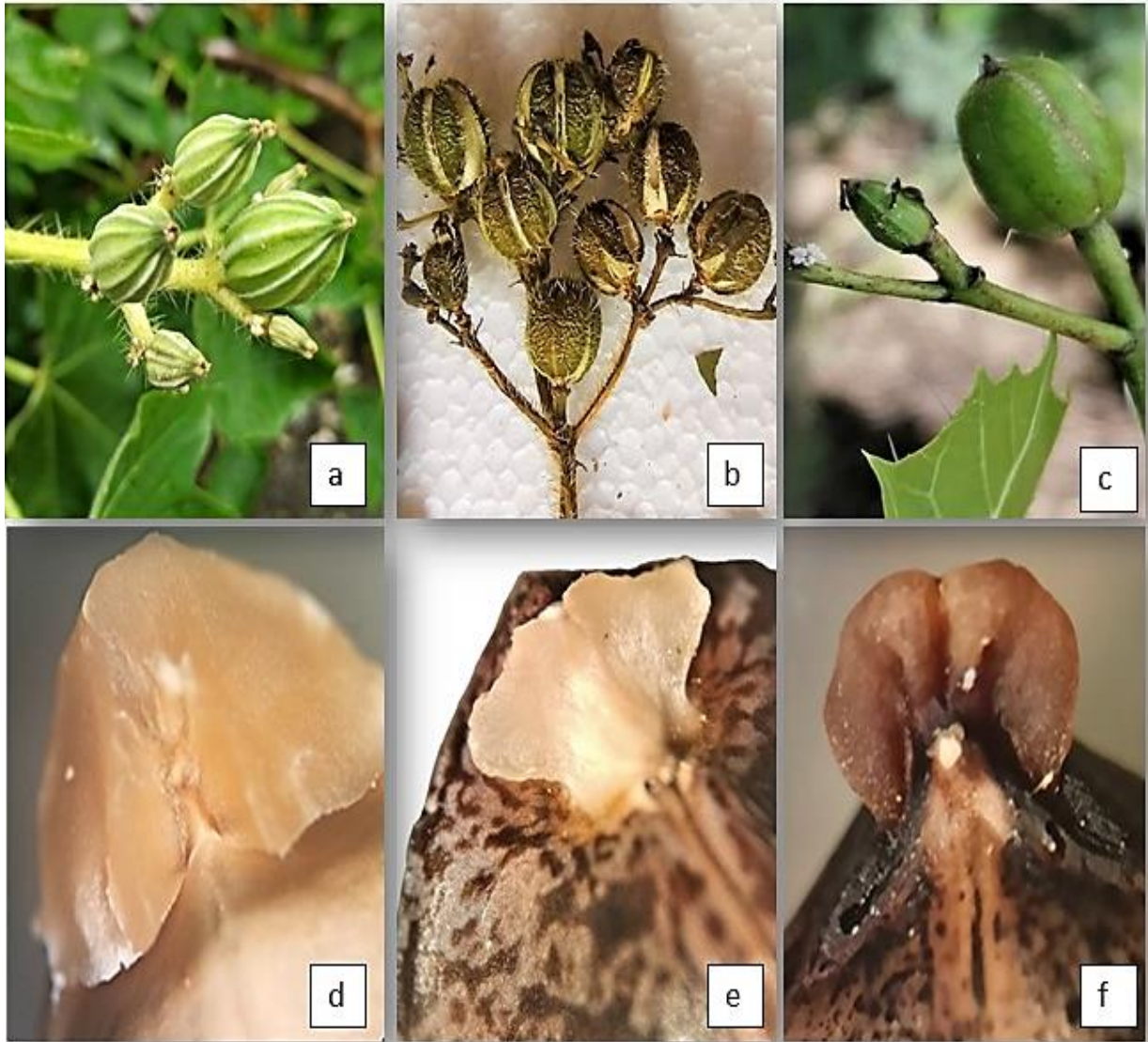
Semilla.- Todas las especies presentan tres semillas que van de color pardo claro a pardo oscuro con máculas oscuras, además se observa una carúncula en el ápice de la testa, con excepción de *Jatropha neopauciflora* que no la presenta.

La carúncula es de dos tipos, desarrollada (Fig. 2d) o reducida (Fig.2e y f). La mayoría de las especies muestran una carúncula desarrollada como en *C. albidus*, *C. angustidens* (Fig. 2d), *C. egregius*, *C. liebmannii*, *C. tehuacanensis*, *C. tubulosus*, *C. urens* y *C. vitifolius*; la reducida se observa en las especies *C. aconitifolius*, *C. megacanthus*, *C. multilobus* (Fig. 2e), *C. rostratus* (Fig. 2f) y *C. quercifolius*. Además, la forma del ápice de la carúncula en las especies es de cuatro tipos; el primero de tipo agudo lo tienen las especies *C. aconitifolius*, *C. megacanthus*, *C. urens*, *C. quercifolius*, *C. vitifolius* y *Manihot pauciflora*; el segundo de tipo redondo, lo presentan las especies *C. albidus*, *C. angustidens* (Fig. 2d), *C. egregius*; el tercer tipo es deltoide y lo tienen las especies *C. liebmannii*, *C. multilobus* (Fig.2e) y *C. tubulosus*; el cuarto tipo es cordado y solo lo presenta *C. rostratus* (Fig.2f). El color de la carúncula amarilla la presentan *C. aconitifolius*, *C. albidus*, *C. angustidens* (Fig. 2d), *C. egregius*, *C. liebmannii*, *C. multilobus* (Fig. 2e), *C. tehuacanensis*, *C. tubulosus* y *Manihot pauciflora*; y en pardo oscuro las especies *C. megacanthus*, *C. rostratus* (Fig. 2f), *C. urens*, *C. quercifolius* y *C. vitifolius*. La posición de la carúncula

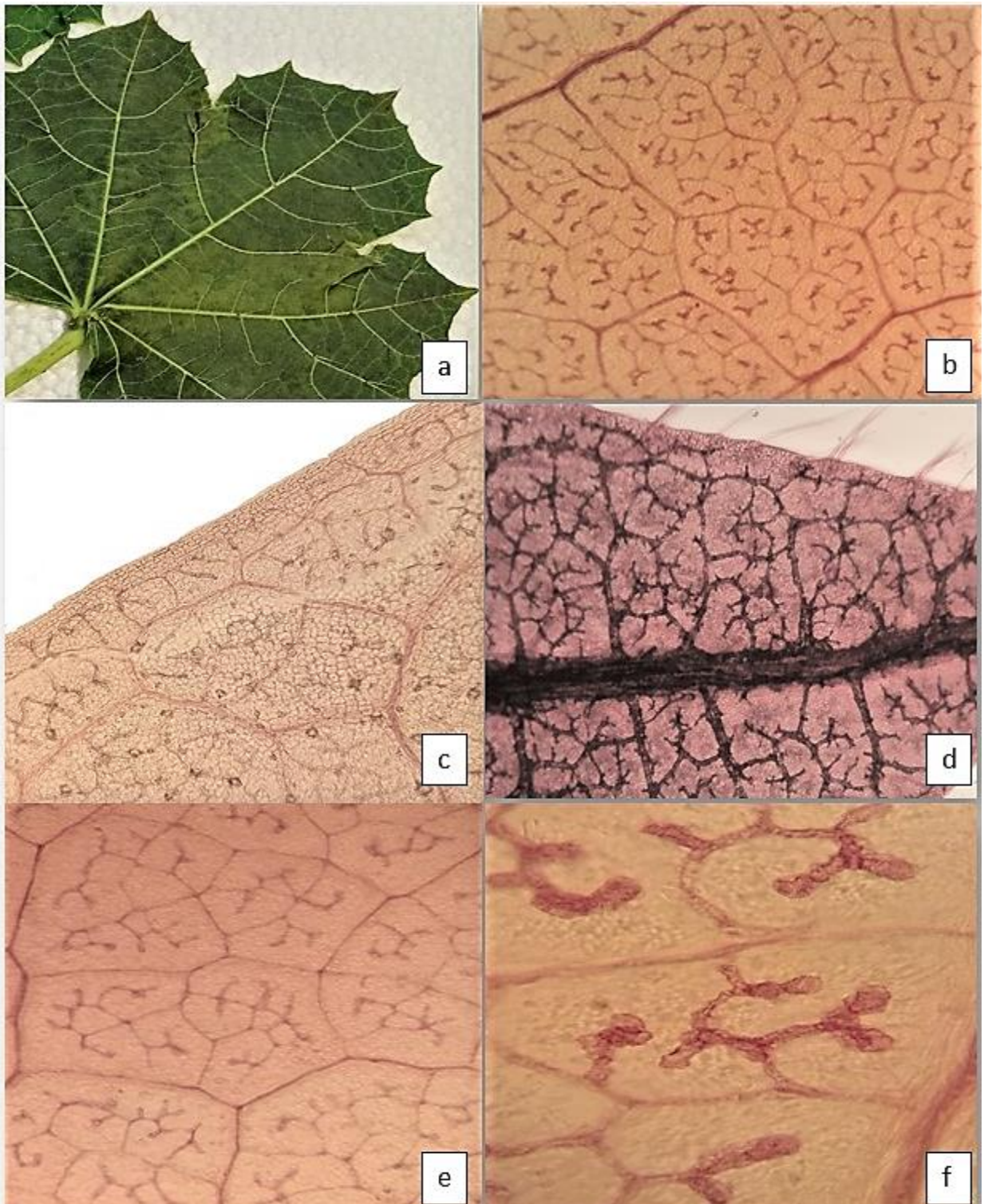
también refleja diferencias, siendo de tres tipos, el primero es el que presentan abajo del ápice de la semilla las especies *C. aconitifolius*, *C. megacanthus*, y *C. multilobus* (Fig.2e); el segundo tipo es el que se presenta cubriendo todo el ápice de la semilla como en *C. albidus*, *C. angustidens* (Fig. 2d), *C. egregius*, *C. tehuacanensis*, *C. urens*, *C. vitifolius* y *Manihot pauciflora*; y en tercer tipo es el que presentan la carúncula arriba del ápice de la semilla como en *C. liebmanni*, *C. rostratus* (Fig.2f), *C. tubulosus* y *C. quercifolius* (Ver Cuadro 4).



**Fig.1. Caracteres morfológicos.** Hábito: **a)** Arbustivo (*C. tehuacanensis*); **b)** Herbáceo (*C. angustidens*); **c)** Arbóreo (*C. tubulosus*); **d)** Látex no lechoso, colorido en *Jatropha neopauciflora*; **e)** Hoja variegada y margen laciniado (*C. angustidens*); **f)** Glándula carnosa (*C. tehuacanensis*); **g)** Flor masculina infundibuliforme (*C. angustidens*); **h)** Flor masculina hipocrateriforme en *C. tehuacanensis*; **i)** Flor femenina hipocrateriforme en *C. tubulosus*\*.  
\*Foto Naturalista.mx



**Fig. 2. Frutos y semillas. Ápice de fruto:** a) agudo en *C. rostratus*; b) truncado en *C. multilobus*; c) acuminado en *C. tehuacanensis*. **Carúncula:** d) desarrollada en *C. angustidens*; e) reducida en *C. multilobus*; f) reducida en *C. rostratus*. **Posición de carúncula:** d) Cubre ápice en *C. angustidens* e) debajo de ápice en *C. multilobus*; arriba del ápice en *C. rostratus*. **Forma del ápice en carúncula:** d) redondo en *C. angustidens*; e) deltoide en *C. multilobus*; f) cordado en *C. rostratus*.



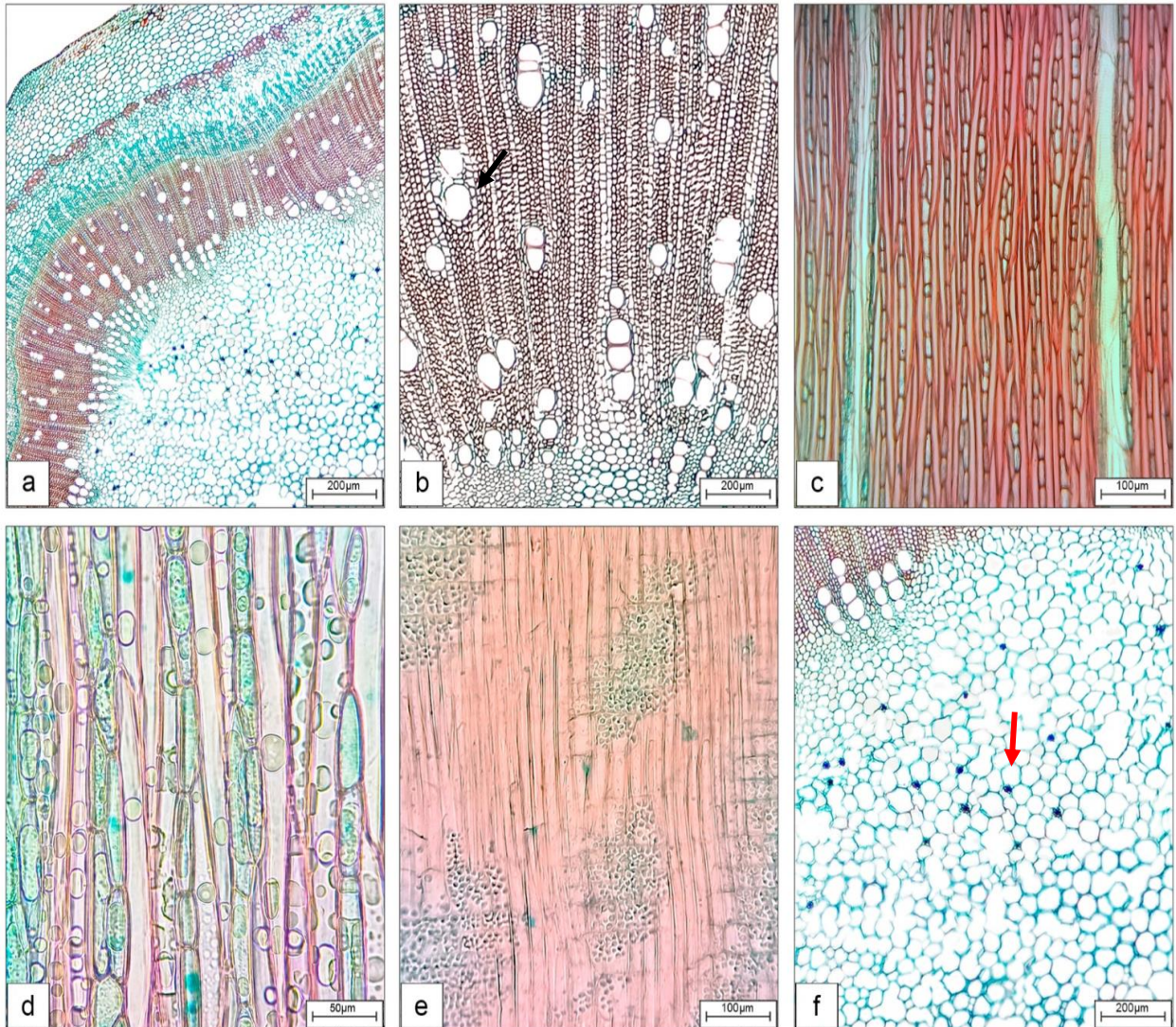
**Fig. 3. Patrones de venación:** a) venación secundaria semicraspedódroma (*C. tehuacanensis*); b) patrón vena terciaria reticulada (*C. angustidens*); c) vena marginal lobada (*C. megacanthus*); d) vena marginal incompleta (*C. rostratus*); e) areolas bien desarrolladas (*C. tehuacanensis*); f) traqueoblastos (*C. rostratus*).

## **8.2. Anatomía de la madera**

Se realizó el corte de 30 ejemplares correspondientes a ocho especies recolectadas en campo, *C. angustidens*, *C. liebmannii*, *C. multilobus*, *C. rostratus*, *C. tehuacanensis*, *C. tubulosus*, *Manihot pauciflora* y *Jatropha neopauciflora*. En cada especie se describen sus caracteres cuantitativos y cualitativos (Ver Anexos: cuadros de atributos 4 y 5).

### **8.2.1. *Cnidoscolus angustidens***

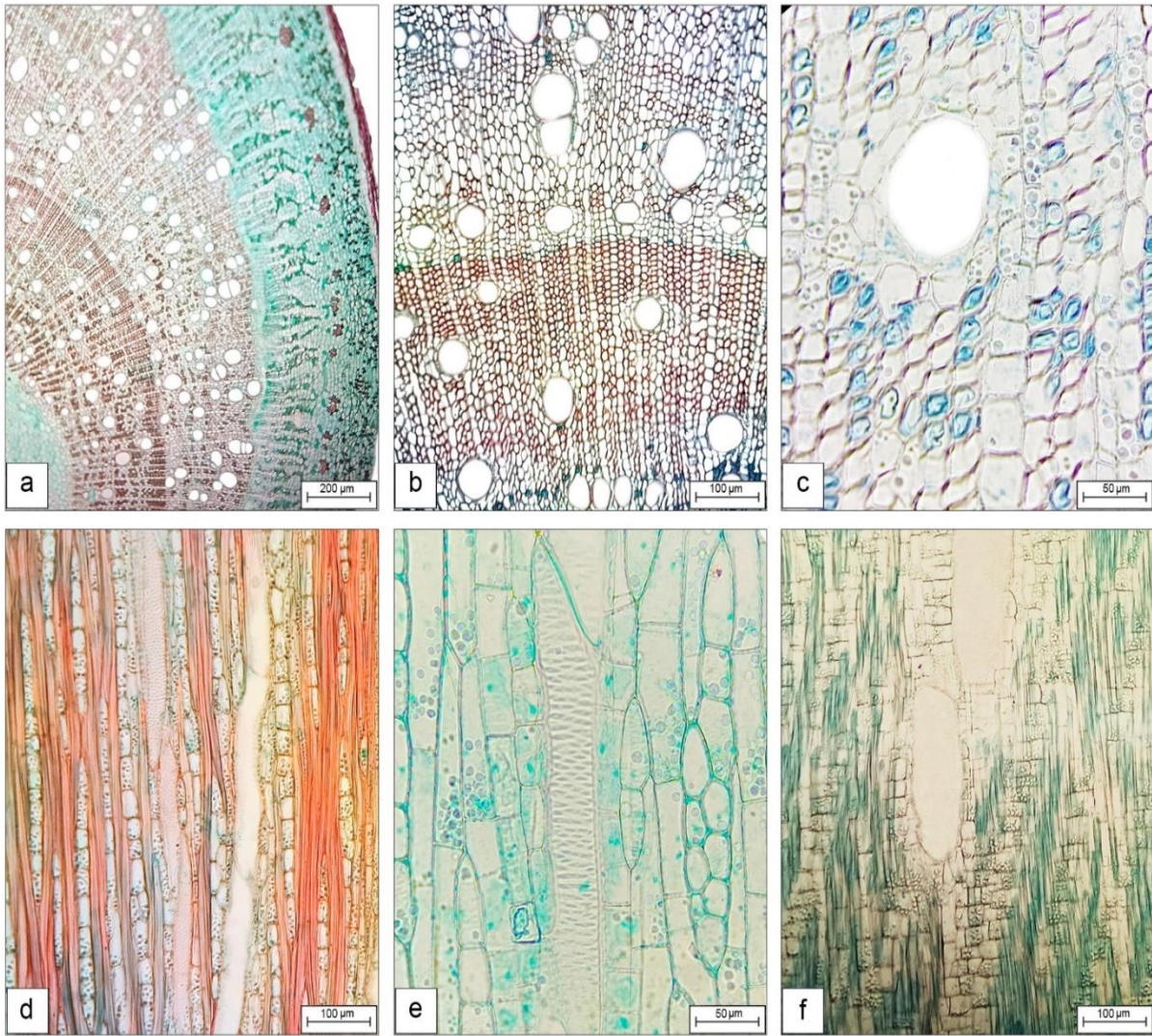
Madera con porosidad difusa (Fig. 4a), vasos solitarios que predominan en un 42.7%; en hileras radiales de dos células en un 15.5%; de 3 a 4 células en un 37.9% y agrupados en un 3.9%, 19 vasos/mm<sup>2</sup>; vasos con lumen de 47.40 µm; pared de los vasos de 3.35 µm, longitud de elemento de vaso de 356.36 µm, punteaduras alternas, con diámetro de 7.96 µm y placa de perforación simple. Radios heterogéneos tipo II A (Fig.4e), radios compuestos por células cuadradas y procumbentes. Radios uniseriados de una célula de ancho (Fig. 4c) y de 6 a 20 células a lo largo, densidad de 15.15 radios/mm lineal, longitud de radio de 486.71 µm, ancho de radio de 31.10 µm. Fibras libriformes (Fig.4d), diámetro del lumen de las fibras de 13.05 µm, grosor promedio de la pared de 1.52 µm, longitud de las fibras de 459.30 µm. Parénquima paratraqueal vasicéntrico escaso (Fig. 4b). Series parenquimatosas de 2 a 4 células. Presenta drusas en córtex y médula (Fig. 4f).



**Fig. 4. *C. angustidens*.** a) Porosidad difusa; b) Parénquima paratraqueal vasicéntrico escaso; c) Radios uniseriados; d) Fibras libriformes; e) Radios heterogéneos Tipo II A; f) Drusas en médula. Flecha negra=parénquima paratraqueal escaso; flecha roja=drusas.

### **8.2.2. *Cnidoscolus liebmannii***

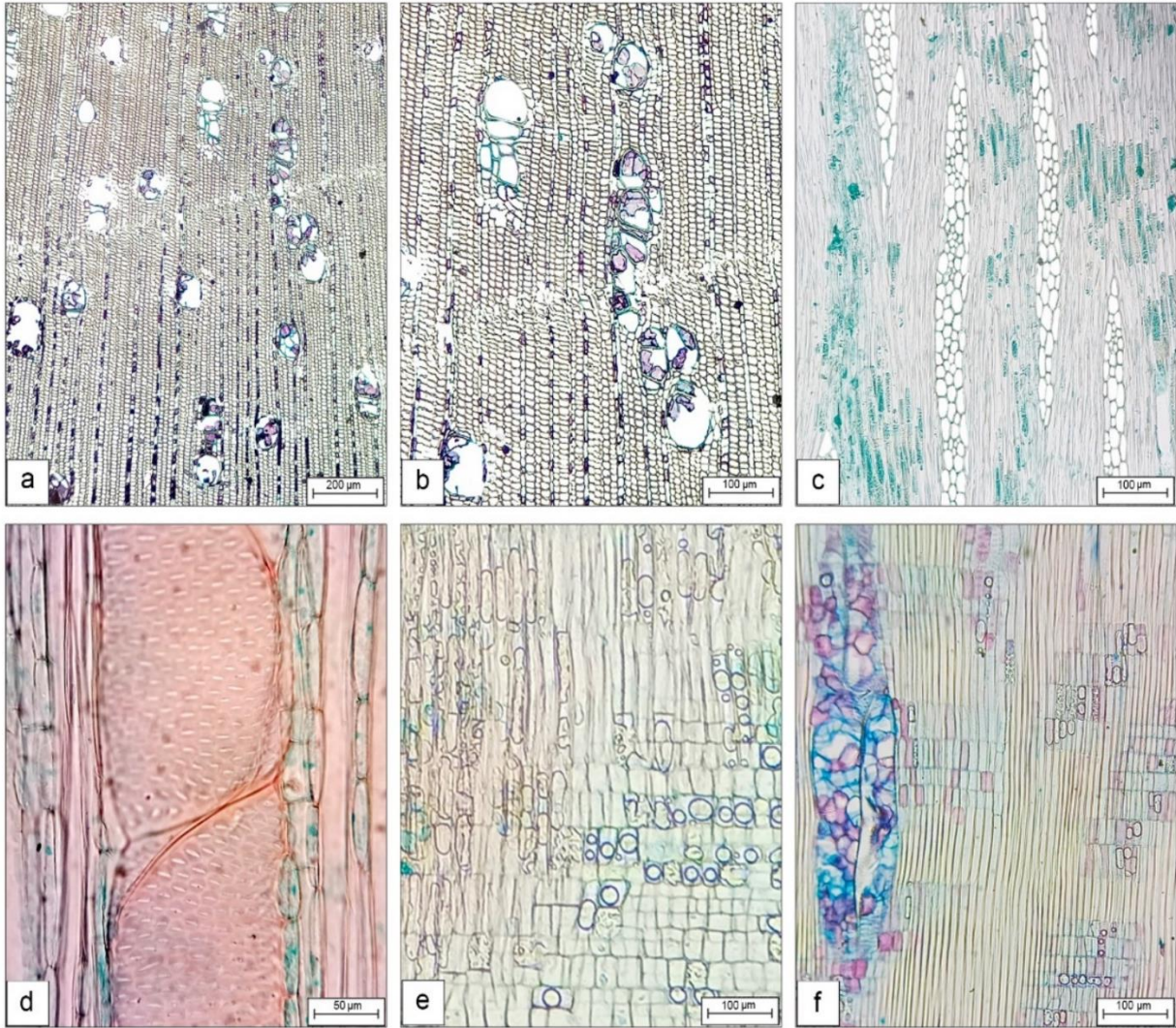
Madera con porosidad difusa y crecimiento de anillos delimitados por fibras gruesas (Fig. 5a); vasos solitarios que predominan en un 54.35%; en hileras radiales de dos células en un 18.4%; de 3 a 4 células en un 17.2% y agrupados en un 9.8%, 11 vasos/mm<sup>2</sup>; vasos con lumen de 60.65 µm; pared de los vasos de 3.90 µm, longitud de elemento de vaso de 343.67 µm de punteaduras alternas, con diámetro de 8.32 µm y placa de perforación simple. Radios heterogéneos tipo II A, radios compuestas por células cuadradas y procumbentes (Fig. 5f). Radios uniseriados y biseriados de una a dos células de ancho (Fig. 5d) y de 4 a 22 células a lo largo, densidad de 12.23 radios/mm lineal, longitud de radios de 402.25 µm, ancho de radios de 34.45 µm. Fibras septadas (Fig. 5e). Diámetro del lumen de las fibras de 15.91 µm, grosor de la pared de 1.42 µm, con presencia de fibras con pared gelatinosa de 3.37 µm (Fig. 5c), longitud de las fibras de 583.96 µm. Parénquima paratraqueal vasicéntrico escaso (Fig. 5b). Series parenquimatosas de 3 a 6 células. Sin contenidos.



**Fig. 5. *C. liebmannii*** a) Porosidad difusa y crecimiento de anillos delimitados por fibras gruesas ; b) Parénquima paratraqueal vasicéntrico escaso; c) fibras gelatinosas; d) Radios uniseriados y biseriados; e) Fibras septadas y punteaduras vasculares alternas; f) Radios heterogéneos tipo II A

### **8.2.3. *Cnidoscolus multilobus***

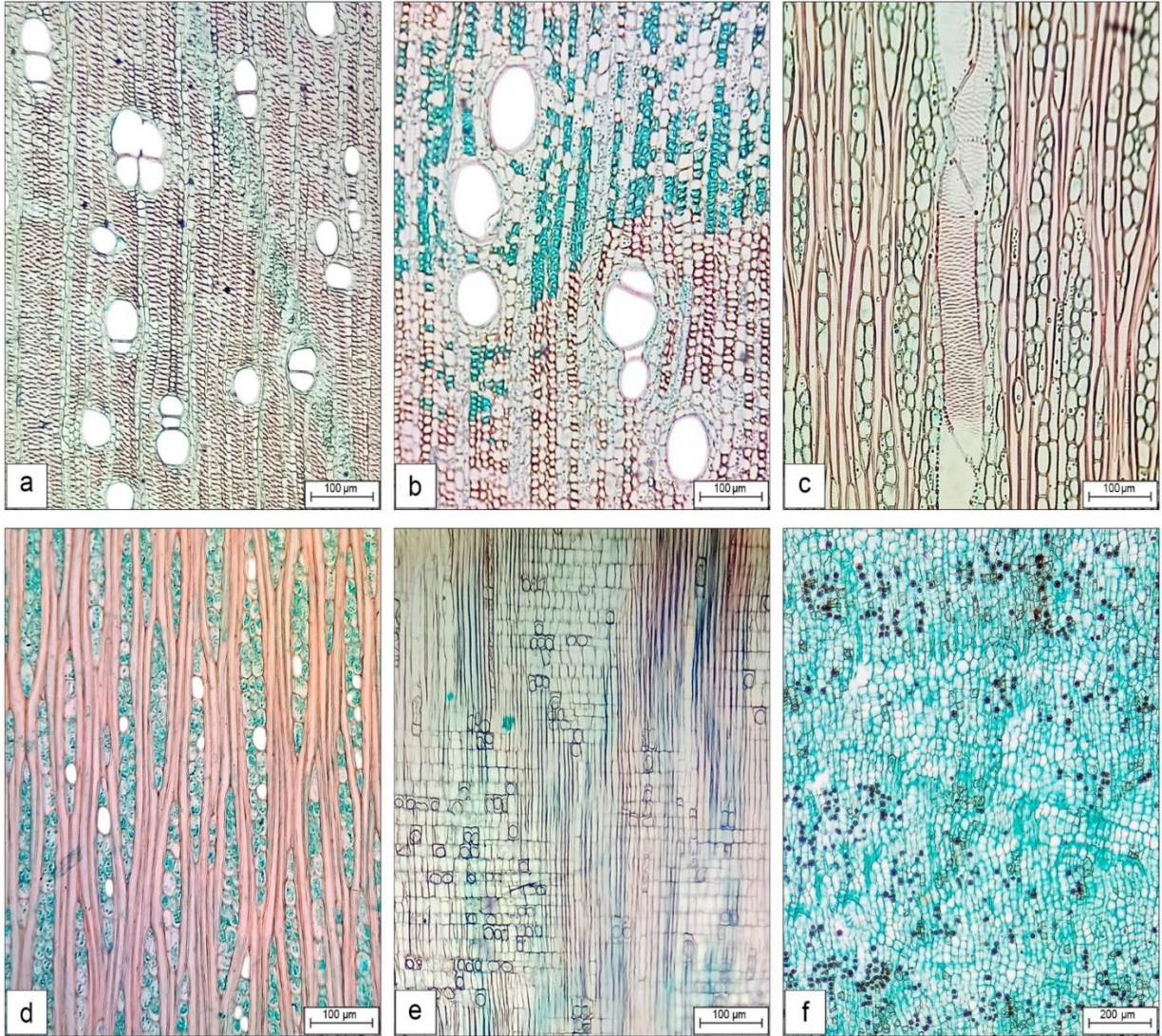
Madera con porosidad difusa (Fig. 6a), vasos solitarios que predominan en un 50.9%; en hileras radiales de dos células en un 26.2%; de 3 a 4 células en un 20.1% y agrupados en un 2.7%, 9.5 vasos/mm<sup>2</sup>; vasos con diámetro promedio del lumen de 72.47 µm; pared de los vasos de 4.38 µm. Elementos de vaso con punteaduras alternas (Fig. 6d) de diámetro de 6.82 µm y placa de perforación simple. Radios heterogéneos tipo II B, radios compuestos por células cuadradas y erectas (Fig. 6e). Radios uniseriados y multiseriados (Fig. 6e) de una a cinco células de ancho y de 11 a 24 células a lo largo, densidad lineal de 6.64 radios/mm, longitud de radios de 514.01 µm, ancho de radios de 45.65 µm. Fibras libriformes. Diámetro promedio del lumen de las fibras de 18.43 µm, grosor promedio de la pared de 1.66 µm. Parénquima paratraqueal vasicéntrico escaso (Fig. 6b). Series parenquimatosas de 2 a 6 células. Presenta tílides en elementos de vaso y en células radiales (Fig. 6f).



**Fig. 6. *C. multilobus*** a) Porosidad difusa; b) Parénquima paratraqueal vasicéntrico escaso; c) Radios multiseriados; d) Elementos de vaso con punteaduras intervasculares alternas; e) Radios heterogéneos tipo II B ; f) Tíldes en elementos de vaso y en células radiales.

#### **8.2.4. *Cnidoscolus rostratus***

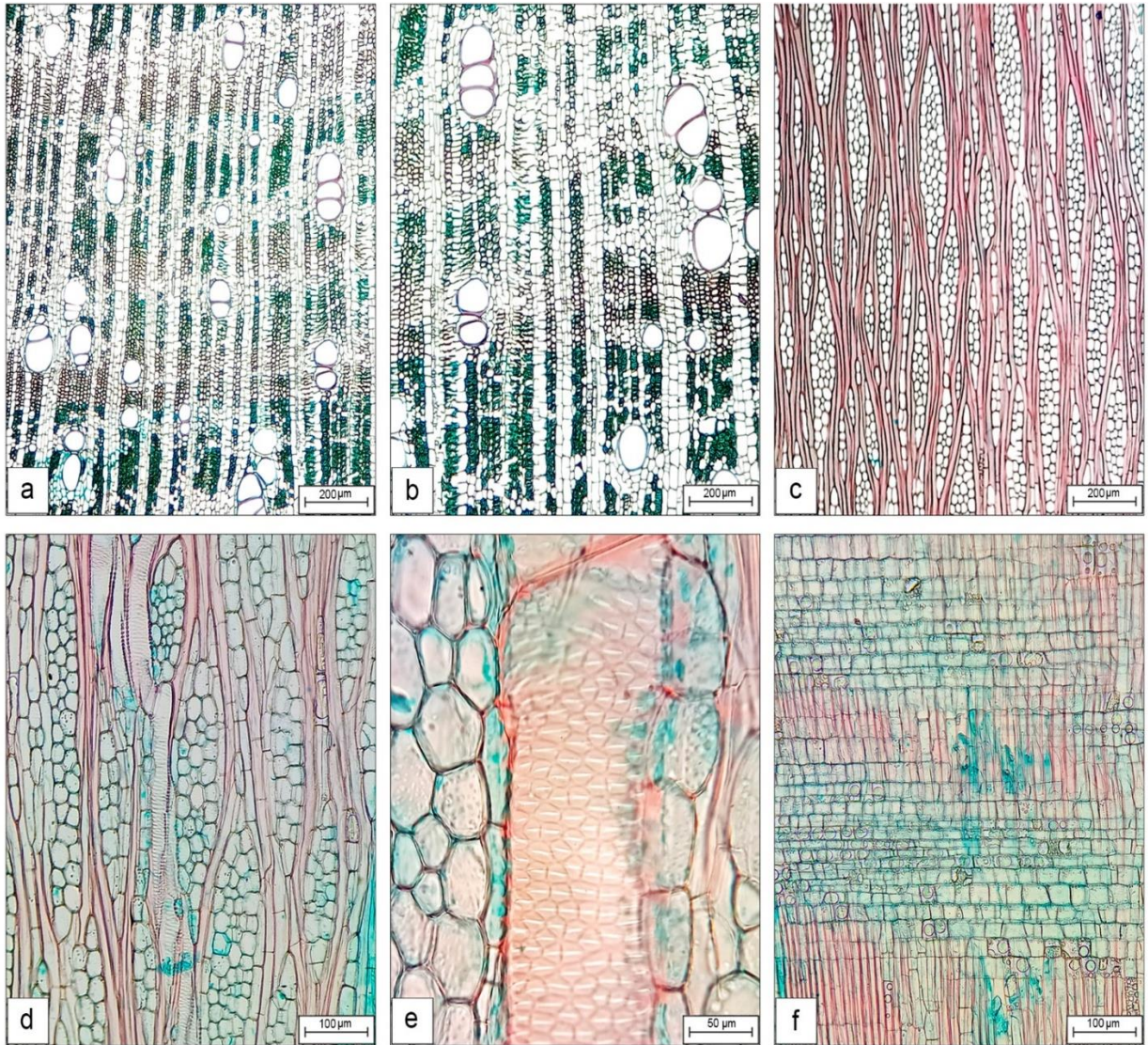
Madera con porosidad difusa (Fig. 7a), vasos solitarios que predominan en un 48.58%; en hileras radiales de dos células en un 14.74%; de 3 a 4 células en un 18.78% y agrupados en un 17.84%, 8.6 vasos/mm<sup>2</sup>; vasos con diámetro del lumen de 69.41 µm; pared de los vasos 4.48 µm, longitud de elemento de vaso de 456.50 µm punteaduras alternas, con diámetro de 10.37 µm y placa de perforación simple. Radios heterogéneos tipo II A (Fig. 7e), radios compuestos por células cuadradas y procumbentes. Radios uniseriados y multiseriados (Fig. 7c) de una a tres células de ancho y de 5 a 22 células a lo largo, densidad lineal de 12.45 radios/mm, longitud de radio de 408.62 µm, ancho de radio de 47.22 µm. Fibras libriformes (Fig. 7d). Diámetro del lumen de las fibras de 17.71 µm, grosor de la pared de 1.73 µm, presencia de fibras de pared gelatinosa con grosor de 5.18 µm (Fig. 7b), longitud de las fibras de 691.85 µm. Parénquima paratraqueal vasicéntrico escaso (Fig. 7b ). Series parenquimatosas de 4 a 5 células. Presenta granos de almidón en células radiales y parenquimáticas, drusas en córtex y floema (Fig.b7f).



**Fig. 7. *C. rostratus*** a) Porosidad difusa; b) Parénquima paratraqueal vasicéntrico escaso y fibras gelatinosas; c) Radios uniseriados y multiseriados; d) Fibras libriformes; e) Radios heterogéneos Tipo II A; f) Drusas en floema.

### **8.2.5. *Cnidoscolus tehuacanensis***

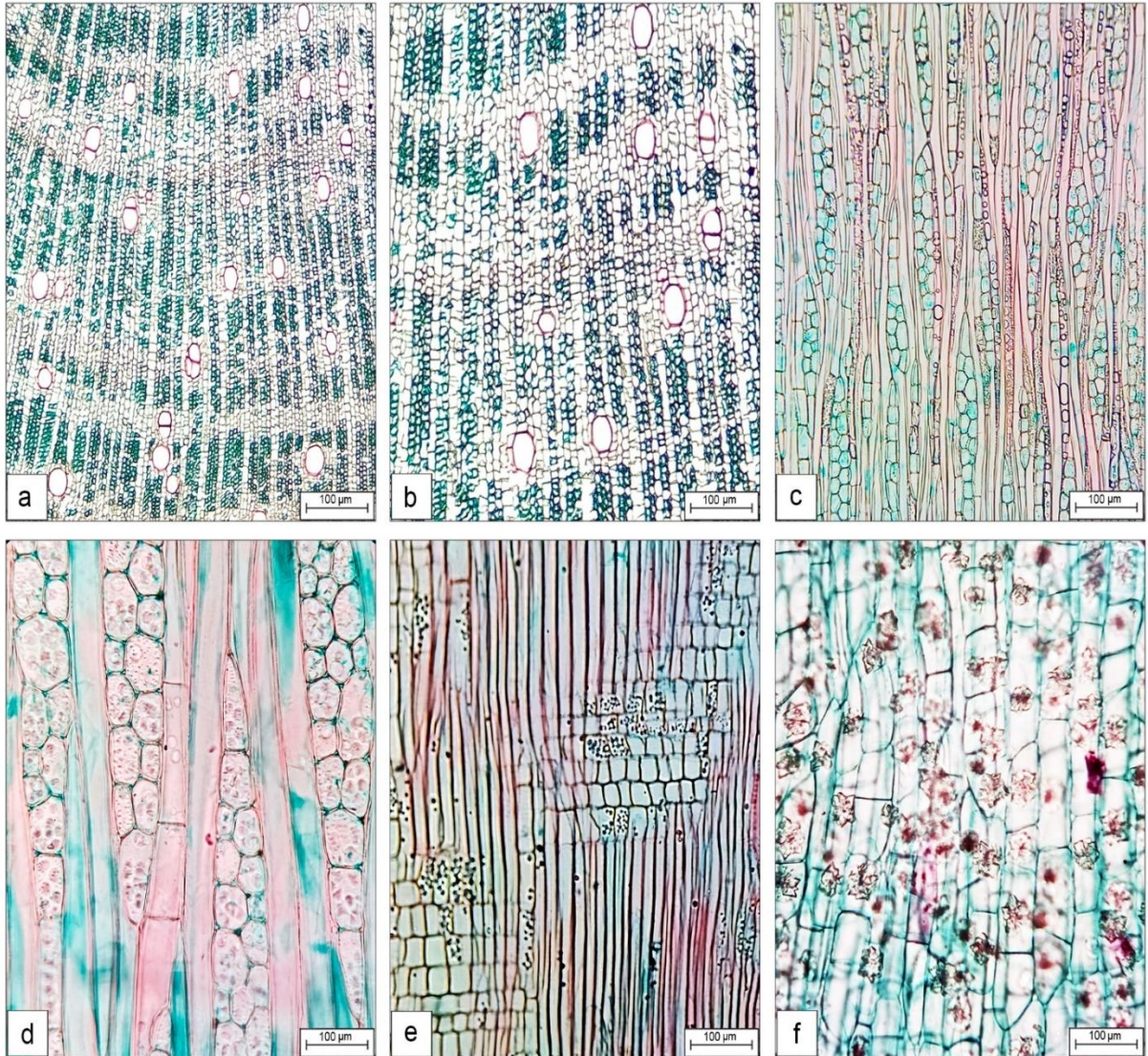
Madera con porosidad difusa (Fig. 8a), vasos solitarios que predominan en un 44.95%, en hileras radiales de dos células en un 13.80 %, de 3 a 4 células en un 21.78 % y en agrupados en un 19.43 %, 14.83 vasos/mm<sup>2</sup>; vasos con diámetro del lumen de 62.64 μm; pared de los vasos de 4.34 μm, longitud de elemento de vaso de 340.84 μm con punteaduras alternas (Fig. 8e) de diámetro de 7.49μm y placa de perforación simple. Radios heterogéneos tipo II A, radios compuestos por células cuadradas y procumbentes y escasas erectas (Fig. 8f). Radios multiseriados (Fig. 8c) de dos a cuatro células de ancho y de 7 a 14 células a lo largo, densidad lineal de 8.77 radios/mm, longitud de radio de 428.90 μm, ancho de radio de 58.88 μm. Fibras septadas (Fig. 8d). Diámetro del lumen de las fibras de 19.36 μm, grosor de la pared de 1.97 μm, presencia de fibras con pared gelatinosa (Fig. 8b) con grosor de 4.89 μm y longitud de las fibras de 548.69 μm. Parénquima paratraqueal confluyente (Fig. 8b). Series parenquimatosas de 3 a 6 células. Presentan drusas en córtex y floema, granos de almidón en células radiales y parenquimáticas.



**Fig. 8. *C. tehuacanensis*** a) Porosidad difusa; b) Parénquima paratraqueal confluyente y fibras gelatinosas; c) Radios multiseriados; d) Fibras septadas; e) Punteaduras alternas; f) Radios heterogéneos tipo II A

### **8.2.6. *Cnidoscolus tubulosus***

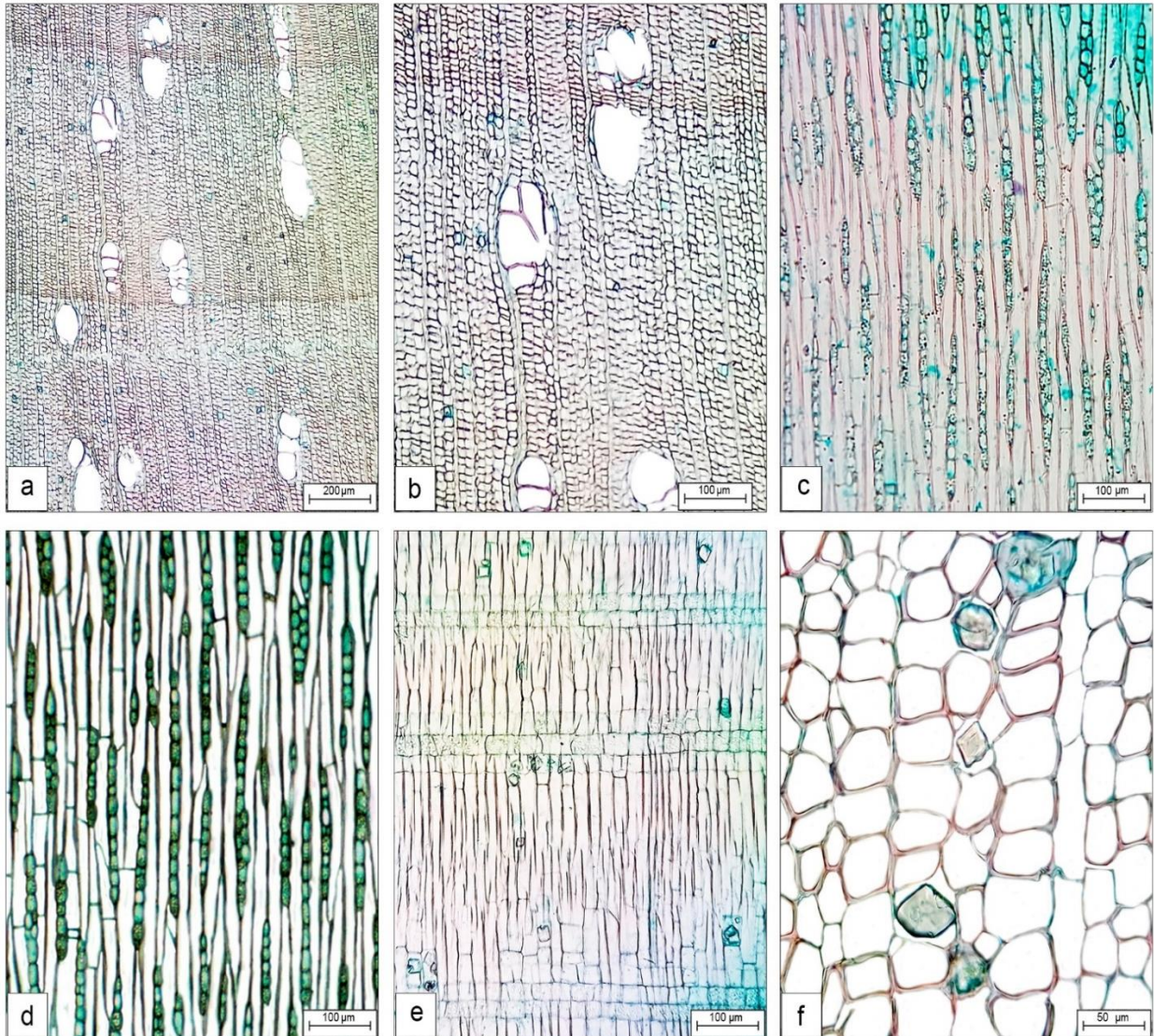
Madera con porosidad difusa (Fig. 9a), vasos solitarios que predominan en un 54.07%; en hileras radiales de dos células en un 15.27%; de 3 a 4 células en un 17.53% y agrupados en un 12.93%, 8.67 vasos/mm<sup>2</sup>; vasos con diámetro del lumen de 66.62 µm; pared de los vasos de 4.34 µm, longitud de elemento de vaso de 416.36 µm con punteaduras alternas con diámetro de 10.46 µm y placa de perforación simple. Radios heterogéneos tipo II B, radios compuestas por células cuadradas y erectas (Fig. 9e). Radios biseriados y multiseriados de dos a tres células de ancho y de 10 a 20 células a lo largo, densidad lineal de 13.93 radios/mm, longitud de radios de 494.28 µm, ancho de radios de 46.89 µm. Fibras libriformes y septadas (Fig. 9d). Diámetro del lumen de las fibras de 18.28 µm, grosor de la pared de 1.65 µm, presencia de fibras de pared gelatinosa, con grosor de 4.93 µm, longitud de las fibras de 632.28 µm. Parénquima paratraqueal confluyente (Fig. 9b). Series parenquimatosas de 2 a 4 células. Presenta granos de almidón en células radiales y parenquimáticas, así como drusas en córtex . (Fig. 9f).



**Fig. 9. *C. tubulosus*** a) Porosidad difusa; b) Parénquima paratraqueal confluyente y fibras gelatinosas; c) Radios biseriados y multiseriados; d) Fibras septadas; e) Radios heterogéneos tipo II B; f) Drusas en floema.

### **8.2.7. *Manihot pauciflora***

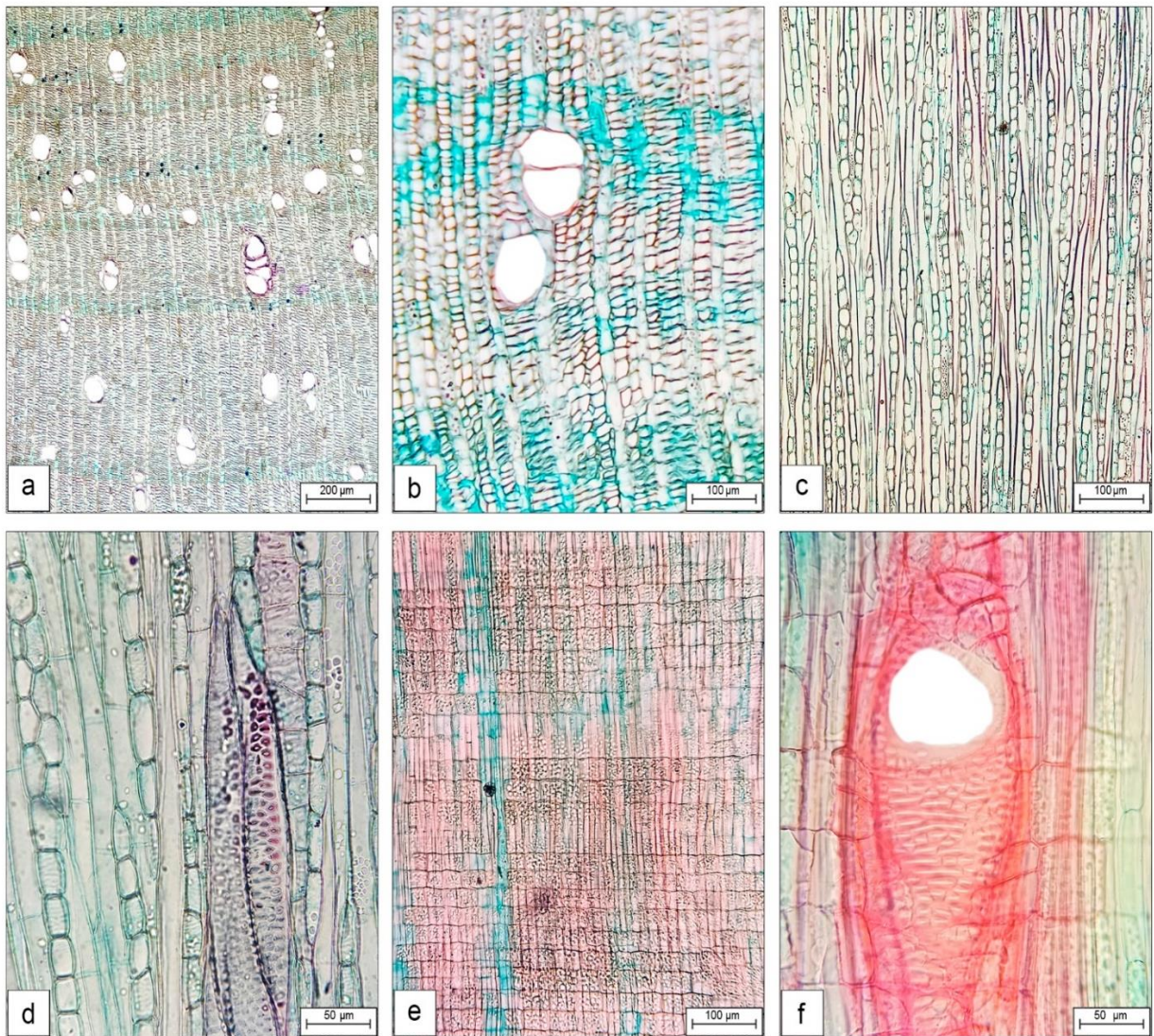
Madera con porosidad difusa con anillos de crecimiento inconspicuos delimitados por fibras de pared gruesa (Fig. 10a), vasos solitarios en un 31.53 %; en hileras radiales de dos células en un 11.47%; de 3 a 4 células en un 22.33% y agrupados con predominio en un 34.57%, 7 vasos/mm<sup>2</sup>; vasos con diámetro el lumen de 89.32 μm; pared de los vasos de 4.19 μm, longitud de elemento de vaso de 526.23 μm de punteaduras alternas, con diámetro de 8.71 μm y placa de perforación simple. Radios heterogéneos tipo II A (Fig. 10e), radios compuestas por células cuadradas y procumbentes. Radios uniseriados y biseriados de una a dos células de ancho (Fig. 10c) y de 6 a 15 células a lo largo, densidad lineal de 14.26 radios/mm, longitud de radio de 315.23 μm, ancho de radio de 22.67 μm. Fibras septadas (Fig. 10d ). Diámetro promedio del lumen de las fibras de 23.81 μm, grosor de la pared de 1.78 μm, longitud de las fibras de 764.21 μm. Parénquima paratraqueal vasicéntrico escaso (Fig. 10b). Series parenquimatosas de 2 a 4 células. Presenta cristales prismáticos en madera (Fig. 10f) y drusas en floema.



**Fig. 10. *Manihot pauciflora*** a) Porosidad difusa y anillos de crecimiento delimitados por fibras de pared gruesa; b) Parénquima paratraqueal vasicéntrico escaso; c) Radios uniseriados y biseriados; d) Fibras septadas; e) Radios heterogéneos tipo II A; f) presencia de cristales prismáticos en madera.

### **8.2.8. *Jatropha neopauciflora***

Madera con porosidad difusa y anillos de crecimiento delimitados por fibras de pared gruesa (Fig. 11a), vasos solitarios que predominan en un 39.50%; en hileras radiales de dos células en un 13.70 %; de 3 a 4 células en un 9.77 % y agrupados en un 36.97 %, 9.33 vasos/mm<sup>2</sup>; vasos con diámetro del lumen de 64.56 µm; pared de los vasos de 4.77 µm, longitud de elemento de vaso de 371.05 µm de punteaduras alternas, con diámetro de 8.13 µm y placa de perforación simple (Fig. 11f). Radios heterogéneos tipo II A , radios compuestas por células cuadradas y procumbentes (Fig. 11e). Radios uniseriados de una célula de ancho (Fig. 11c) y de 9 a 27 células a lo largo, densidad de 22.37 radios/mm lineal, longitud de radio de 464.58 µm, ancho de radio de 25.31 µm. Fibras libriformes y septadas (Fig. 11d). Diámetro del lumen de las fibras de 15.06 µm, grosor de la pared de 1.47 µm, longitud de las fibras de 614.91 µm. Parénquima paratraqueal vasicéntrico escaso (Fig. 11b). Series parenquimatosas de 3 a 4 células. Presenta granos de almidón en células radiales y parenquimáticas, drusas en floema y córtex.



**Fig. 11. *Jatropha neopauciflora*** a) Porosidad difusa y anillos de crecimiento delimitados por fibras gruesas; b) Parénquima paratraqueal vasicéntrico escaso; c) Radios uniseriados; d) Fibras septadas; e) Radios heterogéneos tipo II A; f) Placa de perforación simple.

### 8.3. Análisis multivariados (PCA)

Los resultados del análisis de componentes principales (PCA: Principal Components Analysis) de 58 caracteres y 8 especies; 23 cuantitativos y 35 cualitativos (Ver Anexos: cuadro 6) muestran que 23 caracteres concentraron la mayor variación en los dos primeros componentes con el 55.646 de la variación acumulada. El primer eje de ordenación explicó el valor Eigen de 20.677 y el eje dos el 10.942. El porcentaje acumulado en el primer eje fue de 36.390 y el segundo de 55.646 (Cuadro 7). Se formaron dos grupos que indican las diferencias entre las especies, se observó que las especies *C. angustidens*, *Manihot pauciflora* y *Jatropha neopauciflora* aparecen aisladas (Fig. 12).

## Análisis de Componentes Principales (PCA)

		PC 1			PC 2			
<b>Eigenvalues</b>		20.677			10.942			
<b>Porcentaje</b>		36.390			19.256			
<b>Porcentaje acumulado</b>		36.390			55.646			
Variables	PC 1	PC 2	Variables	PC 1	PC 2	Variables	PC 1	PC 2
(1) Hábito	0.042	-0.161	(21) Ancho fruto	0.217	-0.070	(41) Pared vasos	0.028	-0.123
(2) Braquiblastos	-0.076	0.045	(22) Largo semilla	0.211	0.244	(42) Long. Elementos vaso	-0.019	0.251
(3) Látex	0.062	0.013	(23) Ancho semilla	0.259	0.121	(43) Diámetro punteaduras	0.099	0.258
(4) Lámina variegada	-0.001	-0.061	(24) Carúncula	0.062	0.013	(44) Radios	0.127	0.110
(5) Margen de lámina	0.075	-0.106	(25) Tipo carúncula	0.045	-0.006	(45) Densidad lineal radios	0.167	0.015
(6) Tipo base lámina	0.191	-0.061	(26) Ápice carúncula	0.203	-0.113	(46) Tipo radios	0.063	0.004
(7) Ápice lámina	0.158	-0.018	(27) Posición carúncula	0.100	-0.064	(47) Núm. Células ancho radio	0.170	0.100
(8) Lóbulos en lámina	0.173	-0.042	(28) Venación primaria	0.096	-0.031	(48) Largo Radio	-0.036	0.179
(9) Longitud lámina	0.206	-0.188	(29) Venación secundaria	0.191	-0.061	(49) Ancho Radio	0.200	0.062
(10) Ancho lámina	0.185	-0.235	(30) Desarrollo areolas	0.050	-0.016	(50) Diámetro fibras	0.058	0.165
(11) Tricomas	0.096	-0.031	(31) Ramificación vénulas	0.088	0.098	(51) Pared fibras	0.167	0.268
(12) Tricomas venas prin	0.096	-0.031	(32) Última venación marg	0.076	-0.045	(52) Fibras gelatinosas	0.073	0.083

(13) Glándulas peciolares	0.096	-0.031	(33) Anillos crecimiento	0.096	-0.031	(53) Pared fibras gelatinosas	0.255	0.392
(14) Tipo glándulas	0.191	-0.061	(34) Parénquima axial	0.040	0.057	(54) Long. fibras	0.025	0.253
(15) Long. pecíolo	0.219	-0.179	(35) Abundancia vasos mm <sup>2</sup>	0.029	-0.161	(55) Contenidos en madera	0.050	0.094
(16) Perianto	0.062	0.013	(36) Vasos solitarios	0.163	0.052	(56) Tipos contenidos en madera	0.145	0.153
(17) Cáliz flor masculina	0.158	0.043	(37) Hileras radial 2-cél	0.135	-0.197	(57) Contenidos en floema y córtex	-0.036	0.072
(18) Cáliz flor femenina	0.113	-0.045	(38) Hileras 3-4 células	0.060	-0.110	(58) Tipos contenidos en floema-córtex	0.086	0.126
(19) Ápice fruto	0.105	-0.118	(39) Agrupación vasos	0.213	-0.137			
(20) Largo fruto	0.160	-0.081	(40) Diámetro vasos	-0.013	0.056			

**Cuadro 7.** Resultados del análisis de componentes principales (PCA) de 8 especies y 58 caracteres . En rojo los datos de los caracteres que fueron significativos para la agrupación de especies.

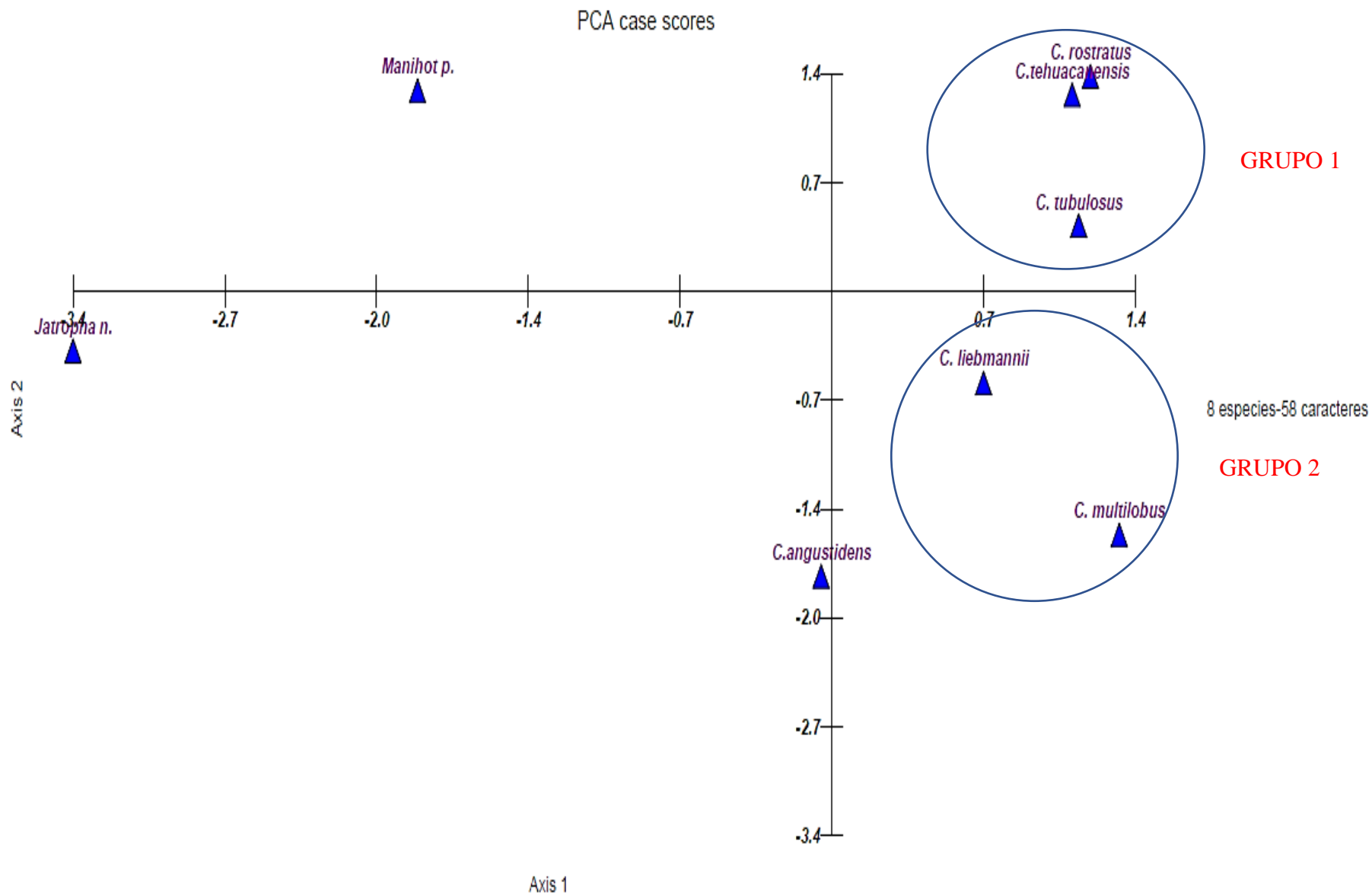


Fig. 12. Análisis de Componentes Principales (PCA). Agrupación de especies sustentado por 58 caracteres de 8 especies.

**GRUPO 1:** Está integrado por *C. rostratus*, *C. tehuacanensis* y *C. tubulosus*, agrupados por la similitud de caracteres tales como, longitud de lámina foliar del intervalo 13-18.9 cm; ancho lámina foliar intervalo 8-14.9 cm en *C. rostratus* y *C. tehuacanensis*; cáliz de flor masculina tipo hipocrateriforme; ápice del fruto de tipo acuminado, excepto *C. rostratus* que es agudo; vasos solitarios intervalo 47-55% en *C. rostratus* y *C. tubulosus*; hileras radiales de 2 células del intervalo 14-17%; diámetro de punteaduras vasculares de 9.47 a 10.46  $\mu\text{m}$ ; radios multiseriados en *C. rostratus* y *C. tehuacanensis*; longitud de radio de 407.23 a 453.22  $\mu\text{m}$ , ancho de radios de 39.45 a 58.88  $\mu\text{m}$ , presencia de fibras gelatinosas con grosor de pared de 4.72 a 5.28  $\mu\text{m}$ , presencia de granos de almidón en la madera y presencia de drusas en floema y córtex.

**GRUPO 2:** *C. liebmanni* y *C. multilobus*, ya que presentan caracteres similares, como de 5 o 7 lóbulos en lámina foliar; ancho de fruto intervalo 0.8-1.1 cm; agrupación de vasos intervalo 2 a 12%; la longitud de radio intervalo 361.23 a 514.01  $\mu\text{m}$ , grosor de pared de fibras de 1.42 a 1.69  $\mu\text{m}$

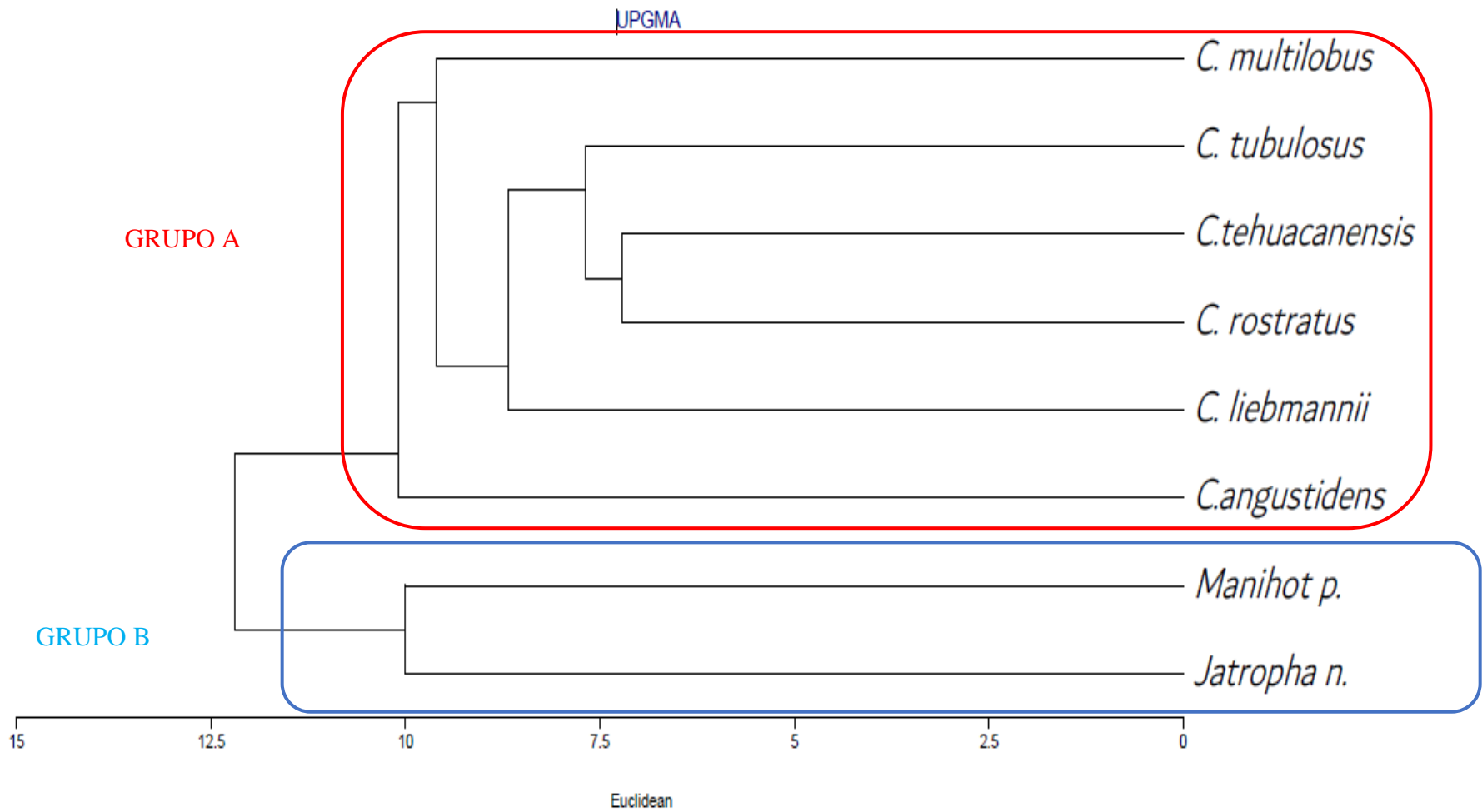
*C. angustidens* se segregó al presentar el tipo de cáliz de flor masculina infundibuliforme, así como sépalos libres en el cáliz de flor femenina; ancho de semilla del intervalo 0.58-0.79 mm; ápice de carúncula tipo redondo y posición de carúncula cubriendo el ápice de la semilla; diámetro de fibras intervalo 13.05-15.54  $\mu\text{m}$ . Asimismo, *Jatropha neopauciflora* y *Manihot pauciflora* se segregaron al presentar el tipo de la base de lámina entero; ápice redondo de lámina foliar en *Jatropha neopauciflora* y truncado en *Manihot pauciflora*, así como esta última presenta el ápice de carúncula de tipo agudo. El ancho de radio en el intervalo 22.67-31.05  $\mu\text{m}$  se encuentran ambas especies.

#### 8.4. Análisis de clúster (UPGMA)

Complementariamente, en el análisis de conglomerados (UPGMA) de ocho especies y 58 caracteres (Ver Anexos: cuadro 6) se observaron las distancias entre las especies (Fig. 13).

El fenograma muestra la separación de dos grupos, el **A** integrado por *Manihot pauciflora* y *Jatropha neopauciflora* a una distancia de 10.000, cercanas entre ellas y separadas del resto de las especies debido a los caracteres de presencia de braquiblastos, base de lámina cuneada; hoja no lobulada, tricomas no urticantes, ausencia de glándulas peciolares. Y en *Jatropha neopauciflora* el perianto diferenciado y el cáliz de flor masculina y femenina de tipo urceolado.

**En el grupo B** se integraron las seis especies de la sección *Calyptosolen*, *C. angustidens*, *C. multilobus*, *C. liebmannii*, *C. tubulosus*, *C. tehuacanensis* y *C. rostratus*. Se aprecia que *C. angustidens* está a una distancia de 10.082, por tener el carácter de lámina variegada. En el caso de *C. multilobus* la distancia 9.607, refleja que tiene similitudes con *C. liebmannii* que se encuentra a una distancia de 8.679. La especie *C. tubulosus* con distancia de 7.681 está más cercana a las especies *C. tehuacanensis* y a *C. rostratus* que están a una distancia de 7.211.



**Fig. 13.** Fenograma de 8 especies y 58 caracteres (UPGMA). Muestra las distancias euclidianas entre las especies.

## 8.5. Análisis filogenéticos

Se analizaron datos cualitativos y cuantitativos de las especies a través de la matriz codificada de nueve especies y 24 caracteres estructurales (Cuadro 9), resultado del análisis de homologías primarias; de los cuales, diez son cuantitativos (Uno de fruto, nueve de madera) y 14 son cualitativos (uno del hábito, cinco de lámina, dos de flor, uno de fruto, tres de semilla y dos de la madera). Se decidió incluir en el análisis las ocho especies que tenían toda la información de los caracteres morfo anatómicos, así como con *C. egregius* que muestra caracteres informativos como la lámina variegada y margen laciniado. Los caracteres informativos en el análisis de componentes principales PCA, se reanalizaron como homologías primarias y se llevó a cabo la polarización de caracteres con el criterio del grupo externo (Cuadro 9).

### POLARIZACIÓN

CÓDIGO	Caracter	Estados de caracter
1	Hábito	Arbustivo (0); Arbóreo (1); Herbáceo (2)
2	Braquiblastos en tallo	Ausencia (0); Presencia (1)
4	Lámina tipo variegada	Ausencia (0); Presencia (1)
5	Forma del margen de la lámina	Entero (0); Dentado (1); Laciniado (2)
8	Número de lóbulos en lámina	No lobulada (0); 3-lóbulos (1); 5 o 7 lóbulos (2)
17	Tipo de cáliz flor masculina	Urceolada tubular (0); Infundibuliforme (1); Hipocrateriforme (2).
18	Tipo de cáliz flor femenina	Urceolada (0); Infundibuliforme (1); Hipocrateriforme (2); Sépalos libres (3)
19	Tipo de ápice del fruto	Acuminado (0); Agudo (1); Truncado (2); Obtuso (3)
21	Ancho de fruto	2.2-2.6 cm (0); 1.7-2.1 cm (1); 1.2-1.6 cm (2); 0.8-1.1 cm (3); 0.3-0.7 mm (4)

<b>25</b>	Tipo de carúncula	Desarrollada (0); Reducida (1)
<b>26</b>	Forma del ápice de la carúncula	Aguda (0); Cordada (1); Redondeada (2); Deltoide (3)
<b>27</b>	Posición de la carúncula en la semilla	Cubre el ápice (0); Sobrepasa el ápice (1); Por debajo del ápice (2)
<b>30</b>	Desarrollo de areolas	Incompleto (0); Bien desarrollado (1); Imperfecto (2)
<b>33</b>	Anillos de crecimiento	Inconspicuo delimitado por fibras de pared gruesa (0) No delimitados (1)
<b>34</b>	Tipo parénquima axial	Paratraqueal vasicéntrico escaso (0); paratraqueal confluyente (1).
<b>36</b>	Distribución vasos solitarios	38-46 (0); 20-28 (1); 29-37 (2); 47-55 (3).
<b>37</b>	Distribución de vasos en hileras radiales de dos células	9-13 (0); 14-17 (1); 18-22 (2); 23-27 (3).
<b>40</b>	Diámetro de vasos $\mu\text{m}$	57-68 (0); 47-57 (1); 69-79 (2); 80-90 (3)
<b>43</b>	Diámetro punteaduras vasculares $\mu\text{m}$	7.67-8.51 (0); 6.82-7.66 (1); 8.52-9.46 (2); 9.47-10.46 (3).
<b>47</b>	Número de células de ancho en Radio	Una (0); dos (1); tres (2); 4 ó más (3)
<b>48</b>	Longitud de radios $\mu\text{m}$	453.23-514.01 (0); 407.23-453.22 (1); 361.23-407.22 (2); 315.23-361.22 (3).
<b>49</b>	Ancho de radios $\mu\text{m}$	22.67-31.05(0); 31.06-39.44 (1); 39.45-47.83 (2); 47.84-58.88 (3).
<b>50</b>	Diámetro lumen de fibras $\mu\text{m}$	14.34-17.27 (0); 11.40-14.33 (1); 17.28-20.21 (2); 20.22-23.15 (3).
<b>51</b>	Grosor pared de fibras delgadas $\mu\text{m}$	1.42-1.55 (0); 1.56-1.69 (1); 1.70-1.83 (2); 1.84-1.97 (3).

**Cuadro 9.** Polarización de caracteres cualitativos y cuantitativos de 24 caracteres para 9 taxa. La numeración corresponde a la polarización de 58 caracteres (Ver Anexos: cuadro 2).

El resultado obtenido mostró solo una hipótesis de máxima parsimonia, con una longitud de 73 pasos, un índice de consistencia de 0.75 y un índice de retención de 0.57 (Fig. 14).

Las homologías primarias se recuperaron como sinapomorfías que apoyaron al clado formado por las especies de la sección *Calyptrosolen*, ausencia de braquiblasto (2), tres lóbulos en lámina (8), porosidad difusa (33) y ancho de radios (49) del intervalo 31.06-39.44  $\mu\text{m}$ . Con las siete especies de la sección, se recuperó el clado como monofilético con alto soporte (95% BP). Se observaron dos subclados; el Subclado A con las especies *C. angustidens* y *C. egregius*, soportado por la sinapomorfia de presencia de lámina tipo variegada (4); asimismo, *C. angustidens* presenta autapomorfía del hábito (1) arbustivo a herbáceo y *C. egregius* presenta el caracter del cáliz de flor femenina (18) con sépalos libres al de tipo hipocrateriforme. El Subclado B formado por el resto de las especies, tiene un alto soporte (95% BP), soportados por las sinapomorfias del cáliz de flor femenina (18) de sépalos libres al de tipo hipocrateriforme y el caracter del diámetro de fibras (50) de 13.05-15.54  $\mu\text{m}$  a 18.05-20.54  $\mu\text{m}$ . Así también, los caracteres autapomórficos que sustentan a *C. tehuacanensis*, es el ancho de radios (49), dentro del intervalo de 47.84-58.88  $\mu\text{m}$  y el caracter de grosor pared de fibras (51) dentro de intervalo 1.84-1.97  $\mu\text{m}$ . Aunado a lo anterior, la especie *C. liebmannii* y el resto de las especies, están sustentados por las sinapomorfias de 5 o 7 lóbulos en lámina (8), ápice de la carúncula (26) de tipo deltoide, posición de carúncula (27) que sobrepasa el ápice de la semilla y la distribución de vasos solitarios (36) con porcentaje de 47-55%. Además, *C. liebmannii* presentan el caracter de largo de radio (48) dentro del intervalo de 361.23-407.22  $\mu\text{m}$ . Por consiguiente, la especie *C. tubulosus* y el resto de las especies están soportadas con un soporte moderado del 61% BP, con las sinapomorfias del diámetro de punteaduras (43) dentro del intervalo 9.47-10.46  $\mu\text{m}$ , ancho de radios (49) de 39.45-47.83  $\mu\text{m}$  y pared de fibras (51) del intervalo 1.56-1.69  $\mu\text{m}$ . Así también, las especies *C. multilobus* y *C. rostratus* están soportadas moderadamente por el 61% BP, apoyadas por los caracteres sinapomórficos de carúncula (25) reducida y diámetro de vasos (40) del intervalo 69-79  $\mu\text{m}$ ; además, *C. multilobus* presentan el carácter autapomórfico de

la posición de la carúncula (27) por abajo del ápice de la semilla e hileras radiales de dos células (37) dentro del intervalo 33-40%; *C. rostratus* presenta la autapomorfía de ápice de carúncula (26) de tipo cordado.

En el análisis se pudo observar que en las especies de la sección *Calyptrosolen*, el carácter (8) de tres lóbulos en lámina, que soporta el clado de la sección, mostró que en el Subclado B formado por *C. tehuacanensis*, *C. liebmannii*, *C. tubulosus*, *C. multilobus* y *C. rostratus*, presentó el cambio a 5 o 7 lóbulos en lámina; otro carácter es el de ancho de radios (49), el cual cambió en la especie *C. tehuacanensis* a 47.84-58.88  $\mu\text{m}$  y en el clado formado por *C. tubulosus*, *C. multilobus* y *C. rostratus* con 39.45-47.83  $\mu\text{m}$ . Además, el carácter de cáliz de flor femenina infundibuliforme que presenta *C. egregius*, cambió en el Subclado B, al observarse el de tipo hipocrateriforme. El siguiente carácter que presenta *C. tehuacanensis* de pared de fibras (51) cambió en las especies *C. tubulosus*, *C. multilobus* y *C. rostratus* que están sustentadas por ese carácter, al cambiar a 1.56-1.69  $\mu\text{m}$ . También el carácter de ápice de carúncula (26) de tipo deltoide en las especies *C. liebmannii*, *C. tubulosus* y *C. multilobus*, cambió en *C. rostratus* al presentarlo de tipo cordado. El carácter de la posición de la carúncula (27) que sobrepasa el ápice de la semilla en las especies *C. liebmannii*, *C. tubulosus* y *C. rostratus*, cambió en la especie *C. multilobus* al presentarse abajo del ápice de la semilla. Y por último, el carácter de pared de fibras (51) observado en *C. tehuacanensis* cambió en las especies *C. tubulosus*, *C. multilobus* y *C. rostratus*, al observarlo de 1.56-1.69  $\mu\text{m}$ .

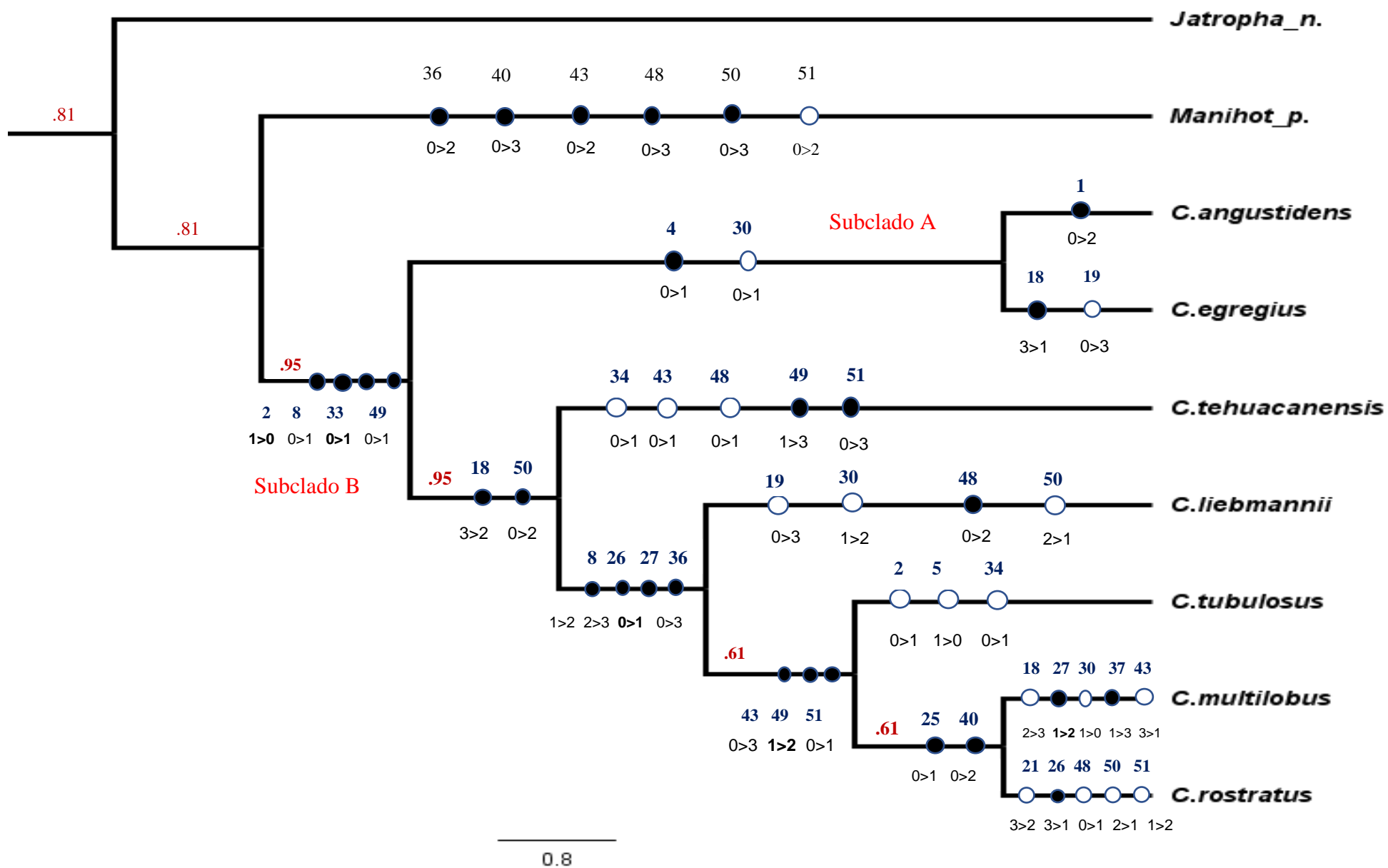


Fig. 14. Cladograma que muestra la hipótesis más parsimoniosa, con una longitud de 73 pasos, CI= 0.75, RI=0.57

## 9. Discusión

### 9.1. Arquitectura foliar

La familia Euphorbiaceae tiene variación foliar que apoya la identidad de sus especies; por ello, Cervantes *et al.* (2009) reconocen que los caracteres foliares tienen atributos en la familia que han sido utilizados para sustentar hipótesis filogenéticas, tales como laticíferos, tricomas, estomas y caracteres de la epidermis foliar. En las especies de la sección *Calyptosolen* y en las especies del grupo externo, se observó variación morfológica entre ellas. Anteriormente ya había sido reportado en trabajos descriptivos por Breckon (1975), Martínez-Gordillo, *et al.*, (2014) y Maya-Lastra y Steinmann (2018), por ejemplo, el tipo de hoja de las especies de *Cnidoscolus*, las cuales son simples, lobuladas de tres a siete lóbulos, excepto *Cnidoscolus quercifolius* (sección *Cnidoscolus*, subsección *Phyllacanthae*) (Melo y Sales, 2008) que presenta hojas simples pinnadas, al igual que *Jatropha neopauciflora* y *Manihot pauciflora* tiene hojas compuestas trifoliadas. Sucede lo mismo con el margen de la hoja una vez que la mayoría lo presenta de tipo dentado o entero, en sólo dos especies se observó laciniado (*C. angustidens* y *C. egregius*), estas mismas especies presentaron el haz de la lámina variegada con máculas blancas debajo de los tricomas urticantes. Breckon (1975) estableció que su morfología floral, follaje variegado e inflorescencia compuesta las hace especies cercanamente relacionadas. El ápice y base de la hoja es similar en las especies de estudio, aunque con algunas diferencias con los grupos externos como ocurre en el ápice en la mayoría de las especies donde es acuminado y sólo *C. aconitifolius* es mucronado, mientras que en las especies del grupo externo presenta tipo agudo en *C. urens*, *Manihot pauciflora* truncado y *Jatropha neopauciflora* redondo. Igualmente, la base de la hoja es cordada en la sección *Calyptosolen* excepto *C. egregius* que la presenta truncada y los grupos externos *C. vitifolius* es sagitada (Melo y Sales, 2008); en *Manihot pauciflora* y *Jatropha neopauciflora* es cuneada.

Los tricomas urticantes están presentes en todas las especies de *Cnidoscolus*, excepto en *C. aconitifolius*, la llamada “Chaya” que ha sido cultivada en México desde tiempos precolombinos y es utilizada para alimentación humana, animal, como medicamento y

para cercos vivos (Ross-Ibarra, 2003; Cifuentes y Porres, 2014). Las glándulas en el ápice del pecíolo son consideradas de importancia taxonómica (McVaugh, 1944; Breckon, 1975; Melo y Sales, 2008; Martínez-Gordillo, *et al.* 2014; Maya-Lastra y Steinmann, 2019b); en las especies de la sección son de tipo carnosos, excepto *C. egregius*. Sin embargo, Marques (2017) señala glándulas en *C. pubescens* de tipo carnosos, la cual pertenece a otra sección. De los caracteres morfológicos de largo y ancho de lámina, así como la longitud del pecíolo de las especies de *Calyptrosolen* y de los grupos externos, se observaron marcadas diferencias; sin embargo, en este trabajo, aunque en los análisis de multivariados fueron significativos para las agrupaciones, no resultaron ser informativos en el análisis filogenético. Por otro lado, Breckon (1975) informó que los tallos en la sección *Calyptrosolen* son de importancia taxonómica; tallos suculentos (*C. liebmanni*, *C. tehuacanensis* y *C. tubulosus*); no suculentos (*C. aconitifolius*, *C. albidus*, *C. angustidens*, *C. egregius*, *C. megacanthus*, *C. multilobus* y *C. rostratus*). Sin embargo, este carácter no fue seleccionado por falta de ejemplares y no fue observado en los ejemplares recolectados.

De acuerdo con el patrón de venación primaria las especies de la sección *Calyptrosolen* lo presentan de tipo actinódroma perfecta marginal basal; en cambio, las especies del grupo externo lo presentan de tipo pinnado (excepto *C. vitifolius* que es actinódroma); de este carácter Maya-Lastra y Steinmann (2019b) informan que la venación de la hoja que presentan las especies del género es el estado hipotético ancestral. Webster (2014) señaló que la familia Euphorbiaceae por lo general presenta un patrón de venación secundaria tipo Broquidródroma, los resultados de esta investigación reflejan que los grupos externos *Jatropha neopauciflora*, *Manihot neopauciflora*, *C. quercifolius* y *C. vitifolius* conservan este carácter; sin embargo, las especies de la sección presentan la sinapomorfia del carácter de venación secundaria semicraspedródroma.

Los patrones de venación y los caracteres morfológicos resultan útiles para la separación y agrupamiento de las especies, ya que pueden discriminar las relaciones cercanas entre ellas. Esto es apoyado por trabajos anteriores en géneros *Dysopsis*, *Conceveiba*, *Gavarretia* y *Euphorbia* de la familia Euphorbiaceae, en los cuales también se observaron caracteres de este tipo realizados por Lozano y Murillo (2001) y Fayed *et al.* (2020). El

desarrollo y la forma de las areolas, indicadas para especies de los géneros *Conceveiba* y *Gavarretia* (Euphorbiaceae) del trabajo de Murillo (2001), sustentó especies a nivel infragenérico. La sección *Calyptosolen* también reflejó diferencias en el desarrollo de areolas, ramificación de vénulas y última venación marginal. Sin embargo, no fueron significativos para la agrupación en el análisis de multivariados y tampoco en el análisis filogenético a causa de falta de información en todas las especies.

#### 9.2. Estructuras florales, fruto y semilla

Thakur y Patil (2011), indicaron el perianto en la familia Euphorbiaceae es heteroclamídeo. Sin embargo, hubo una reducción en *Manihot* y *Cnidoscolus*, en *Cnidoscolus* es monoclamídeo; además, existe la duda si los tépalos son homólogos a pétalos o sépalos. Breckon (1975) señaló que es petaloide, pero es necesario verificar su origen. Asimismo, Maya-Lastra y Steinamann (2019b) mencionan que las flores presentan diferentes grados de connación; en este estudio se observó que el cáliz de las flores, de las especies de la sección *Calyptosolen*, presentan en las masculinas el tipo infundibuliforme y tipo hipocrateriforme, y sólo de tipo urceolado tubular lo presentó *Jatropha neopauciflora* que es del grupo externo. Así también, el cáliz de flores femeninas de tipo infundibuliforme, tipo hipocrateriforme y de sépalos libres, solo urceolado en *Jatropha neopauciflora*. Este carácter fue informativo en los análisis multivariados y filogenéticos.

Por otro lado, los frutos, aunque son cápsulas en todas las especies de estudio, presentan diferencias en su ápice, siendo acuminado, agudo, obtuso y truncado; cabe señalar que no se reportó en ningún trabajo anterior, siendo informativo en el resultado de agrupamiento del análisis multivariado, pero no en el análisis filogenético. En el trabajo de Breckon (1975) indica que la semilla presenta rasgos de importancia taxonómica, propone el carácter de carúncula de la sección *Calyptosolen* como importante. Por lo cual, se observó que efectivamente existen diferencias en la carúncula. Son fácilmente observables en las especies de estudio, ya que puede estar ausente (*Jatropha neopauciflora*) y puede estar reducida o desarrollada. Además, existen diferencias de acuerdo con la forma de ápice y a la posición que presentan con respecto al ápice de la semilla. Por la forma del ápice se agruparon en tipo agudo, cordado, redondo y deltoide.

Asimismo, Breckon (1975) propuso que en la posición de la carúncula se encuentran diferencias o similitudes para relacionar a especies según la forma, color, tamaño y posición de la carúncula. En este estudio se agruparon las que tienen la carúncula abajo del ápice de la semilla (*C. aconitifolius*, *C. megacanthus* y *C. multilobus*); las que cubren todo el ápice de la semilla (*C. albidus*, *C. angustidens*, *C. egregius*, *C. tehuacanensis*, *C. urens*, *C. vitifolius* y *Manihot pauciflora*); y las que se observan arriba del ápice de la semilla (*C. liebmannii*, *C. rostratus*, *C. tubulosus* y *C. quercifolius*); por lo que fue un carácter informativo, tanto en el análisis multivariado como en el filogenético. Además, Breckon (1975) señala que la morfología de la semilla en *C. egregius* es similar a aquellas especies que se encuentran en los desiertos de Sonora (*Cnidoscolus palmeri* (SWatson) Rose y de Chihuahua (*Cnidoscolus shrevei* I.M.Johnst.) probablemente resultado de evolución convergente y adaptación a hábitats desérticos. Sin embargo, no se pudo comprobar esto último por falta de especies para su comparación.

### 9.3. Anatomía madera

En el estudio de la anatomía de la madera en la familia Euphorbiaceae, Webster (2014) informa que las estructuras de la subfamilia Crotonoideae presentan elementos de vasos con placa de perforación simple, fibras de pared engrosada y abundante parénquima axial; así como laticíferos, *Cnidoscolus* pertenece a la subfamilia Crotonoideae, por lo cual se observó que efectivamente las placas de perforación de los elementos de vaso son simples en todas las especies seleccionadas en este estudio. Esto es el resultado de adaptación más eficiente para el transporte de agua (Wheeler y Baas, 1993); aunque en el estudio de Jangid y Gupta (2016) en especies de Euphorbiaceae, observaron placas de perforación escalariformes. Por otro lado, las especies de este estudio mostraron crecimiento de anillos inconspicuos delimitados con fibras de pared engrosadas en *Manihot pauciflora*, *Jatropha neopauciflora* y *C. liebmannii*; también reportado en *Jatropha standleyi* Steyermark por Barajas-Morales y Gómez (1989); las especies restantes (*C. angustidens*, *C. multilobus*, *C. rostratus*, *C. tehuacanensis*, *C. tubulosus*) no presentaron crecimiento de anillos, probablemente porque este carácter se observa en especies tropicales con estacionalidad no marcada (Aguilar- Rodríguez y Barajas-

Morales, 2005). Sin embargo, en el trabajo de Lira-Zidahes *et al.*, (2017) reportan a *C. quercifolius* con distintos anillos de crecimiento. Así también, el parénquima paratraqueal vasicéntrico escaso fue reportado en las especies *C. spinosus* y *C. pubescens* (Barajas-Morales y Gómez, 1989; Marques, 2017), en las especies de este trabajo también se observó, excepto en *C. tehuacanensis* y *C. tubulosus* que presentaron parénquima paratraqueal confluyente; Ruíz-Valencia (2021) informa que la disposición del parénquima es relevante en especies que se distribuyen en tipos de vegetación con temporadas de sequía largas, ya que entre más bandas tenga mejor será la comunicación entre los sistemas axial y radial; aunque en este estudio no se observaron bandas de parénquima ya que en la mayoría de especies fue escaso. En este estudio, el parénquima axial no fue informativo en los análisis filogenéticos. La porosidad difusa se observó en todas las especies de este estudio, este carácter es reportado en los trabajos hechos para *Cnidoscolus* y *Jatropha* (Barajas-Morales y Gómez, 1989; Marques, 2017; Lira-Zidahes, 2017; Bahadur *et al.*, 2014 y Jangid y Gupta, 2016). Jangid y Gupta (2016) reportan en la subfamilia Crotonoideae la porosidad difusa como un carácter avanzado.

La abundancia de vasos en las especies *C. multilobus*, *C. rostratus*, *C. tubulosus*, *Manihot pauciflora* y *Jatropha neopauciflora* fue de 7 a 10/ mm<sup>2</sup>; en *C. liebmannii* y *C. tehuacanensis* de 11 a 14/mm<sup>2</sup> y la especie *C. angustidens* presentó la mayor abundancia de vasos de 19/mm<sup>2</sup>; lo anterior difiere a lo reportado en *C. spinosus*, que presentó solo 3/mm<sup>2</sup>, en *Jatropha Chamelensis* Pérez-Jiménez, 1/mm<sup>2</sup> y en *Jatropha standleyii*, 2/mm<sup>2</sup> (Barajas-Morales y Gómez, 1989); además Marques (2017) reportó para *C. pubescens* de la sección *Cnidoscolus*, subsección *Cnidoscolus* 1.9/mm<sup>2</sup>; Paula y Alves (1980) reportaron que *Cnidoscolus phyllacanthus* (Müll.Arg.) Pax & K.Hoffm, sinónimo de *Cnidoscolus quercifolius* Pohl, sección *Cnidoscolus*, subsección *Phyllacanthae*, presentó 2.10 vasos/mm<sup>2</sup>; en este sentido estas especies presentan este carácter similar a *C. spinosus*; esto es diferente a las especies de este estudio. Las altas frecuencias de vasos observadas en las especies de este estudio pueden ser debido a que en su mayoría son arbustos, como informan Wheeler y Baas (1993) al señalar que en arbustos se muestran frecuencias más altas de vasos que en madera de árboles. En caso similar, Zhang *et al.* (1992), observaron que la frecuencia de vasos aumenta a medida que disminuye la disponibilidad de humedad y tener un mayor número de vasos se considera más seguro

porque, aunque algunos vasos dejen de funcionar, otros garantizan el transporte de agua (Marques, 2017).

Con respecto a vasos solitarios, estos predominan en un porcentaje de 31 a 54% en la mayoría de las especies de estudio, como lo reportan Barajas-Morales y Gómez (1989) para *C. spinosus*; ya que especies de climas tropicales presentan porcentajes altos como un adaptación en la eficiencia del transporte de agua (Wheeler y Baas, 1993). Solo la especie *Manihot pauciflora* presentó predominio en vasos agrupados en un 44%, ya que al agruparse pueden prevenir el colapso a medida que aumenta el grado de aridez (Moglia y López (2001). La abundancia de vasos solitarios fue un carácter informativo en análisis de multivariados y filogenéticos.

*C. angustidens* presentó el diámetro de vasos más pequeño (47.40 $\mu\text{m}$ ) comparado con *C. liebmannii*, *C. tehuacanensis*, *C. tubulosus* (60.65 $\mu\text{m}$  a 66.62 $\mu\text{m}$ ); mientras que *C. rostratus* y *C. multilobus* presentaron los mayores (69.41  $\mu\text{m}$  a 72.47  $\mu\text{m}$ ). *C. spinosus* presenta un diámetro de 173  $\mu\text{m}$  (Barajas-Morales y Gómez, 1989), *C. phyllacanthus* (*C. quercifolius*) presentó 82-181  $\mu\text{m}$  (Paula y Alves, 1980) y *C. pubescens* 130.24  $\mu\text{m}$  (Marques, 2017); con ello se observó que las especies de estudio presentaron menor medida. Esto puede ser debido a que medidas de menos de 100  $\mu\text{m}$  son típicas de arbustos y pequeños árboles de climas secos (Zhang *et al.* 1992; Wheeler y Baas, 1993) y aunque son menos eficientes son más seguros ya que es más difícil que desarrollen burbujas (Marques, 2017). Este carácter fue informativo en el análisis filogenético. Según Bahadur *et al.* (2014) especies de *Jatropha* en la India, presentan medidas pequeñas en el diámetro de vasos que van de 55 a 85  $\mu\text{m}$ , que coincide con las medidas observadas en *Jatropha neopauciflora*. En cuanto al grosor de la pared de los vasos, las especies *C. multilobus* y *C. rostratus* presentaron las medidas mayores (4.36 a 4.77 $\mu\text{m}$ ); las especies *C. tehuacanensis*, *C. tubulosus* y *Manihot pauciflora* con medidas medias (4.02 a 4.35  $\mu\text{m}$ ) y las menores fueron de *C. liebmannii* y *C. angustidens* (3.35 $\mu\text{m}$  y 3.69  $\mu\text{m}$ ). Según Moglia y López (2001) el espesor de pared de los vasos es mayor para prevenir el colapso a medida que aumenta la aridez. Este carácter no fue informativo en los análisis de multivariados y filogenético. No ha sido reportado en trabajos anteriores, por lo que sería necesario compararlo en futuros estudios.

La longitud de los elementos de vaso en las especies de la sección presentó de 338 a

456.50  $\mu\text{m}$ ; en *C. spinosus* fue mayor ( 534 $\mu\text{m}$ ) (Barajas-Morales y Gómez, 1989) y en *C. pubescens* reportó Marques (2019) 488.39  $\mu\text{m}$ ; *Manihot pauciflora* 526.23  $\mu\text{m}$ . Baas y Xinying (1986) señalan que en los taxones de climas secos tienden a ser bajos y cortos, propios de especies que crecen en lugares áridos (Carlquist y Hoekman, 1985). En consecuencia, las altas tasas de transpiración requeridas en climas cálidos requieren de un transporte de agua eficiente, incluso con alto riesgo de embolia (Marques, 2017). No fue informativo en los análisis.

Las punteaduras intervasculares en todas las especies fueron alternas, también reportadas en *C. pubescens* (Marques, 2017). Los diámetros de las punteaduras fueron diferentes; *C. multilobus* y *C. tehuacanensis* presentaron las medidas más bajas (6.82 a 7.49  $\mu\text{m}$ ); *C. angustidens* y *C. liebmannii* medias (7.96 a 8.71  $\mu\text{m}$ ) y *C. rostratus* y *C. tubulosus* las medidas mayores (10.37 y 10.46  $\mu\text{m}$ ). Para *C. spinosus* se reportó de 10 a 13  $\mu\text{m}$  (Barajas-Morales y Gómez, 1989), observándose con ello que en *C. spinosus* las medidas fueron más grandes, que sólo *C. rostratus* y *C. tubulosus* alcanzaron. El diámetro de punteaduras fue informativo en el análisis de multivariados y filogenéticos.

Los tipos de radios observados en este estudio fueron de tipo heterogéneos II A (células procumbentes y cuadradas) y II B (células cuadradas y erectas marginales), uniseriados, biseriados y multiseriados; esto concuerda con lo reportado en *C. pubescens* con radios uniseriados y biseriados, heterocelulares de células procumbentes, cuadradas y erectas en el margen (Marques, 2017). Barajas-Morales y Gómez (1989) reportaron para *C. spinosus*, radios biseriados heterocelulares tipo I formado por células cuadradas y pocas procumbentes, con ello se observa que *C. pubescens* presentó las mismas características, pero *C. spinosus* que pertenece a la sección es diferente, por lo que sería conveniente en un futuro compararlas. Kribs (1935) señaló que los radios heterogéneos tipo II son una etapa de transición en la secuencia evolutiva, ya que los radios heterogéneos tipo I son los más primitivos y los homogéneos tipo II son la condición más especializada. En este sentido, se observó que las especies de estudio se encontrarían en una etapa de transición. Sin embargo, Carlquist (2009) mencionó que las características que se encuentran en las plantas leñosas son ancestrales en las angiospermas. Por otro lado, se observó que la mayoría de las especies de este trabajo, presentaron radios uniseriados y biseriados, Carlquist (1970) indica que la ausencia de

radios contribuye a una mayor resistencia ya que la madera se dedica a la conducción de agua a través de los vasos y a la resistencia mecánica a través de las fibras. Además, Kribs (1935) indicó que el radio uniseriado es una estructura altamente especializada debido a la eliminación de los radios multiseriados. Este carácter no resultó informativo en los análisis.

La densidad de los radios en las especies de la sección mostró de 6 a 15/mm lineal, solo en *Jatropha neopauciflora* fue de 22/mm. Este carácter está dentro de lo reportado en *C. phyllacanthus* (*C. quercifolius*) (Paula y Alves, 1980) y en *C. spinosus* (Barajas-Morales y Gómez, 1989) con 11 radios/mm lineal. Este carácter resultó informativo en el análisis de multivariados. Con relación a la longitud de los radios, las especies de la sección fue menor (*C. angustidens*, *C. multilobus* y *C. tubulosus* 453 a 514.01  $\mu\text{m}$ ; *C. liebmanni*, *C. rostratus*, *C. tehuacanensis* 402.25 a 450  $\mu\text{m}$ ) a lo reportado en *C. spinosus* 1,499  $\mu\text{m}$  (Barajas-Morales y Gómez 1989), en *C. pubescens* 663.73  $\mu\text{m}$  (Marques, 2017) y en *C. phyllacanthus* (*C. quercifolius*) 570.00  $\mu\text{m}$  (Paula y Alves, 1980). Sería importante comparar con estudios posteriores. El carácter fue informativo en los análisis de multivariados y filogenéticos.

El ancho de radios (31.06 a 47.83  $\mu\text{m}$ ) que presentaron las especies de la sección es similar a lo reportado por Paula y Alves (1980) para *C. phyllacanthus* (33 a 46  $\mu\text{m}$ ) y Marques (2017) para *C. pubescens* (35.91  $\mu\text{m}$ ), a excepción de *C. tehuacanensis* (47.84-58.88  $\mu\text{m}$ ) que fue mayor. Este carácter fue informativo en los análisis multivariados y filogenéticos.

Las fibras observadas fueron de tipo libriforme (*C. angustidens*, *C. multilobus* y *C. rostratus*) y fibras septadas (*C. liebmanni*, *C. rostratus*, *C. tehuacanensis*). Barajas-Morales y Gómez (1989) señalan en *C. spinosus* fibras libriformes y Marques (2017) distinguió en *C. pubescens* fibras libriformes no septadas; carácter no informativo en los análisis.

La longitud de fibras influye en las propiedades de resistencia, además de que, al estar cerca de los vasos permite la sustitución del parénquima axial para el almacenamiento de almidón y liberación de azúcares en vasos (Carlquist, 2009); en las especies de estudio presentaron medida de 459.30  $\mu\text{m}$  a 681.00  $\mu\text{m}$ ; esta longitud es menor a lo reportado por Barajas-Morales y Gómez (1989) para *C. spinosus* de 894  $\mu\text{m}$  y de Marques

(2017) para *C. pubescens* de medida 1217.27 $\mu$ m, por lo cual es mucho mayor en comparación con las especies trabajadas. El carácter fue informativo en análisis de multivariados.

El grosor de pared de las fibras en las especies de estudio resultó con medidas de 1.42  $\mu$ m a 1.97 $\mu$ m; en la especie *C. pubescens*, Marques (2017) reportó 3.12 $\mu$ m, mientras que Paula y Alves (1980) reportaron para *C. phyllacanthus* (*C. quercifolius*) 3.30 $\mu$ m; de esta manera, las especies de estudio fueron menores. Resultaría importante comparar con más especies ya que este carácter fue informativo en los análisis de multivariados y filogenéticos.

En el diámetro de fibras, la mayoría de las especies de este trabajo presentaron una medida que va de 11.40  $\mu$ m a 17.28  $\mu$ m; solo *Manihot pauciflora* tuvo 20.22  $\mu$ m de diámetro; en este carácter, Marques (2019) reporta 22.29 $\mu$ m para *C. pubescens*, mientras que Paula y Alves (1980) reportaron para *C. phyllacanthus* (*C. quercifolius*) 17.1 $\mu$ m. Con esto, se observa que las especies de estudio son similares al que reportó Paula y Alves (1980). Por otro lado, Barajas-Morales y Gómez (1989), reportan en *C. spinosus* y en *Jatropha standleyi* la presencia de fibras gelatinosas, que se observaron en las especies *C. liebmannii*, *C. rostratus*, *C. tehuacanensis* y *C. tubulosus*. Aunque Marques (2017) no encontró en *C. pubescens* fibras gelatinosas, señaló que estas estructuras están directamente relacionadas con la acumulación y reserva de agua, estrategia común a las plantas en condiciones xéricas. Carácter informativo en análisis de multivariados.

Se observaron contenidos en la madera, en *C. multilobus* hubo presencia de tílides y en las restantes especies solo granos de almidón, así como drusas en floema en todas las especies de estudio, excepto en *C. liebmannii*. También, se observó la presencia de drusas y de cristales en madera y floema de *Manihot pauciflora*; en cambio, para *Jatropha standleyi* y *Jatropha chamelensis* reportan la presencia de cristales romboidales en el parénquima axial y radial. En *C. spinosus* no hay presencia de contenidos (Barajas-Morales y Gómez, 1989). Marques (2017) reportó en *C. pubescens* presencia de granos de almidón y cristales estiloides en células de los radios como en el interior de las fibras. Jáuregui-Zuñiga y Moreno (2004) así como Essau, (1976), informan que las drusas intervienen en la regulación de los niveles de calcio, protección contra herbivoría y detoxificación de metales pesados, la localización y el tipo de cristales en un taxón puede

ser constante y útil para la clasificación taxonómica. Los contenidos fueron informativos en los análisis de multivariados, pero no en los filogenéticos.

#### 9.4. Análisis de Componentes principales (PCA) y de Clúster (UPGMA)

En este estudio pudimos reconocer que los caracteres de estructuras florales, de la arquitectura foliar, así como de la anatomía de la madera, tienen diferencias que sustentaron el agrupamiento. El análisis de componentes principales (PCA) mostró que se formaron dos grupos. Del **grupo 1** (*C. rostratus*, *C. tehuacanensis* y *C. tubulosus*) dos caracteres foliares, dos florales y nueve anatómicos contribuyeron a diferenciar las especies del grupo con respecto al otro. En el **grupo 2** (*C. liebmannii* y *C. multilobus*) un carácter foliar, uno floral y tres anatómicos marcaron la diferencia. Además, *C. angustidens* que pertenece a la sección presentó caracteres diferentes; cinco florales y un anatómico, que no le permitieron agruparse en alguno de ellos. Asimismo, *Manihot pauciflora* y *Jatropha neopauciflora* presentaron dos caracteres foliares, uno floral y uno anatómico que los segregó de las demás especies. Esto también se observó en el clúster, ya que estas dos últimas especies se encontraron a mayor distancia del resto de las especies que pertenecen a la sección *Calyptosolen*. Éstas se encontraron más cercanas entre ellas, pero igual que en el PCA, *C. angustidens* presentó la mayor distancia.

Es importante informar que no se han analizado caracteres de la anatomía de la madera en el género *Cnidocolus* con análisis de componentes principales (PCA) o de conglomerados (UPGMA) como caracteres diagnóstico. El estudio más cercano es el realizado por Sieglöch (2014), que indica que en la anatomía de la madera de siete especies de Euphorbiaceae, subfamilias Acalyphoideae, Crotonoideae y Euphorbiadeae, identificaron caracteres de valor taxonómico, ecológico y filogenético; ya que reconocen grupos con afinidades anatómicas con las cuales elaboraron una clave dicotómica de especies relacionadas, así como la separación de géneros y especies con componentes principales y de conglomerados. Los caracteres que sustentaron las agrupaciones resultaron de valor para realizar el análisis filogenético. Sin embargo, es necesario se realicen recolectas de las especies faltantes para efectuar descripciones basadas en la

arquitectura foliar y la anatomía de la madera, con ello completar el análisis de multivariados para la sección *Calyptosolen*.

#### 9.5. Análisis filogenéticos

Los resultados del análisis filogenético muestran que las especies de la sección *Calyptosolen* trabajadas en este estudio recuperan la monofilia del clado. Anteriormente en el trabajo de la reconstrucción de la filogenia de *Cnidoscolus*, realizado por Maya-Lastra y Steinmann (2019b) con datos moleculares, se reportó que *Cnidoscolus* y la sección *Calyptosolen* son monofiléticas. Sin embargo, en la filogenia cloroplasto no se resolvieron las relaciones entre las especies de la sección; en tanto que en la filogenia ITS solo recuperaron tres clados y el resto de las especies formaron politomías. En este trabajo, basado en caracteres estructurales, se observó que caracteres como la ausencia de braquiblastos (2), hojas lobadas (8), porosidad difusa (33) y el ancho de radios (49) del intervalo 31.06-39.44µm, apoyaron la formación del clado del grupo interno, con las especies trabajadas de la sección. La sinapomorfía, **ausencia de braquiblastos** (2) apoyó la monofilia de la sección; los braquiblastos están presentes en las especies del grupo externo (*Manihot pauciflora* y *Jatropha neopauciflora*) que sólo *C. tubulosus* conserva. El estado de carácter de **hojas lobadas** (8), que es el estado hipotético ancestral del género (Maya-Lastra y Steinmann (2019b) se reflejó en este análisis como una sinapomorfía al apoyar la formación del clado de las especies trabajadas de la sección. La **porosidad difusa** (33) es la sinapomorfía que también apoyó la monofilia de la sección *Calyptosolen*. En este sentido, Barajas-Morales y Gómez (1989) reportan en *C. spinosus*, que también pertenece a la sección *Calyptosolen*, este mismo carácter; igualmente, Marques (2017) reportó la porosidad difusa en *Cnidoscolus pubescens* Pohl, sección *Cnidoscolus*, subsección *Cnidoscolus* que se distribuye en Brasil. Por lo cual, parece ser que en el género prevalece la porosidad difusa ya que las especies del grupo externo (*Jatropha neopauciflora* y *Manihot pauciflora*) presentan un crecimiento de anillos inconspicuos delimitado por fibras de pared gruesa; aunque se requieren más estudios anatómicos de la madera en especies del género para su comparación. También la

sinapomorfía **ancho de radios** intervalo 31.06-39.44 $\mu\text{m}$  (49), apoyó al clado; este carácter fue estudiado por Marques (2017) en *C. pubescens*, reportando un ancho de 35.91  $\mu\text{m}$ ; igualmente, Paula y Alves (1980) reportaron en *C. phyllacanthus* (*C. quercifolius*) sección *Vitifoliae*, 33 a 46  $\mu\text{m}$  por lo que son similares al intervalo de este estudio. No se encontraron más estudios para otras especies del género.

El Subclado A formado por las especies *C. angustidens* y *C. egregius* está apoyado por la sinapomorfía de **lámina variegada** (4); este carácter es observado en *C. maculatus* (Brandegge) Pax & K.Hoffm y en *C. rotundifolius* (Müll.Arg.) McVaugh, especies que pertenecen a la sección, pero no seleccionadas en este trabajo. Cabe mencionar que surge la hipótesis de que este carácter las posicionaría en el mismo clado si se sometieran a análisis filogenético. En este sentido, Maya-Lastra y Steinmann (2019b) reportaron a las especies *C. angustidens* y *C. maculatus* en el mismo clado en la filogenia ITS, pero *C. angustidens*, *C. egregius* y *C. rotundifolius* se encuentran en clados diferentes en esa filogenia. Sólo en la filogenia de cloroplasto (*psbA-trnH*, *trnL-trnF*) *C. angustidens* y *C. egregius* aparecen como hermanas.

El Subclado B formado por las especies *C. tehuacanensis*, *C. liebmanni*, *C. tubulosus*, *C. multilobus* y *C. rostratus*, está sustentado por las sinapomorfías de **cáliz de flor femenina de tipo hipocrateriforme** (18) y el **diámetro de las fibras** (50) del intervalo 17.28-20.21 $\mu\text{m}$ . El carácter de cáliz de flor femenina de tipo hipocrateriforme (18) había sido informado por Breckon (1975) por lo que las especies que forman el Subclado B, muestran este tipo de perianto en las flores pistiladas. Sin embargo, *C. multilobus* mostró una reversión al presentar cáliz de flor femenina de sépalos libres, rasgo observado en otras especies como *Manihot pauciflora*, *C. urens* de la sección *Jussieuia*, *C. quercifolius* de la sección *Cnidoscolus*, subsección *Phyllacanthae* y *C. vitifolius* de la sección *Vitifoliae*. Martínez-Gordillo *et al.* (2014) también describió este carácter en las especies mencionadas; Fernández Casas y Pizarro Domínguez (2002) lo describió en las especies *Cnidoscolus cajamarcensis* Fern.Casas & J.M.Pizarro y *Cnidoscolus tridentifer* Fern.Casas & J.M.Pizarro de la sección *Vitifoliae*. Asimismo, en la sección *Jussieuia* lo describe Fernández-Casas (2007) en *Cnidoscolus adenochlamys* Fern.Casas. Por lo cual, este carácter podría ponerse a prueba incluyendo a otras especies.

El **diámetro de fibras** (50) del Subclado B (17.28-20.21µm) difiere con lo presentado por *Manihot pauciflora*, intervalo 20.22-23.15 µm. Sin embargo, Barajas-Morales y Gómez (1989) reportaron 20 µm en *C. spinosus*, por lo que se encuentra dentro del rango de las especies de la sección. Por otro lado, Marques (2017) reportó en *C. pubescens* la medida de 22.29 µm y Paula y Alves (1980) en *C. phyllacanthus* (*C. quercifolius*) de 17.1 µm; esto refleja que las especies del Subclado B presentan diferente medida del diámetro de fibras con respecto a otras secciones, por lo que este carácter puede ser informativo para futuros estudios.

Por otro lado, *C. tehuacanensis* presenta las autapomorfías, **ancho de radios** (49) y grosor de **pared de fibras** (51). El **ancho de radios** (49) con un cambio del intervalo 31.06-39.94, que delimitó al clado de la sección *Calyptosolen*, al intervalo 47.84-58.88µm. Además, este carácter es diferente al reportado por Marques (2017) en *C. pubescens* con menor medida de 35.91 µm y al reportado por Paula y Alves (1980) de 33 a 46µm. La autapomorfía grosor de **pared de fibras** (51) del intervalo 1.84-1.97µm es diferente al presentado por *Manihot pauciflora* (1.70-1.83 µm). Para otras especies como *C. spinosus* reportan 2µm (Barajas-Morales y Gómez, 1989), en *C. pubescens* reportan 3.12 µm (Marques, 2017) y en *C. phyllacanthus* (*C. quercifolius*) 3.30 µm. En este carácter se observa que la medida que presenta *C. tehuacanensis* es diferente a la especie *C. spinosus*, integrante de la sección *Calyptosolen*; sin embargo, la especie *C. pubescens* y *C. phyllacanthus* (*C. quercifolius*) presentan mayor medida, por lo que puede ser informativo para diferenciar entre secciones.

*C. liebmannii*, *C. tubulosus*, *C. multilobus* y *C. rostratus* forman un clado sostenido por las sinapomorfías de **lóbulos en lámina de 5-7 lóbulos** (8), **ápice carúncula de tipo deltoide** (26), posición de **carúncula que sobrepasa el ápice** de la semilla (27) y distribución de **vasos solitarios** del intervalo 47-55% (36). Con relación a la sinapomorfía de **lóbulos de 5-7** (8), se observó que especies del género presentan también este número de lóbulos; por ejemplo, de la sección *Jussieuia*, *Cnidoscolus halteris* Fern.Casas (Fernández-Casas, 2001), *Cnidoscolus infestus* Pax & K.Hoffm (Fernández Casas & Pizarro Domínguez, 2005), *Cnidoscolus aureli* Fern.Casas (Fernández-Casas, 2004) y

*Cnidoscolus piranii* Fern.Casas & J.M.Pizarro (Fernández Casas y Pizarro Domínguez, 2003). De la sección *Vitifoliae*, las especies *Cnidoscolus tridentifer* Fern.Casas & J.M.Pizarro y *Cnidoscolus cajamarcensis* Fern.Casas & J.M.Pizarro (Fernández-Casas y Pizarro, 2002b) entre otras especies, muestran láminas con 5 a 7-lóbulos. Si bien en el género se han reportado especies con láminas lobuladas (8), también se presentan en pocas especies láminas enteras, como es el caso de *Cnidoscolus hamosus* Pohl y *Cnidoscolus liesneri* Fern.Casas & J.M.Pizarro entre otras, ambas de la sección *Cnidoscolus* subsección *Cnidoscolus* (Fernández-Casas, 2001). Asimismo, hay especies que pueden tener tres lóbulos, como es el caso de *C. angustidens* que presenta 3-lóbulos hendidos hasta la mitad, *C. egregius* con láminas de 3-lóbulos poco definidos y *C. tehuacanensis* con láminas de 3-lóbulos casi enteros o no siempre definidos (Martínez-Gordillo *et al.*, 2014); también con 3-lóbulos, *Cnidoscolus peruviana* Müller Argov. Secc. *Vitifoliae* (Fernández-Casas, 2005b) y *Cnidoscolus adeno-chlamys* sección *Jussieuia* (Fernández Casas, 2007). Sin embargo, los que mayormente predominan en el género son de 5 a 7-lóbulos, como se observó en las especies de estudio y en las especies arriba mencionadas que pertenecen a otras secciones. En este sentido, este carácter resulta informativo ya que existen diferencias entre las especies del género que pueden apoyar a los clados. Por otro lado, las especies *C. tehuacanensis*, *C. liebmännii*, *C. tubulosus*, *C. multilobus* y *C. rostratus* no están resueltas en la filogenia molecular ITS y de cloroplasto, al reflejarse politomías.

El **ápice de carúncula de tipo deltoide (26)**, **carúncula que sobrepasa el ápice** de la semilla (27) y distribución de **vasos solitarios** del intervalo 47-55% (36) son las sinapomorfías que soportaron al clado con las especies *C. liebmännii*, *C. tubulosus*, *C. multilobus* y *C. rostratus*. Sin embargo, *C. rostratus* presentó una autopomorfía al presentar un cambio de ápice de tipo deltoide a ápice de tipo cordado (26); otras especies presentan el ápice de carúncula de tipo agudo, como *Manihot pauciflora*, *C. urens* de la sección *Jussieuia*; *C. quercifolius* de la sección *Cnidoscolus*, subsección *Phyllacanthae*; así como las especies *C. vitifolius* y *C. tridentifer* pertenecientes a la sección *Vitifoliae*; por ello este carácter presenta diferencias que podrían dilucidar relaciones entre las especies de la sección y con otras secciones. La posición de **carúncula que sobrepasa**

**el ápice** de la semilla (27) también sustentó el clado. Sin embargo, *C. multilobus* mostró una autapomorfía en este carácter al tener un cambio en la posición de la carúncula, ya que se observó por debajo del ápice de la semilla. Este carácter también se describió en *C. megacanthus* (Breckon, 1975; Martínez-Gordillo *et al.*, 2014)) que pertenece a la sección *Calyptrosolen*, pero que no se trabajó. Cabe señalar que Breckon (1975) informó que los caracteres de la carúncula pueden proveer valiosa información para sustentar relaciones de parentesco, ya que relacionó a especies según la forma, color, tamaño y posición de la carúncula formando cuatro grupos; el primero formado por *C. palmeri*, *C. shrevei* y *C. egregius*; el segundo por *C. angustidens*, *C. rotundifolius* y *C. albidus*; el tercero por *C. jurgensenii* (*C. tubulosus*) *C. spinosus* y *C. megacanthus*; el cuarto por *C. maculatus*, *C. rostratus* y *C. tepiquenses*. También, Martínez-Gordillo *et al.* (2014) describió las carúnculas de las especies del Valle de Tehuacán-Cuicatlán y Fernández-Casas (2001, 2002, 2002b, 2003, 2012, 2013) muestra imágenes de la carúncula de varias especies del género. En este sentido, se observa que la carúncula puede proveer información que puede apoyar las relaciones entre especies; observando con ello que son informativos en este estudio. La sinapomorfía de distribución de **vasos solitarios** del intervalo 47-55% (36) resultó una sinapomorfía que también apoyó al clado mencionado. Sin embargo, no ha sido reportado en trabajos anteriores para el género, únicamente Marques (2017) informa para *C. pubescens* vasos en racimos de cuatro, por lo que se requieren trabajos anatómicos de la madera para comparar a las especies del género.

En *C. liebmannii* se presenta la autapomorfía de **largo de radio** (48) del intervalo 361.23-407.22 $\mu\text{m}$ , Marques (2017) reporta para *C. pubescens* una medida de 663.73  $\mu\text{m}$ , y Barajas-Morales y Gómez (1989) reportan para *C. spinosus* 1,499  $\mu\text{m}$ ; por tanto, se reflejan diferencias significativas que pueden sustentar diferencias entre las especies, pero se requieren más trabajos anatómicos.

Los caracteres de la madera apoyaron la monofilia de tres especies *C. tubulosus*, *C. multilobus* y *C. rostratus*; con las sinapomorfías de **diámetro de punteaduras** (43) del intervalo 9.47-10.46, el **ancho de radios** (49) del intervalo 39.45-47.83  $\mu\text{m}$  y grosor de **pared de fibras** (51) del intervalo 1.84-1.97  $\mu\text{m}$ . El carácter **diámetro de punteaduras**

(43) (9.47-10.46) es relativamente diferente a *C. spinosus* (10 a 13  $\mu\text{m}$ ) reportadas por Barajas-Morales y Gómez (1989) pero sin más información en otros estudios. El **ancho de radio** (49) del intervalo 39.45-47.83  $\mu\text{m}$ , en las tres especies es mayor al reportado por Marques (2017) en *C. pubescens* con medida de 35.91  $\mu\text{m}$  y por Paula y Alves (1980) en *C. phyllacanthus* (*C. quercifolius*) de 37  $\mu\text{m}$ . Con respecto al grosor de **pared de fibras** (51) en las tres especies mencionadas (1.84-1.97  $\mu\text{m}$ ), fue menor a lo reportado por Barajas-Morales y Gómez (1989) en *C. spinosus* (2 $\mu\text{m}$ ) y también menor con respecto a lo reportado por Paula y Alves (1980) en la especie *C. phyllacanthus* (*C. quercifolius*) 3.3  $\mu\text{m}$ . Además, *C. rostratus* presentó la reversión en el grosor de **pared de fibras** (51) con el intervalo 1.84-1.97 que también presenta la especie *Manihot pauciflora* del grupo externo. Lo anterior refleja que estos caracteres anatómicos son significativos para dilucidar relaciones entre especies del género.

Por último, las sinapomorfías de **carúncula de tipo reducida** (25) y **el diámetro de vasos** del intervalo 69-79  $\mu\text{m}$  (40) soporta la hermandad del clado formado por *C. multilobus* y *C. rostratus*. La **carúncula de tipo reducida** (25) se presenta también en la especie que no se trabajaron como *C. aconitifolius* y *C. megacanthus* de la sección *Calyptosolen*; igualmente en *C. urens* de la sección *Jussieuia* y en *C. quercifolius* de la sección *Cnidoscolus* subsección *Phyllacanthae*; esto indica que se debe poner a prueba con otras especies que lo presentan. El diámetro de vasos (40) es menor en este clado en comparación con lo reportado para *C. spinosus* de 173  $\mu\text{m}$  (Barajas-Morales y Gómez, 1989), *C. phyllacanthus* (*C. quercifolius*) 82-181 $\mu\text{m}$  (Paula y Alves, 1980) y en *C. pubescens* 130.24  $\mu\text{m}$  (Marques, 2017); asimismo, *C. multilobus* presentó la autapomorfía de **hileras radiales de 2-células** del intervalo 33-40% (37). Este último carácter no ha sido reportado anteriormente para el género, por lo que se requiere realizar estudios anatómicos para ponerlos a prueba.

Los caracteres de la anatomía de la madera pueden ayudar a la comparación de características entre especies como indicadores valiosos para la ecología (Barajas-Morales, 1985); además, pueden aclarar aspectos taxonómicos y evolutivos; así como elaborar claves de identificación locales (Barajas-Morales y Gómez, 1989). El hecho de

que las especies de este estudio, recolectadas en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán (excepto *C. multilobus*), donde se presenta invierno seco y verano húmedo con régimen de lluvias entre junio y septiembre (Breckon, 1975) se observan características como resultado a la adaptación a hábitats secos. En este trabajo los siguientes caracteres cumplen con esa adaptación. El diámetro de vasos fue de menor medida en comparación a especies de otras secciones reportadas por Paula y Alves (1980) Barajas-Morales y Gómez (1985) y Marques (2017) típico de arbustos y pequeños árboles de climas secos (Zhang *et al.* 1992; Wheeler y Baas, 1993). La abundancia de vasos aumentó debido a que en su mayoría son arbustos (Wheeler y Baas, 1993) y por la disminución en la disponibilidad de humedad (Zhang *et al.* 1992). Los vasos solitarios predominan en porcentaje alto en las especies de estudio, como una adaptación en la eficiencia del transporte de agua (Wheeler y Baas, 1993). El grosor de pared de vasos aumenta para prevenir el colapso a medida que aumenta la aridez (Mogliá y López, 2001); sin embargo, no hay estudios anteriores para comparar las especies, éstas presentaron de 4.02 a 4.77  $\mu\text{m}$ . La longitud de elementos de vaso fue menor en comparación con especies de otras secciones, Baas y Xinying (1986) señalan que en los taxones de climas secos tienden a ser bajos y cortos, propios de especies que crecen en lugares áridos (Carlquist y Hoekman, 1985).

Es importante señalar que los caracteres anatómicos de la madera han sido utilizados para evaluar las relaciones de parentesco que previamente habían sido analizados con datos morfológicos o moleculares. Tal es el caso de Jangid y Gupta (2016) al señalar que los caracteres de parénquima axial, composición celular de radios, vasos, fibras y contenidos que presentan las especies de tribus y subtribus en Crotonoideae (Euphorbiaceae) confirmaron sus relaciones genéricas. También, Jangid *et al.* (2017) utilizaron caracteres anatómicos para implicación sistemática en géneros de Euphorbiaceae para evaluar aspectos ecológicos y evolutivos, tales como placas de perforación simples, radios uniseriados, punteaduras intervasculares alternas y elementos de vaso cortos, así como pared delgada de fibras libriformes. En este sentido, Carlquist (1996) describió caracteres anatómicos de la madera como, placas de perforación simple o escalariforme, punteaduras alternas, fibras septadas, parénquima axial vasicéntrico, radios multiseriados compuestos por células procumbentes como

datos para evaluar la divergencia de Akaniaceae y Bretschneideraceae (Brassicales) de los Sapindales. Asimismo, Ruíz-Valencia *et al.* (2021) informan que el conocimiento de la anatomía de la madera de especies del género *Forestiera*, (Oleaceae) contribuyen al aspecto taxonómico para futuros estudios. Lo anterior fue observado en este estudio, en el cual se observó que los datos de esos caracteres proveen información que se puede utilizar como base para estudios filogenéticos.

Debido a la problemática de salud actual, sólo se pudo trabajar con la información de nueve especies. La falta de estudios anatómicos de más especies dentro del género no permitió en su totalidad observar qué caracteres podrían dar más sustento en las relaciones de parentesco. Sin embargo, se observó que los caracteres morfo anatómicos trabajados en este estudio, apoyaron en la resolución de relaciones y monofilia de las especies de la sección *Calyptrosolen*; sobre todo los caracteres de la anatomía de la madera. Por lo que se sugiere completar el estudio de la anatomía de la madera, ya que se requiere obtener información de caracteres que permitan inferir comparaciones entre las especies de la sección *Calyptrosolen* y del género.

## 10. Conclusiones

El análisis de multivariados (PCA y UPGMA) permitieron reconocer caracteres que fueron utilizados como homología primaria.

Cuatro caracteres morfo anatómicos se recuperaron como homologías secundarias que permitieron sustentar la monofilia de la sección.

El análisis filogenético resultó en una hipótesis que apoya las relaciones dentro de la sección *Calyptrosolen* y permite valorar la importancia de los caracteres estructurales dentro de la sección.

Con los resultados analizados se determina que las siete especies la sección *Calyptrosolen*, trabajadas en este estudio, formaron un grupo monofilético con base a los caracteres estructurales de la flor, la arquitectura foliar y la anatomía de la madera vs. moleculares.

## 11. Literatura citada

1. Andrés-Hernández, A. R., & Terrazas, T. (2006). Anatomía foliar y del pecíolo de especies del género *Rhus* s. str. (Anacardiaceae). *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, (78), 95-106.
2. Ash, A., Ellis, B., Hickey, L. J., Johnson, K., Wilf, P., & Wing, S. (1999). Manual of leaf architecture. *Smithsonian Institution: Washington*.
3. Baas, P., & Xinying, Z. (1986). Wood anatomy of trees and shrubs from China. I. Oleaceae. *IAWA journal*, 7(3), 195-220.
4. Baillon, H. (1858). *Étude générale du groupe des Euphorbiacées*. 684 pp 27 pls Victor Masson, París. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.50439>.
5. Barajas-Morales, J. (1985). Wood structural differences between trees of two tropical forests in Mexico. *IAWA journal*, 6(4), 355-364.
6. Barajas-Morales, J., & Gómez, L. (1989). Anatomía de maderas de México: especies de una selva baja caducifolia (No. QK 211. B37 1989).
7. Breckon, G. J. (1975). *Cnidoscolus*, section *Calyptosolen* [Euphorbiaceae] in Mexico and Central America. Dissertation, University of California, Davis, California, U.S.A.
8. Breckon, G. J. (1979). Studies in *Cnidoscolus* (Euphorbiaceae) I. *Jatropha tubulosa*, *J. liebmannii* and allied taxa from Central Mexico. *Brittonia*, 31(1), 125-148.
9. Baillon, H. (1858). *Étude générale du groupe des Euphorbiacées*. Victor Masson.
10. Bahadur, B., Krishnamurthy, K. V., & Chamundeswari, E. (2013). Wood Anatomy of Indian *Jatrophas*. *Jatropha, Challenges for a New Energy Crop*, 11-25.
11. Carlquist, S., & Hoekman, D. A. (1985). Ecological wood anatomy of the woody southern Californian flora. *Iawa Journal*, 6(4), 319-347.

12. Carlquist, S. (1996). Wood anatomy of Akaniaceae and Bretschneideraceae: a case of near-identity and its systematic implications. *Systematic Botany*, 607-616.
13. Carlquist, S. (2009). Xylem heterochrony: an unappreciated key to angiosperm origin and diversifications. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 161(1), 26-65.
14. Cervantes, A., Terrazas, T., & Hernández, H. M. (2009). Foliar architecture and anatomy of *Bernardia* and other genera of Acalyphoideae (Euphorbiaceae). *Brittonia*, 61(4), 375-391.
15. Cifuentes, R., & Porres, V. (2014). *La Chaya una planta muy nutritiva* (Doctoral dissertation, Tesis de pregrado). Universidad del Valle. Guatemala).
16. Croizat, L. (1943) New and critical Euphorbiaceae of Brazil. *Trop. Woods* 76:11-14.
17. De Paula, L. F., Mota, N. F., Viana, P. L., & Stehmann, J. R. (2017). Floristic and ecological characterization of habitat types on an inselberg in Minas Gerais, southeastern Brazil. *Acta Botanica Brasilica*, 31, 199-211.
18. Essau, K. (1976). Anatomía Vegetal. *Omega. SA Barcelona*.
19. Fadl, M. A., & Ahmed, S. M. (2019). TAXONOMIC AND GENETIC RELATIONSHIPS OF SOME EUPHORBIACEAE SPECIES FROM TAIF DERIVED FROM MOLECULAR ANALYSES. *Pak. J. Bot*, 51(3), 1001-1006. Doi: 10.30848/PJB2019-3(22).
20. Fayed, A. A. A., Ahamed, M. S., Faried, A. M., & Mohamed, M. H. (2020). Leaf Morphology and Venation Patterns of *Euphorbia* L. (Euphorbiaceae) in Egypt with Special Notes on Their Taxonomic Implications. *Jordan Journal of Biological Sciences*, 13(2).
21. Fernández Casas, F. J. (2001). Synopsis of *Cnidoscolus* series *Cnidoscolus* (Euphorbiaceae), with description of a new species. *Fontqueria*, 55(8), 39-46.
22. Fernández Casas, F. J & J. M., Pizarro Domínguez (2002). *Cnidoscolorum notulæ* (Euphorbiaceae), 8. *Fontqueria*, 55(11), 59-62.
23. Fernández Casas, F. J & J. M., Pizarro Domínguez (2002b). *Cnidoscolorum*

- notulæ (Euphorbiaceæ), 6-7 *Fontqueria*, 55(10), 53-58.
24. Fernández Casas, F. J & J. M., Pizarro Domínguez (2003). *Cnidoscolorum notulæ* (Euphorbiaceæ), 11-12. *Fontqueria*, 55(17), 89-94.
  25. Fernández Casas, F. J (2004) *Cnidoscolus aurelii* Fern.Casas., sp.nov. *Fontqueria* 55(29): 215-224 (seorsim 1-10).
  26. Fernández Casas, F. J & J. M., Pizarro Domínguez (2005). *Cnidoscolorum notulæ* (Euphorbiaceæ): *C. infestus* Pax & K. Hoffm. *Adumbr. Summæ Ed.* 13: 1-28.
  27. Fernández Casas, F. J. (2005b). *Cnidoscolorum notulæ* (Euphorbiaceæ), 11-12. *Fontqueria*, 55(36): 275-276 (seorsim 1-2).
  28. Fernández Casas, F. J. (2006). Notes on *Cnidoscolus* (Euphorbiaceæ), 30-31. *Fontqueria*, 55(46), 361-372.
  29. Fernández Casas, F. J. (2007). *Cnidoscolorum notulæ* (Euphorbiaceæ): *C. adenochlamys* Fernández Casas. *Adumbr. Summæ Ed.* 18: 1-14.
  30. Fernández Casas, F. J. (2008). *Cnidoscolorum notulæ* (Euphorbiaceæ), 41-44. *Fontqueria*, 55(63), 481-514.
  31. Fernández Casas, F. J. (2012). *Cnidoscolorum notulæ* (Euphorbiaceæ), *C. liebmannii* (Mueller argov.) Lundell (1945) *Adumbr. Summæ Ed.* 47:1-29.
  32. Fernández Casas, F. J. (2008b). *Cnidoscolorum notulæ*: *V. multilobus* (Pax) I.M. Johnston (1923) *Adumbr. Summæ Ed.* 48:1-80
  33. Fu, H. Y., Chen, S. J., Chen, R. F., Kuo-Huang, L. L., & Huang, R. N. (2007). Why do nettles sting? About stinging hairs looking simply but acting complex. *Functional Plant Sciences and Biotechnology*, 1, 46-55.
  34. Graciano-Ribeiro, D., Hashimoto, C., Yasmin, D., Teodoro, D., Nogueira, L. C., & Nassar, N. (2009). Vascular bundles in *Manihot esculenta* Crantz (Euphorbiaceae). *Gene Conserve*, 8(33).
  35. Gutiérrez, J., Terrazas, T., & Luna-Vega, I. (2017). Morphometric analysis of *Milla biflora* (Asparagaceae: Brodiaeoideae), with an identification key for *Milla*. *Plant Ecology and Evolution*, 150(1), 76-86.
  36. Hickey J. L. (1973). A revised Classification of the Architecture of Dicotyledonous

- leaves. *American Journal of Botany* 60:17-33.
37. IAWA list of microscopic features for hardwood identification NS, I. B. (1989). <https://www.researchgate.net/publication/294088872>
38. Jangid, P. P., & Gupta, S. (2016). Systematic wood anatomy of the tribe Phyllanthae (Phyllanthaceae, Euphorbiaceae s.l.) from India: implication in reinstatement of Phyllanthus, Glochidion and allies. *Nordic Journal of Botany*, 34(4), 496-512.
39. Jangid PP, Datta S, Yadav S & Gupta S (2017) Systematic wood anatomy of the tribes Euphorbieae and Hippomanieae (Euphorbiodeae, Euphorbiaceae) from India. *Tropical Plant Research* 4(1): 37–48]
40. Jáuregui-Zuñiga, & Moreno, A. (2004). La biomineralización del oxalato de calcio en plantas: retos y potencial. *REB*, 23(1), 18-23
41. Jung, H. J., & Park, K. R. (2012). Genetic and morphological divergence of *Euphorbia esula* and *E. maackii* in Korea (Euphorbiaceae). *Korean Journal of Plant Taxonomy*, 42(4), 267-274. Doi.org/10.11110/kjpt.2012.42.4.267.
42. Kribs, D. A. (1935). Salient lines of structural specialization in the wood rays of dicotyledons. *Botanical Gazette*, 96(3), 547-557.
43. Kolterman, D. A., & Breckon, G. J. (1982). Chemotaxonomic studies in *Cnidocolus* (Euphorbiaceae). I. Flavonol glycosides of the complex. *Systematic Botany*, 178-185.
44. Kovach, W. L. "MVSP-A multivariate statistical Package for Windows, ver. 3.1." *Kovach Computing Services, Pentraeth, Wales, UK* 137 (1999).
45. León-De La Luz, J. L., Troyo-Diéguez, E., Ortega-Nieblas, M. M., & López-Gutiérrez, F. (1999). 'Caribe' (*Cnidocolus angustidens* Torr.), a promising oilseed geophyte from north-west Mexico. *Journal of arid environments*, 41(3), 299-308
46. Lira Zidahas, U., Ana Cláudia Cavalcante de Lima, Matheus Cordasso Dias, Priscila Alves Cavalcante, (2017). DESCRIÇÃO ANATÔMICA MACROSCÓPICA DA MADEIRA DE ESPÉCIES DA CAATINGA,

47. Lookadoo, S. E., & Pollard, A. J. (1991). Chemical contents of stinging trichomes of *Cnidoscolus texanus*. *Journal of Chemical Ecology*, 17(9), 1909-1916.
48. Lozano, G., & Murillo-A, J. (2001). El género *Dysopsis* (Euphorbiaceae). *Caldasia*, 419-426.
49. Lundell, C. L. (1945). The genus *Cnidoscolus* in Mexico: new species and critical notes. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 319-334.
50. Maddison, W. P., and D.R. Maddison. 2018. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.61 <http://www.mesquiteproject.org>
51. Marques (2017). Anatomia foliar e do lenhoff e ontogenia e senescência de glândulas secretoras foliares de *Cnidoscolus pubescens* Pohl (Euphorbiaceae).
52. Martínez-Gordillo, Ramírez, J. J., Durán, R. C., Arriaga, E. J., García, R., Cervantes, A., & Hernández, R. M. (2002). Los géneros de la familia Euphorbiaceae en México (parte A). *Anales del Instituto de Biología. Serie Botánica*, 73(2), 155-196.
53. Martínez-Gordillo, M. Fernández Casas, F. Jiménez-Ramírez, J. Ginez-Vázquez, L. y Vega-Flores, K. (2014). Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Fascículo 111. EUPHORBIACEAE Kunth Subfamilia CROTONOIDEAE. INST. BIOLOGÍA, UNAM.
54. Maya-Lastra, C. A., & Steinmann, V. W. (2018). A nomenclator of *Cnidoscolus* (Euphorbiaceae). *Phytotaxa*, 346(1), 1-30.
55. Maya-Lastra, C. A., & Steinmann, V. W. (2019a). Novelties in Mexican *Cnidoscolus* sect. *Calyptosolen* (Euphorbiaceae). *Systematic Botany*, 44(2), 339-345.
56. Maya-Lastra, C. A., & Steinmann, V. W. (2019). Evolution of the untouchables: Phylogenetics and classification of *Cnidoscolus* (Euphorbiaceae). *TAXON*, 68(4), 692-713.
57. Melo, A. L. D., & Sales, M. F. D. (2008). O género *Cnidoscolus* Pohl (Crotonoideae-Euphorbiaceae) no Estado de Pernambuco, Brasil. *Acta Botanica Brasílica*, 22(3), 806-827. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062008000300017>.

58. Metcalfe, C. R., & Chalk, L. (1950). Anatomy of the Dicotyledons: leaves, stem, and wood, in relation to taxonomy, with notes on economic uses. *Anatomy of the Dicotyledons: leaves, stem, and wood, in relation to taxonomy, with notes on economic uses*.
59. McVaugh, R. (1944). The genus *Cnidoscolus*: generic limits and intrageneric groups. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 457-474.
60. Miller, K. I., & Webster, G. L. (1962). Systematic position of *Cnidoscolus* and *Jatropha*. *Brittonia*, 174-180.
61. Moglia, J. G., & López, C. R. (2001). Estrategia adaptativa del leño *Aspidosperma quebracho blanco*. *Madera y bosques*, 7(2), 13-25.
62. Mondragón J. C. (2002). Caracterización genética de una colección de nopal (*Opuntia* spp.) de la región Centro de México. *Agricultura Técnica en México*, 28(1), 3-14. [www.redalyc.org/articulo.oa?id=60828101](http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=60828101)
63. Müller, J. (1865) Euphorbiaceae. Vorlaufige Mittheilungen Linneae 34:207-212 (*Jatropha*).
64. Munguía-Rosas, M. A., Jácome-Flores, M. E., Bello-Bedoy, R., Solís-Montero, V., & Ochoa-Estrada, E. (2019). Morphological divergence between wild and cultivated chaya (*Cnidoscolus aconitifolius*) (Mill.) IM Johnst. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 66(7), 1389-1398.
65. Murillo-A, J. (2001). Patrones de arquitectura foliar en la subtribu Conceveibinae (Euphorbiaceae). *Caldasia*, 155-162.
66. Núñez-Colín, C. A., & Escobedo-López, D. (2011). Uso correcto del análisis clúster en la caracterización de germoplasma vegetal. *Agronomía mesoamericana*, 22(2), 415-427.  
<http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=43722407018>
67. Pahlevani, A. H., Feulner, M., Weig, A., & Liede-Schumann, S. (2017). Molecular and morphological studies disentangle species complex in *Euphorbia* sect. *Esula* (Euphorbiaceae) from Iran, including two new species. *Plant systematics and Evolution*, 303(2), 139-164.
68. Paula, J. E. D., & Alves, J. L. D. H. (1980). Estudo das estruturas anatômicas e

de algumas propriedades físicas da madeira de 14 espécies ocorrentes em áreas de caatinga.

69. Pax (1908). Beitrag zur Lepidopterenfauna von Rumänien. *Buletinul Societății de Științe din București-România/Bulletin de la Société des Sciences de Bucarest-Roumanie*, 17(1/2), 57-66.
70. Pax, F. (1910). *Aktinien der Aru-Inseln*. Diesterweg.
71. Pax and Hoffmann (1910) Euphorbiaceae. *Jatrophaeae*. *Pflanzenreich IV* 147(Heft 42):1-148.
72. Pío León, J. F. (2017). Etnobotánica de plantas silvestres comestibles en la comunidad de rancheros de la Reserva de la Biosfera Sierra la Laguna: recomendaciones para el desarrollo sustentable. *Áreas Naturales Protegidas Scripta*, 2016. Vol. 2 (2): 23-35. <https://doi.org/10.18242/anpscripta.2016.02.02.02.0002>
73. Pohl, J. (1827) *Plantarum Brasiliae Icones et Descriptiones*.
74. Rivera, G. (1999). Estudios fenético de las especies argentinas de la familia Bignoniaceae. *Anales del Instituto de Biología. Serie Botánica*, 70(2), 141-158.
75. Ross-Ibarra, J. (2003). Origen y domesticación de la chaya (*Cnidoscolus aconitifolius* Mill IM Johnst): La espinaca Maya. *Mexican Studies*, 19(2), 287-302.
76. 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 Botánica Mexicana* 128: e1924. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm128.2021.1924>
77. Sass, J. E. (1958). *Botanical microtechnique*. Iowa State College Press. Iowa, USA. 228 pp.
78. Schikorr, F. (2017). Evidencia de la presencia de *Cnidoscolus urens* en la península de Yucatán, la chaya silvestre más urticante de todas. *Centro de Investigación Científica de Yucatán*. 9: 228-230
79. Siegloch, A. M. (2014). Anatomia do lenho de espécies de Euphorbiaceae nativas e cultivadas no Rio Grande do Sul. Dissertacao de mestrado.

80. Steinmann, V. W. (2002). Diversidad y endemismo de la familia Euphorbiaceae en México. *Acta Botánica Mexicana*, (61), 61-93.
81. Sturges, H. A. (1926). The choice of a class interval. *Journal of the American Statistical Association*, 21(153), 65-66.
82. Thakur, H. A., & Patil, D. A. (2011). Taxonomic and phylogenetic assessment of the Euphorbiaceae: a review. *Journal of Experimental Sciences*, 2(3), 37-46. URL: <http://jexpsciences.com/.../3152>
83. TNT v. 1.5 is Goloboff & Catalano (2016), Cladistics DOI:10.1111/cla.12160.
84. Torres-González, D., & García-Guzmán, G. (2014). Análisis del papel de los caracteres foliares de *Cnidocolus* (Euphorbiaceae) en la defensa contra herbívoros y patógenos. *TIP*, 17(2), 126-134. Doi.org/10.1016/S1405-888X(14)72087-X.
85. Villaseñor, J. L. (2016). Checklist of the native vascular plants of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 87(3), 559-902.
86. Webster, G. L. (1994a). Classification of the Euphorbiaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 3-32.
87. Webster, G. L. (1994b). Synopsis of the Genera and Suprageneric Taxa of Euphorbiaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 81(1), 33-144
88. Webster, L.G. (2014) Euphorbiaceae. Pp.51-216 in: Kubitzki, K. (ed.). *The Families and Genera of Vascular Plants. Vol XI Flowering Plants. Eudicots Malpighiales*. Berlin & Heidelberg: Springer. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-39417.1>
89. Wheeler, E. A., & Baas, P. (1993). The potentials and limitations of dicotyledonous wood anatomy for climatic reconstructions. *Paleobiology*, 19(4), 487-498. DOI: <https://doi.org/10.1017/S009483730001410X>
90. Williams, L. (1962). Laticiferous plants of economic importance II. *Economic Botany*, 16(2), 53-70
91. Zhang, S. Y., Baas, P., & Zandee, M. (1992). Wood structure of the Rosaceae in relation to ecology, habit, and phenology. *IAWA Journal*, 13(3), 307-349.

## ANEXOS

### Cuadro 1. Selección de Taxones

Núm. Clado	Especie	Distribución
1	<i>C. angustidens</i>	<b>Puebla:</b> Chila entre Huajuapán de León y Acatlán e Izúcar de Matamoros. <b>Oaxaca:</b> Huajuapán, Santiago Chazumba
3	<i>C. egregius</i>	<b>Puebla:</b> San José Mihuatlán, cerro Pletanco, 9 km al sureste del pueblo, 10 km delante San José Axusco 9-10 km sur Cerro Petlanco
4	<i>C. aconitifolius</i>	<b>Puebla:</b> Mpio. Coxcatlán, Huerto del Juez <b>Veracruz:</b> San Andrés Tuxtla
4	<i>C. albidus</i>	<b>Hidalgo:</b> Arriba de la Jalaca, fuera de carretera km 270 <b>Querétaro:</b> Cadereyta de Montes
4	<i>C. megacanthus</i>	<b>Oaxaca:</b> San Pedro Huamelula, Crucecita carr. 190, entre <b>Oaxaca</b> y Tehuantepec 10-8 millas por camino Oeste a El Camarón; Santa María Huatulco, Oaxaca.
4	<i>C. tehuacanensis</i>	<b>Oaxaca Dto. Coixtlahuaca:</b> Cerro Paraje Ladrón, Barranca Copalillo km 90 carr Cuacnopalan-Oaxaca, Tepelmeme Vila de Morelos, autopista Tehuacán-Oaxaca 4 km por la terracería del km 109, Concepción Buenavista. <b>Puebla:</b> Mpio. Caltepec: Valle de Tehuacán 5 millas noreste de Santiago Acatepec por el camino 125 entre Tehuacán y Huajuapán de León.
4	<i>C. liebmannii</i>	<b>Oaxaca-Puebla</b> Carr. Tehuacán Orizaba, colinas Garci-Crespo, Valle de Tehuacán, Pue. Mpio. Nicolás Bravo: Sierra Zongolica, Valle Tehuacán cerca al camino 150 a lo largo del lado este del valle 12.5 km del sur junto al camino a Cañada Morelos.
5	<i>C. tubulosus</i>	<b>Oaxaca:</b> Dto. Cuicatlán Km 168 carr. <b>Cuicatlán-Oaxaca</b> Teotitlán de Flores Magón 2 km por el camino arriba hacia Huautla de Jiménez oeste Sierra Zongolica.
5	<i>C. multilobus</i>	<b>Oaxaca:</b> Dto. Cuicatlán 2 km norte de la desviación a San Tonaltepec carr 131 hacia San Francisco Telixtlahuaca; Dto. Etlá: El Parián 1 km norte, Cerro Buena Vista, junto al río. Dto. Teposcula: 2.5 km Carretera a San Marcos Monte de León.
6	<i>C. rostratus</i>	<b>Oaxaca Dto. Cuicatlán</b> 8 km N hacia Santos Reyes, Pápalo R.; <b>Dist.</b> Huajuapán de León y Tehuacán 23.5 km N del camino 190 en camino 125 hasta km 97 de Tehuacán.
<b>Grupo externo</b>	<i>Cnidocolus urens</i>	<b>Oaxaca:</b> Dto Cuicatlán, a lo largo carretera 190, 1.7 millas sureste de Río Hondo; Cerro el Cuache, 2.2 km sureste de San José del Chilar; Dto. Teotitlán: 2 km al este de Los Cues.

<b>Grupo externo</b>	<b><i>Jatropha neopauciflora</i></b>	<b>Oaxaca-Puebla:</b> Mpio Zapotitlán, 16 km al sur por la Carretera 125 entre San Antonio Texcala y Acatepec; 5 km suroeste de Zapotitlán Salinas, Carretera 125 rumbo a Santiago Chazumba.
<b>Grupo externo</b>	<b><i>Manihot pauciflora</i></b>	<b>Oaxaca:</b> Dto. Coixtlahuaca, Cerro pluma base del cañón de puente Santa Lucía km 99-100 carretera Tehuacán-Oaxaca <b>Puebla:</b> Zapotitlán Salinas a 3.5km de la unión del camino a San Juan Raya.
<b>Grupo externo</b>	<b><i>Cnidoscolus quercifolius</i></b> Secc. <i>Cnidoscolus</i> , subsec. <i>Phyllacanthae</i>	<b>Brasil</b>
<b>Grupo externo</b>	<b><i>Cnidoscolus vitifolius</i></b> (Secc. <i>Vitifoliae</i> )	<b>Brasil</b>

## Cuadro 2. Polarización de 58 caracteres

CÓDIGO	Caracter	Estados de caracter
1	Hábito	Arbustivo (0); Arbóreo (2); Herbáceo (3)
2	Braquiblastos en tallo	Ausencia (0); Presencia (1)
3	Látex	No lechoso (0); Lechoso (1)
4	Lámina tipo variegada	Ausencia (0); Presencia (1)
5	Forma del margen de la lámina	Entero (0); Dentado (1); Laciniado (2)
6	Forma base de la lámina	Cuneada (0); Sagitada (1); Cordada (2); Truncada (3)
7	Forma ápice de la lámina	Redondeado (0); Truncado (1); Acuminado (2); Mucronado (3)
8	Número de lóbulos en lámina	No lobulada (0); 3-lóbulos (1); 5 o 7 lóbulos (2)
9	Longitud de lámina	1.0-6.9 cm (0); 7.0-12.9 cm (1); 13.0-18.9 cm (2); 19.0-24.9 cm (3); 25.0-29.0 cm (4).
10	Ancho de lámina	1.0-7.9 (0); 8.0-14.9 cm (1); 15.0-21.9 cm (2); 22.0-28.9 cm (3); 29.0-35.0 cm (4).
11	Tricomas	No urticantes (0); Urticantes (1)
12	Tricomas urticantes en venas principales de la lámina	Ausencia (0); Presencia (1)
13	Glándulas peciolares	Ausencia (0); Presencia (1)
14	Tipo de glándulas peciolares	Papiliformes (0); Laminar (1); Carnosas/fleshy (2).
15	Longitud de Pecíolo	2.0-6.9 cm (0) 7.0-11.9 cm (1); 12.0-16.9 cm (2); 17.0-21.9 cm (3); 22-26.9 cm (4)
16	Perianto	Diferenciado (0); No diferenciado (1)
17	Tipo de cáliz flor masculina	Urceolada tubular (0); Infundibuliforme (1); Hipocrateriforme (2).
18	Tipo de cáliz flor femenina	Urceolada (0); Infundibuliforme (1); Hipocrateriforme (2); Sépalos libres (3)
19	Tipo de ápice del fruto	Acuminado (0); Agudo (1); Truncado (2); Obtuso (3)

<b>20</b>	Largo de fruto	1.5-1.9 cm (0); 1.2-1.4 cm (1); 2.0-2.4 cm (2); 2.5-2.8 cm (3); 2.9-3.2 cm (4)
<b>21</b>	Ancho de fruto	2.2-2.6 cm (0); 1.7-2.1 cm (1); 1.2-1.6 cm (2); 0.8-1.1 cm (3); 0.3-0.7 mm (4)
<b>22</b>	Largo de semilla	0.99-1.22 cm (0); 1.23-1.46 cm (1); 1.47-1.7 mm (2); 1.8-2.03 cm (3); 0.75-0.98 mm (4)
<b>23</b>	Ancho de semilla	1.24-1.45 cm (0); 1.02-1.23 cm (1); 0.80-1.01 cm (2); 0.58-0.79 mm (3); 0.36-0.57 mm (4)
<b>24</b>	Carúncula	Ausencia (0); Presencia (1)
<b>25</b>	Tipo de carúncula	Desarrollada (0); Reducida (1)
<b>26</b>	Forma del ápice de la carúncula	Aguda (0); Cordada (1); Redondeada (2); Deltoide (3)
<b>27</b>	Posición de la carúncula en la semilla	Cubre el ápice (0); Sobrepasa el ápice (1); Por debajo del ápice (2)
<b>28</b>	Tipo de venación primaria	Pinnada (0); Actinódroma Perfecta Marginal Basal (1)
<b>29</b>	Tipo de venación secundaria	Broquidródoma (0); Simple craspedódroma (1); Semicraspedódroma (2); Craspedódroma mixta (3).
<b>30</b>	Desarrollo de areolas	Incompleto (0); Bien desarrollado (1); Imperfecto (2)
<b>31</b>	Ramificación de vénulas	Una vez (0); Dos veces (1); tres veces (2)
<b>32</b>	Última venación marginal	Lobada (0); Incompleta (1); Fimbriada (2)
<b>33</b>	Anillos de crecimiento	Inconspicua delimitada por fibras de pared gruesa (0) No delimitados (1)
<b>34</b>	Tipo parénquima axial	Paratraqueal vasicéntrico escaso (0); paratraqueal confluyente (1).
<b>35</b>	Abundancia de vasos/mm <sup>2</sup>	7-10 (0); 11-14 (1); 15-18 (2); 19-22 (3).
<b>36</b>	Distribución vasos solitarios	38-46 (0); 20-28 (1); 29-37 (2); 47-55 (3).
<b>37</b>	Distribución de vasos en hileras radiales de dos células	9-13 (0); 14-17 (1); 18-22 (2); 23-27 (3).

<b>38</b>	Distribución de vasos de 3 a 4 células	9-16 (0); 17-24 (1); 25-32 (2); 33-40 (3).
<b>39</b>	Distribución de vasos agrupados	35-45 (0); 24-34 (1); 13-23 (2); 2-12 (3).
<b>40</b>	Diámetro de vasos $\mu\text{m}$	57-68 (0); 47-57 (1); 69-79 (2); 80-90 (3)
<b>41</b>	Grosor pared de vasos $\mu\text{m}$	4.36-4.77 (0); 4.02-4.35 (1); 3.69-4.02 (2); 3.35-3.68 (3).
<b>42</b>	Longitud elementos de vaso $\mu\text{m}$	338-397 (0); 278-337 (1); 398-457 (2); 458-526 (3).
<b>43</b>	Diámetro punteaduras vasculares $\mu\text{m}$	7.67-8.51 (0); 6.82-7.66 (1); 8.52-9.46 (2); 9.47-10.46 (3).
<b>44</b>	Radios	Uniseriados (0); biseriados (1); multiseriados (2).
<b>45</b>	Densidad de radios/mm lineal	21-25 (0); 16-20 (1); 11-15 (2); 6-10 (3).
<b>46</b>	Tipo de Radios	Heterogéneos II A (0); heterogéneos II B (1)
<b>47</b>	Número de células de ancho en Radio	Una (0); dos (1); tres (2); 4 ó más (3)
<b>48</b>	Longitud de radios $\mu\text{m}$	453.23-514.01 (0); 407.23-453.22 (1); 361.23-407.22 (2); 315.23-361.22 (3).
<b>49</b>	Ancho de radios $\mu\text{m}$	22.67-31.05(0); 31.06-39.44 (1); 39.45-47.83 (2); 47.84-58.88 (3).
<b>50</b>	Diámetro lumen de fibras $\mu\text{m}$	14.34-17.27 (0); 11.40-14.33 (1); 17.28-20.21 (2); 20.22-23.15 (3).
<b>51</b>	Grosor pared de fibras delgadas $\mu\text{m}$	1.42-1.55 (0); 1.56-1.69 (1); 1.70-1.83 (2); 1.84-1.97 (3).
<b>52</b>	Fibras gelatinosas	Ausencia (0); Presencia (1).
<b>53</b>	Grosor pared de fibras gelatinosas $\mu\text{m}$	3.37-3.81 (1); 3.82-4.26 (2); 4.27-4.71 (3); 4.72-5.28 (4).
<b>54</b>	Longitud de Fibras $\mu\text{m}$	607-680 (0); 459-532 (1); 533-606 (2); 681-764 (3).
<b>55</b>	Contenidos en madera	Ausencia (0) Presencia (1)
<b>56</b>	Tipos de contenidos en madera	Cristales prismáticos (0); Tílidés (1); granos de almidón (2).
<b>57</b>	Contenidos en floema y córtex	Ausencia (0); Presencia (1)
<b>58</b>	Tipos de contenidos en floema y córtex	Drusas y taninos (0); Drusas y cristales (1); Drusas (2);

**Cuadro 3. Atributos morfológicos de las especies de la sección *Calyptrosolen*, género *Cnidoscolus*, y grupos externos**

1.Hábito; 2. Braquiblastos en tallo; 3. Látex; 4. Lámina variegada; 5. Forma margen lámina; 6. Forma base lámina; 7. Forma ápice lámina, 8. Número lóbulos lámina, 9.Largo lámina; 10. Ancho lámina; 11. Tricomas; 12. Tricomas urticantes en venas principales; 13. Glándulas peciolares; 14. Tipo glándulas peciolares;15. Longitud peciolo; 16. Perianto; 17.Tipo cáliz flor masculina; 18. Tipo cáliz flor femenina; 19. Tipo ápice fruto; 20. Largo de fruto; 21. Ancho fruto; 22. Largo semilla; 23. Ancho semilla.

**Abreviaturas:** a=ausencia, **Acu**=acuminada, **Ag**=aguda; Arb=árbol; ArbT=arbusto; **Cor**=cordada, **Cun**=cuneada, **d**=discontinuo; Di=diferenciado; **Den**= dentado; **E**=entero, **fim**=fimbriada, **Fl**=fleshy o carnosa; In=infundibuliforme; Hi=hierba; Hip=hipocrateriforme; LA=laminar; **Lac**= laciniado; **lo**=lobada; le=lechoso; NoD=no diferenciado; Nle=no lechoso; **NL**=no lobada, Nu=No urticantes; Ob=obtusos; **p**=presencia, **PA**=papiliforme, **Red**=redondo; Sl=sépalos libres; **S**=sagitada, **Tru**=truncada, Urt=urticantes. Urc=urceolado; UrcT=urceolado tubular; 3L=3 lóbulos; 5/7= De 5 a 7 lóbulos.

Carácter	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
<i>C.aconitifolius</i>	Arb	a	le	a	E	Cor	Acu	5/7	25 cm	24 cm	urt	a	P	fl	22.5 cm	NoD	In	In	Tru	1.2 cm	.8 mm	.75 mm	.5 mm
<i>C. albidus</i>	ArbT	a	le	a	Den	Cor	Acu	5/7	11.2 cm	13 cm	urt	P	P	fl	9.9 cm	NoD	Hip	Hip	Acu	1.2 cm	.7 mm	1.1 cm	.57 mm
<i>C.angustidens</i>	Hi	a	le	p	Lac	Cor	Acu	3L	15 cm	15.5 cm	urt	P	P	fl	10.5 cm	NoD	In	Sl	Acu	2.5 cm	.3 mm	1.1 cm	.6 mm
<i>C. egregius</i>	ArbT	a	le	p	Lac	Tru	Acu	3L	2.5 cm	2.75 cm	urt	P	a	_	2.15 cm	NoD	Hip	In	Ob	1.3 cm	.9 mm	.91 mm	.7 mm
<i>C. liebmannii</i>	ArbT	a	le	a	Den	Cor	Acu	5/7	12 cm	10.2 cm	urt	P	p	fl	14 cm	NoD	Hip	Hipo	Ob	1.4 cm	1.0 cm	.95 mm	.55 mm
<i>C. megacanthus</i>	Arb	a	le	a	Den	Cor	Acu	5/7	14.2 cm	3.25 cm	urt	P	p	fl	24.7 cm	NoD	Hip	Sl	Ob	1.4 cm	1.2 cm	.94 mm	.9 mm
<i>C. multilobus</i>	Arb	a	le	a	Den	Cor	Acu	5/7	28.5 cm	33.5 cm	urt	P	p	fl	24 cm	NoD	Hip	Sl	Tru	2 cm	1.0 cm	1.0 cm	.6 mm
<i>C. rostratus</i>	ArbT	a	le	a	Den	Cor	Acu	5/7	14 cm	13.5 cm	urt	P	p	fl	8.7 cm	NoD	Hip	Hip	Ag	3 cm	1.5 cm	1.9 cm	.55 mm
<i>C.tehuacanensis</i>	ArbT	a	le	a	Den	Cor	Acu	3L	9.2 cm	9.5 cm	urt	P	p	fl	9 cm	NoD	Hip	Hip	Acu	1.2 cm	.3 mm	.98 mm	.36 mm
<i>C. tubulosus</i>	Arb	P	le	a	E	Cor	Acu	5/7	18 cm	20.5 cm	urt	P	p	fl	20 cm	NoD	Hip	Hip	Acu	1.7 cm	.8 mm	1.4 cm	.50 mm
<i>C. urens</i>	Hi	a	le	a	Den	Cor	Ag	5/7	12.5 cm	12.5 cm	urt	P	p	PA	12.5 cm	NoD	Hip	Sl	Acu	1.2 cm	.6 mm	.83 mm	.45 mm
<i>C. quercifolius</i>	ArbT	a	le	a	Den	Cun	Acu	NL	6.9 cm	4.9 cm	urt	P	a	_	3.15 cm	NoD	Hip	Sl	Ob	2.5 cm	1.5 cm	1.35 cm	.80 mm
<i>C. vitifolius</i>	ArbT	a	le	a	Den	S	Acu	5/7	12.2 cm	13.6 cm	urt	P	p	LA	9.15 cm	NoD	In	Sl	Acu	2.3 cm	1.4 cm	1.39 cm	.70 mm

<i>Manihot pauciflora</i>	ArbT	P	le	a	E	Cun	Tru	NL	1.85 cm	1.75 cm	Nu	a	a	_	2.35 cm	NoD	In	SI	Acu	1.7 cm	1.4 cm	1.2 cm	.67mm
<i>Jatropha neopauciflora</i>	ArbT	p	Nle	a	E	Cun	Red	NL	2.95 cm	1.15 cm	Nu	a	a	_	4.25 cm	Di	UrcT	Urc	Acu	1.5 cm	2.6 cm	1.2 cm	1.4 cm

#### Cuadro 4. Atributos morfológicos y de la madera de especies de *Cnidoscolus* sect. *Calyptosolen* y grupos externos

24. Carúncula; 25. Tipo carúncula; 26. Forma ápice de carúncula; 27. Posición carúncula ; 28. Venación primaria; 29 Venación secundaria; 30. Desarrollo areolas; 31. Ramificación de vénulas; 32. Última venación marginal; 33. Anillos-crecimiento; **34.** Parénquima Axial; 35. vasos/mm<sup>2</sup>; **36.** vasos solitarios (%); **37.** Hileras radiales 2-células (%); 38.- Hileras 3-4 células (%); 39. Agrupados (%); 40. Diámetro de vasos μm. 41.Pared vasos μm; 42. Elementos de vaso μm. 43. Diámetro punteaduras μm;

**Abreviaturas:** a=ausencia; **Ab=abajo;** **Agu=aguda;** An=anular; APMB=actinódroma perfecta marginal basal; BD=bien desarrollado; Bro=broquidódroma; Pc=paratraqueal confluyente; Cor=cordada; Cu=cubre; Del=deltoide; Des=desarrollada; Fim=fimbriada; Im=imperfecta; In=incompleta; Lob=lobada; MC=mixta craspedódroma; Mul=multiseriados; Nd=no delimitados; P=presencia; Pinn=pinnada; pv=paratraqueal vasicéntrico escaso; Re= reducida; Red=redonda; SC=semicraspedódroma; SIC=simple craspedódroma; Sob=sobrepasa ápice; 1V=una vez; 2V=2 veces; 3V=3 veces; \_=no aplica.

Carácter	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43
<i>C. aconitifolius</i>	p	Re	Agu	Ab	APMB	<b>SC</b>	<b>Im</b>	3V	Lob	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_
<i>C. albidus</i>	p	Des	Red	Cu	APMB	<b>SC</b>	<b>In</b>	3V	In	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_
<i>C. angustidens</i>	p	Des	Red	Cu	APMB	SC	Im	3V	In	Nd	pv	19/mm <sup>2</sup>	43%	15%	38%	4%	47.40μm	3.35μm	356.36 μm	7.26 μm
<i>C. egregius</i>	p	Des	Red	Cu	APMB	SIC	Im	3V	Fim	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_
<i>C. liebmanni</i>	p	Des	Del	Sob	APMB	SC	Im	2V	In	Nd	pv	11/mm <sup>2</sup>	54%	18%	17%	10%	60.65μm	3.9μm	343.67 μm	8.32 μm
<i>C. megacanthus</i>	p	Re	Agu	Ab	APMB	SC	Im	2V	Lob	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_
<i>C. multilobus</i>	p	Re	Del	Ab	APMB	SC	In	2V	In	Nd	pv	9/mm <sup>2</sup>	51%	26%	20%	3%	72.47μm	4.38μm	456.5 μm	6.82 μm
<i>C. rostratus</i>	p	Re	Cor	Sob	APMB	SC	BD	3V	In	Nd	pv	9/mm <sup>2</sup>	49%	15%	19%	18%	69.41μm	4.48μm	340.84 μm	10.37 μm
<i>C. tehuacanensis</i>	p	Des	Red	Cu	APMB	SC	BD	3V	In	Nd	pc	15/mm <sup>2</sup>	45%	14%	22%	19%	62.64μm	4.34μm	416.36 μm	7.49 μm
<i>C. tubulosus</i>	p	Des	Del	Sob	APMB	SC	BD	3V	Lob	Nd	pc	9/mm <sup>2</sup>	54%	15%	17%	13%	66.62μm	4.34μm	335.92 μm	10.46 μm
<i>C. urens</i>	p	Des	Agu	Cu	APMB	MC	Im	2V	Lob	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_
<i>C. quercifolius</i>	p	Re	Agu	Sob	Pinn	Bro	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_
<i>C. vitifolius</i>	p	Des	Agu	Cu	APMB	Bro	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_
<i>Manihot pauciflora</i>	p	Des	Agu	Cu	Pinn	Bro	BD	3V	Lob	D	pv	7/mm <sup>2</sup>	32%	11%	22%	35%	89.32μm	4.19μm	526.23 μm	8.81 μm
<i>Jatropha neopauciflora</i>	a	_	_	_	Pinn	Bro	In	1V	Lob	D	pv	9/mm <sup>2</sup>	40%	14%	10%	37%	64.56μm	4.77μm	371.05 μm	8.13 μm

### Cuadro 5. Atributos de la madera de especies de *Cnidoscolus* sect. *Calyptosolen* y grupos externos

44. Radios; 45. Densidad-lineal radios/mm; 46. Tipos de radios; 47 Núm. células ancho radio. 48. Longitud radios  $\mu\text{m}$ ; 49. Ancho radios  $\mu\text{m}$ ; 50. Diámetro lumen fibras  $\mu\text{m}$ ; 51. Grosor pared fibras  $\mu\text{m}$ ; 52. Fibras gelatinosas; 53. Grosor pared fibras gelatinosas  $\mu\text{m}$ . 54. Longitud fibras  $\mu\text{m}$ ; 55. Contenidos en madera; 56. Tipos de contenidos en madera; 57. Contenidos en floema y córtex; 58. Tipos de contenidos en floema y córtex

Abreviaturas: a=ausencia; Bi=biseriados; CP= cristales prismáticos; Dru=drusas; DruC=drusas y cristales; DruT=drusas y taninos; GA=granos almidón; Mul=multiseriado; P=presencia; Ti=tíldes; Uni=uniseriados.

	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58
<i>C. aconitifolius</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. albidus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. angustidens</i>	Uni	15	IIA	1	486.71 $\mu\text{m}$	31.1 $\mu\text{m}$	13.05 $\mu\text{m}$	1.52 $\mu\text{m}$	a	-	459.30 $\mu\text{m}$	a	-	P	Dru
<i>C. egregius</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. liebmannii</i>	Bi	12	IIA	2	402.25 $\mu\text{m}$	34.45 $\mu\text{m}$	15.91 $\mu\text{m}$	1.42 $\mu\text{m}$	P	3.37 $\mu\text{m}$	583.96 $\mu\text{m}$	a	-	a	-
<i>C. megacanthus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. multilobus</i>	Mul	7	IIB	+4	514.01 $\mu\text{m}$	45.65 $\mu\text{m}$	18.43 $\mu\text{m}$	1.66 $\mu\text{m}$	a	-	-	p	-	Ti	a
<i>C. rostratus</i>	Mul	12	IIA	3	408.62 $\mu\text{m}$	47.22 $\mu\text{m}$	17.71 $\mu\text{m}$	1.73 $\mu\text{m}$	P	5.18 $\mu\text{m}$	691.85 $\mu\text{m}$	P	GA	P	Dru
<i>C. tehuacanensis</i>	Mul	9	IIA	+4	428.90 $\mu\text{m}$	58.88 $\mu\text{m}$	19.36 $\mu\text{m}$	1.97 $\mu\text{m}$	P	4.89 $\mu\text{m}$	548.69 $\mu\text{m}$	P	GA	P	Dru
<i>C. tubulosus</i>	Bi	14	IIB	2	494.28 $\mu\text{m}$	46.89 $\mu\text{m}$	18.28 $\mu\text{m}$	1.65 $\mu\text{m}$	P	4.93 $\mu\text{m}$	632.28 $\mu\text{m}$	P	GA	P	Dru
<i>C. urens</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. quercifolius</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. vitifolius</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Manihot pauciflora</i>	Bi	14	IIA	2	315.23 $\mu\text{m}$	22.67 $\mu\text{m}$	23.81 $\mu\text{m}$	1.78 $\mu\text{m}$	a	-	764.21 $\mu\text{m}$	P	CP	P	DruC
<i>Jatropha neopauciflora</i>	Uni	22	IIA	1	464.58 $\mu\text{m}$	25.31 $\mu\text{m}$	15.06 $\mu\text{m}$	1.47 $\mu\text{m}$	a	-	614.91 $\mu\text{m}$	a	-	P	DruT

**Cuadro 6. Matriz de caracteres codificados obtenida de 58 caracteres y 8 especies**

Carácter	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29
<i>Jatropha n.</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-	-	0	0
<i>Manihot p.</i>	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	-	0	-	0	1	1	3	0	0	2	0	3	1	0	0	0	0	0
<i>C.angustidens</i>	2	0	1	1	2	2	2	1	2	2	1	1	1	2	1	1	1	3	0	3	4	0	3	1	0	2	0	1	2
<i>C. liebmannii</i>	0	0	1	0	1	2	2	2	1	1	1	1	1	2	2	1	2	2	3	1	3	4	4	1	0	3	1	1	2
<i>C. multilobus</i>	1	0	1	0	1	2	2	2	4	4	1	1	1	2	4	1	2	3	2	2	3	0	3	1	1	2	2	1	2
<i>C. rostratus</i>	0	0	1	0	1	2	2	2	2	1	1	1	1	2	1	1	2	2	1	4	2	3	4	1	1	1	1	1	2
<i>C.tehuacanensis</i>	0	0	1	0	1	2	2	1	1	1	1	1	1	2	1	1	2	2	0	1	4	4	4	1	0	2	0	1	2
<i>C. tubulosus</i>	1	1	1	0	0	2	2	2	2	2	1	1	1	2	3	1	2	2	0	0	3	1	4	1	0	3	1	1	2

Carácter	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58
<i>Jatropha n.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	-	1	0
<i>Manihot p.</i>	1	2	0	0	0	0	2	0	1	1	3	1	3	2	1	2	0	1	3	0	3	2	0	-	3	1	0	1	1
<i>C.angustidens</i>	2	2	1	1	0	3	0	1	3	3	1	3	0	0	0	2	0	0	0	1	0	0	0	-	1	0	-	1	2
<i>C. liebmannii</i>	2	1	1	1	0	1	3	2	1	3	0	2	0	0	1	2	0	1	2	1	1	0	1	1	2	0	-	0	-
<i>C. multilobus</i>	0	1	1	1	0	0	3	3	1	3	2	0	-	1	2	3	1	3	0	2	2	1	0	-	-	1	1	0	-
<i>C. rostratus</i>	1	2	1	1	0	0	3	1	1	2	2	0	2	3	2	2	0	2	1	2	1	2	1	4	3	1	2	1	2
<i>C.tehuacanensis</i>	1	2	1	1	1	1	0	0	1	2	0	1	0	1	2	3	0	3	1	3	2	3	1	4	2	1	2	1	2
<i>C. tubulosus</i>	1	2	0	1	1	0	3	1	1	3	0	1	2	3	1	2	1	1	0	2	2	1	1	4	0	1	2	1	2

**Cuadro 8. Matriz codificada de especies sometidas a análisis de parsimonia (9 especies y 24 caracteres)**

1.Hábito; 2.Braquiblastos; 3.Lámina variegada; 4.Margen lámina; 5.Lóbulos en lámina; 6.Cáliz flor masculina; 7.Cáliz flor femenina; 8.Tipo ápice de fruto; 9.Ancho de fruto; 10.Tipo de carúncula; 11.Tipo ápice carúncula; 12.Posición de la carúncula; 13.Desarrollo de areolas; 14.Anillos de crecimiento; 15.Parénquima axial; 16.Agrupación vasos solitarios(%); 17.Hileras radiales de 2 células(%); 18.Diámetro de vasos (µm); 19.Diámetro de punteaduras vasculares (µm); 20.Número de células en ancho de radio; 21.Largo de radios (µm); 22.Ancho de radios(µm); 23.Diámetro de fibras; 24.Grosor de pared de fibras.

<b>Carácter</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>	<b>6</b>	<b>7</b>	<b>8</b>	<b>9</b>	<b>10</b>	<b>11</b>	<b>12</b>	<b>13</b>	<b>14</b>	<b>15</b>	<b>16</b>	<b>17</b>	<b>18</b>	<b>19</b>	<b>20</b>	<b>21</b>	<b>22</b>	<b>23</b>	<b>24</b>	
<b><i>Jatropha n.</i></b>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	-	-	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<b><i>Manihot p.</i></b>	0	1	0	0	0	1	3	0	2	0	0	0	1	0	0	2	0	3	2	1	3	0	3	2	2
<b><i>C.angustidens</i></b>	2	0	1	2	1	1	3	0	4	0	2	0	2	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0
<b><i>C. egregius</i></b>	0	0	1	2	1	2	1	3	3	0	2	0	2	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<b><i>C. liebmannii</i></b>	0	0	0	1	2	2	2	3	3	0	3	1	2	1	0	3	2	0	0	1	2	1	1	0	0
<b><i>C. multilobus</i></b>	1	0	0	1	2	2	3	2	3	1	2	2	0	1	0	3	3	2	1	3	0	2	2	1	1
<b><i>C. rostratus</i></b>	0	0	0	1	2	2	2	1	2	1	1	1	1	1	0	3	1	2	3	2	1	2	1	2	2
<b><i>C.tehuacanensis</i></b>	0	0	0	1	1	2	2	0	4	0	2	0	1	1	1	0	0	0	1	3	1	3	2	3	3
<b><i>C. tubulosus</i></b>	1	1	0	0	2	2	2	0	3	0	3	1	1	1	1	3	1	0	3	1	0	2	2	1	1



La Universidad Autónoma de Aguascalientes  
otorga la presente



# CONSTANCIA

a:

**BIÓL. ROSA MARÍA MORENO RIVERA; DRA. AGUSTINA ROSA  
ANDRÉS HERNÁNDEZ; DRA. HORTENSIA CARRILLO RUIZ;  
DRA. SOMBRA PATRICIA RIVAS ARANCIBIA;  
DR. JORGE ALBERTO GUTIÉRREZ GALLEGOS**

por su participación en la **Modalidad de Carteles**  
en la mesa de **Ciencias Biológicas y Agropecuarias**

dentro del



**CONGRESO  
INTERNACIONAL  
LA INVESTIGACIÓN  
EN EL POSGRADO  
EDICIÓN VIRTUAL**

**Se Lumen Proferre**

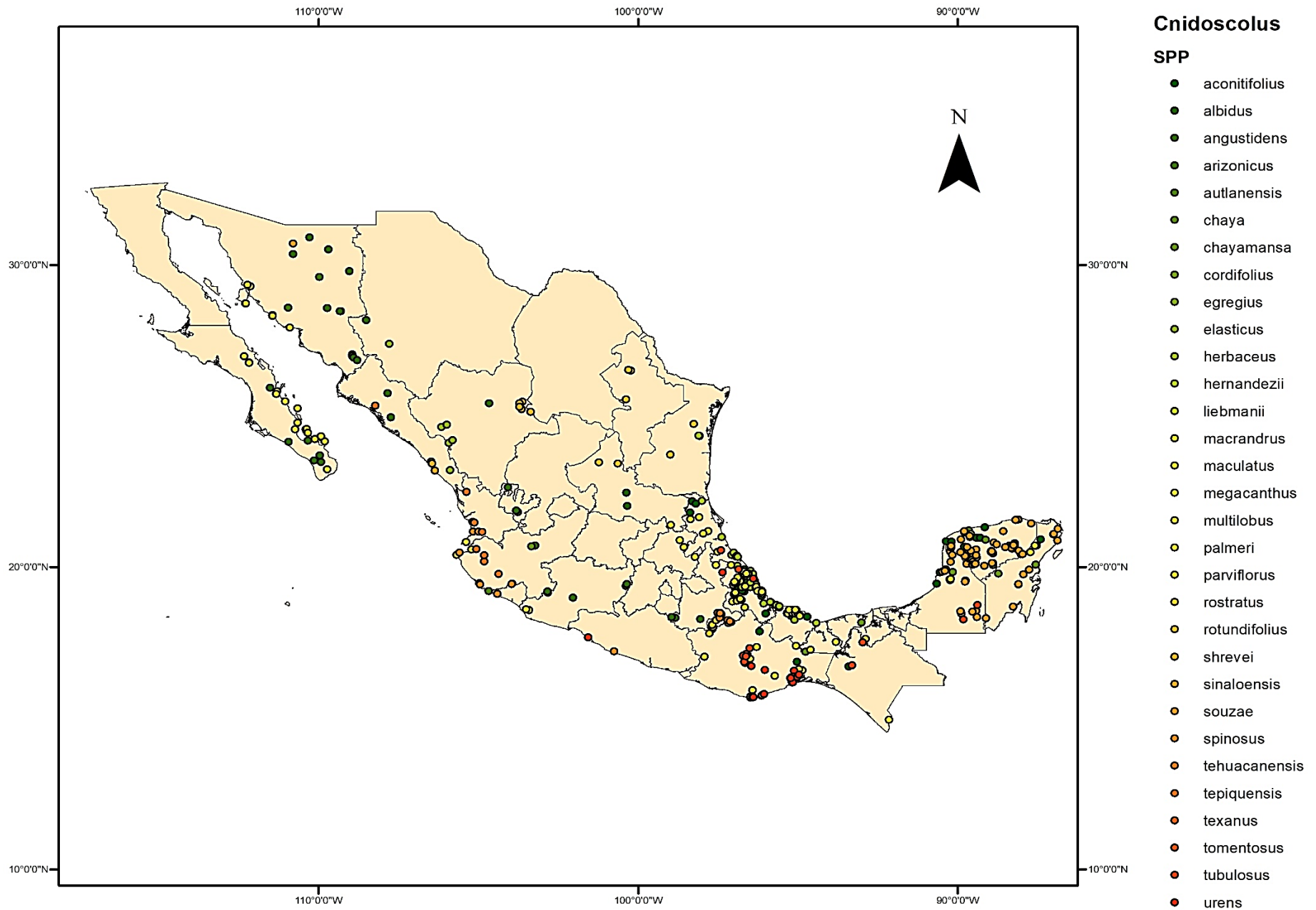
Aguascalientes, Ags., 13, 14 y 15 de octubre de 2021

**Dr. en C. Francisco Javier Avelar González**  
Rector

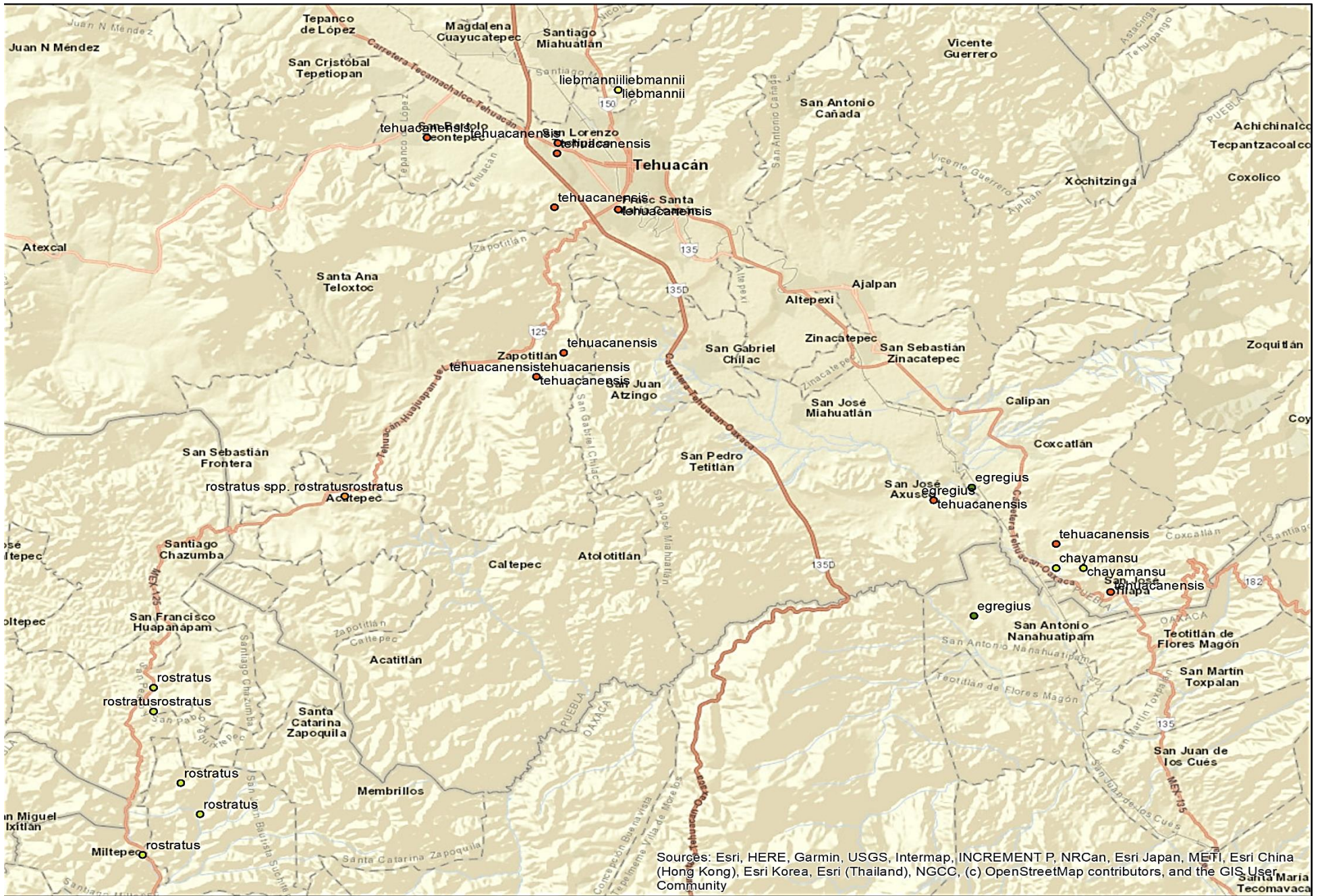
**Mtra. Elizabeth Casillas Casillas**  
Directora General de Investigación y Posgrado

POSGRADO

Apéndice 1. Mapa de México con distribución de especies de la sección *Calyptosolen*.

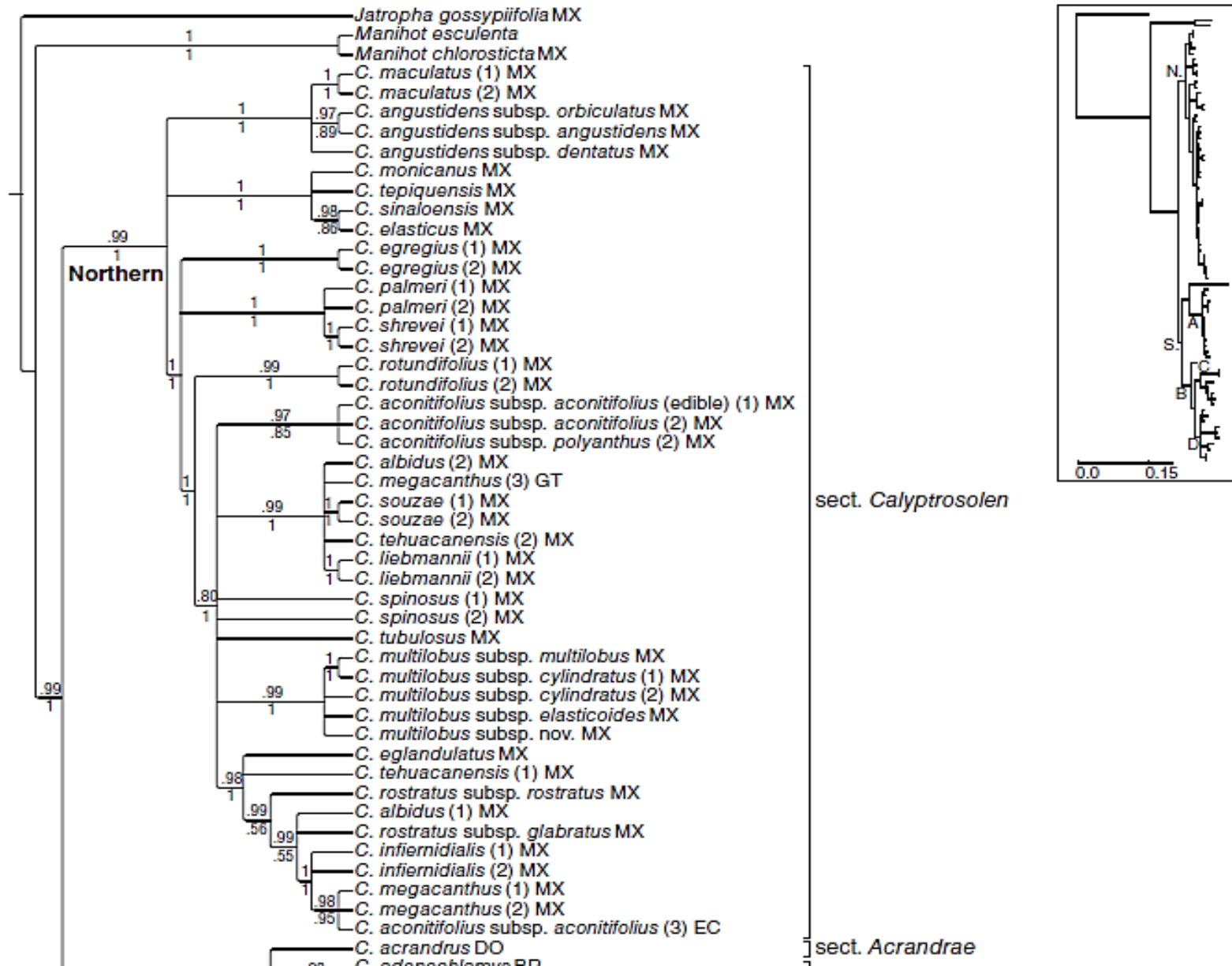


**Apéndice 2.** Mapa de distribución de especies de la sección *Calyptosolen* en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán

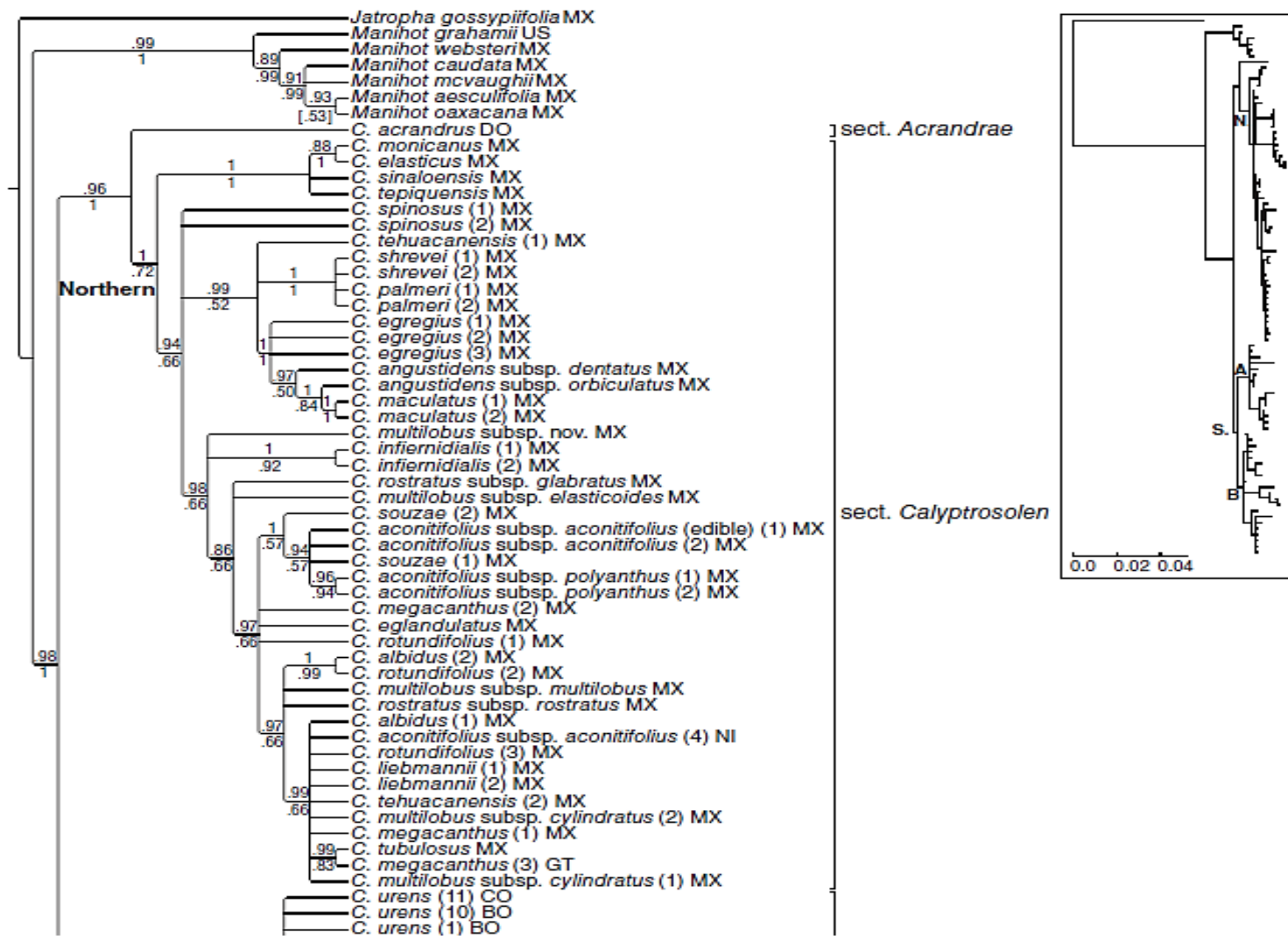


Sources: Esri, HERE, Garmin, USGS, Intermap, INCREMENT P, NRCan, Esri Japan, METI, Esri China (Hong Kong), Esri Korea, Esri (Thailand), NGCC, (c) OpenStreetMap contributors, and the GIS User Community

Apéndice 3. Reconstrucción filogenia ITS, sección *Calyptrosolen* (Maya Lastra y Steinmann, 2019b)



Apéndice 4. Reconstrucción filogenia Cloroplasto (*psbA-trnH* y *trnL-trnF*), sección *Calyptrosolen* (Maya Lastra y Steinmann, 2019b)



## Apéndice 5. Ejemplares examinados en el Herbario MEXU

**C. aconitifolius** F1272444. Mpio. San Miguel Soyaltepec. Dto. Tuxtepec. Loc. 4 km al sur de la hidroeléctrica Temascal camino Temascal-Vertedor. *Luis -cortés, Dr. Mario Sousa Sánchez, Rafael Torres Colín y Roy Emile Gereau* 350 [MEXU]. F 1054344 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 M. y J. Martínez* 4065 (MEXU). F 906354 F119757 F 791861 Along hwy 37 between Playa Azul & Artega, steep, densely wooded slope below rd on N edge of La Mira. *Gary J. & Mary E. Breckon* 2268 (MEXU). F 533644 Loc. 4 km al NE de Chacalapa, hacia Finca Monterito Distr Pochutla. *Rafael Torres C.* 5431 (MEXU). F319701 Chiltepec, Tuxtepec, Oax. *Guadalupe Martínez* 234 (MEXU). F564916 Mpio. Sta. María Chimalapa, Paso Mactaspac del Río del Corte, ca. 5 km al N. de Sta. María. *H. Hernández G.* 791. (CHAPA-MEXU). F533845. Loc. Cerro Guiengola, al N de Tehuantepec, Distr. Tehuantepec. *Rafael Torres C. y H. Hernández y P. Morales* 5315 (MEXU). F161796. Barra platanar, Ver. *J. Dorantes y Col.* 1278. (MEXU). F237607. 4 km de la desviación carretera la Concepción, Ver. *M.G. Zola B.* 06547 (MEXU). F259096 3 km antes del espinal, Naolinco, Ver. *R. Ortega* 392 (MEXU). F212331 Barranca de San Antonio, 1 km al noroeste del corral falso, Emiliano Zapata, Ver. *N. Márquez R.* 873 (MEXU). F128442 Orilla Norte del estero Cucharas, cerca de su desembocadura en la laguna de Tamahahua 0 m. *C. Vázquez Yanes* 18 (MEXU). F161796 Barra platanar, Ver. 25 m. *J. Dorantes* 1278 (MEXU). F48929 Between El Porvenir & Puerto de Lobos ca. 9 mi. Northeast of C. del Maíz by road *Rogers McVaugh* 10493 (MEXU).

**C. albidus** F17892 San Luis Potosí, Tamasopo cañón *C.G. Pringle* 5015 (MEXU). F. 95574 Cerro al SE de Sánchez Mpio. Santa María del Río. *Rzedowski* 8456 (MEXU). F1194701 Mpio. Jalpan, 0.5 km al SE de Tanchanaquito, camino a la Hoya Honda 280 m. Y. Ramírez-Amezcuca, M.E. Molina, PY E. *Carranza G.* 444 (MEXU). F900548 La laguna 7 km al NE de San Ciro Mpio. Río Verde *P. Tenorio L.* 2252 (MEXU). F809707 along Edge of hwy 70 between Río Valles 1.5 km by road E of turnoff to Rayón. *Gary J. & Mary E. Breckon* 1299 (MEXU). F809668 Next to hwy 70 between Río Verde & C. Valles 16.8 km by road E turnoff to Rayón *Gary J. & Mary E. Breckon* 1299 (MEXU). F52780 Between Aurora (mina) and Xichú; steep dry barranca *Rogers McVaugh* 14863 (MEXU). F99007 Jacala de Ledesma hillside near km 275/276 on hwy NE Jacala dry hillside *H. E. Moore* 4926 (MEXU). F549305 Loc. a 1.6 km al NW de Tres Cruces y 11.6 km al NW de Venados carr a Metztlán *R. Torres C.* 3039 (MEXU). F341881 San Juan 1 km al sur de Metztlán. *R. Hernández Magaña* 5761 (MEXU).

**C. angustidens.** F1461007 Loc. Aprox. 9 km al SO de Iguala al NO de la desv. A Cocula, sobre la carr Iguala Cd Altamirano Mpio Iguala *José Soto N. 18849* (MEXU). F1331420 Durango, Mpio. Nuevo Ideal, Sierra de Coneto al E del Puerto de Coneto al NE de Once de marzo por el camino a Coneto. *L. López 138* (MEXU). F767807 42 km south of La Zarca and 10.5 km north of Alamillo de Galeana *Gary Breckon* (MEXU). F620173 Loc. Mina Amparo 6 km al NW de las Higueras Mpio. De Rodeo. *P. Tenonio L. R. Torres C. 4421* (MEXU). F1412247 Ladera SW de la Barranca del Río Huentitán entrando a un lado de la Estación M. Harker, J.M. Luna 1686 (MEXU). F1321309 Localidad de Orisivo 11 km en línea recta al SE de la cabecera municipal de Uruachi, Chihuahua. *D. Tejero-Diez, Alin Torres 6220* (MEXU). F1507854 Durango, Mpio. Indé Alamillo al Norte apiario Alamillo (MEXU). F1218673 Guerrero, Eduardo Neri km 6.5 desviación a Filo de Caballo R. Carranza Luis Cervantes Peredo (MEXU). F939561 F809697 Guerrero, 2.2. miles by road W of Guerrero-Morelo state line on hwy 95 libre *Gary J. and Mary E. Breckon 2261* (MEXU). F1208957 La Corva 5.46 km al N Mpio Coahuayutla de Guerrero. *Jorge Calónico Soto 17949* (MEXU). F1005876 Mpio Coahuayutla de Guerrero, Matamoros de Guerrero 9.27 km al N *Jorge Calónico Soto Rafael Mayorga Saucedo 15470* (MEXU). F889234 Mpio. -taxco de Alarcón, Taxco 13 km al S *Jorge Calónico Soto, Karina Jiménez Durán 9402* (MEXU). F1003392 Mpio Tepecoacuilco, Paraje Huatzintlán, ejido San Miguel Tecuiciapan 1.5 km al E del poblado *Enrique Guizar N y Andrés G. Miranda 5007* (MEXU). F445344 Rancho "Nido de águilas" carr 80 que conduce a Tepatitlán a Yahualica, Mpio Tepatitlán, Jal. *Aaron Rodríguez C. M. Chazaro B. y J.J. Suárez 897* (MEXU). F450914 Al oriente de las ruinas de Xochicalco, en la entrada principal. *Ortíz S.A. 1089* (MEXU). F951749, 9.3 mi E of Huasabas along road from Moctezuma El Coyote, Sonora *P. CComus y NMoreno 5101* (MEXU).

**C. egregius.** F. 572657 Cerro Pletanco 9-10 km al S. de Axusco Mpio San José Mihuatlán, *Antonio Salinas Veónica Juárez J. 6965* (MEXU). F492782 localidad a 10 km adelante del pueblo de Axusco por la terracería rumbo al Cerro Pletanco *F. Chiang C. A. Salinas T. y O. Dorado R. 2475* (MEXU). F100789 Puebla west of the Rio Salado on ando around Petlanco *C.E. Smith Jr. F.A. Peterson & Narciso Tejeda 3670* (MEXU).

**C. liebmanni.** F1281115 Carr Zirándaro-Cuayameo a 4 km SW de la Parota *José C. Soto Núñez y Guillermo Silva 4335* (MEXU). F1400085 Loc. La Encantada Mun. Cazonas de Herrera. *Gabriela Romo Díaz GRD524* (MEXU). F791803 Puebla Tehuacán Valley, foothills of Sierra Zaongolica, low limestone hills next to hwy 150 along eastern side of valley ca 12.5 km S of junction with road to Morelos Cañada. *Gary J. Breckon 878* (MEXU).

**C. megacanthus.** F1401536 Oaxaca, Dto. Tehuantepec Mpio Santiago Astata camino a Mazcalco. *Alfredo Saynes S. Salas M. y M. Elorza C. 2058* (MEXU). F1401608 Dto. Tehuantepec, Mpio. Santiago

Astata Barra de la Cruz 2 km al NE sobre vereda a Zimatán. *Misael Elorsa 4559* (MEXU). F629361 Distr Santo Domingo Tehuantepec Mpio Mixtequilla localidad a 18 km de Mixtequilla carr a Paso Escondido. *J.I. Calzada 19251* (MEXU). F1140238 1 km al N de Zimatán (Huatulco) *Irma Trejo P. Tenorio, J. Hernández, G. Avila 2880* (MEXU). F1010404 Camino Jalapa del Márquez Santiago o lochiquiri km 53, Mpio. Jalapa del Marqués (MEXU). F542192 Loc. Dto. Tehuantepec, lado N del Cerro Pozo Zorrillo al NO de Tehuantepec, Mpio. Tehuantepec *Cipriano Martínez 1061* (MEXU). F533890 Loc. Subida al Cerro Guiengola por el camino que va a las Palmitas Distr. Tehuantepec. *Ma. Leticia Torres C., R. Torres C., I. Cortéz y Cipriano Martínez 895* (MEXU). F1136929 Cerro de la Piedra Azul a 1 km en línea recta al NE de Nizanda Mpio de Asunción Ixtaltepec Dto de Juchitán, Oax. *Claudia Gallardo Hernández Eduardo A. Pérez-García 1521* (MEXU). F167628. 3 millas SW of Tehuantepec. *Earl Lathrop 5926* (MEXU). F99111 5.5 km northeast of Juchitán along the Pan American highway route 190. *Robert Merril King 339* (MEXU).

**C. multilobus.** F659478 Paraje La Virgen ejido de Tlahuelompa, el NE de Zacualtipan, Mpio de Zacualtipan. *Ramón Razo Zárate 97* (MEXU). F228134. 3 km al N de la Laguna Atezca Mpio de Nolango, Hidalgo. *D. Flores 200* (MEXU). F212723 Localidad Torre de Microondas Tuxpan, Guerrero. *Erick Halbinger 125* (MEXU). F579381 A 8 km al N de Iguala, camino a Cuernavaca, Mpio. Iguala. *E. Martínez S. 510* (MEXU). F1152991 Cañada Carrizalillo 2.5 km al SE de Amatitlán, Guerrero. *R. Cruz Durán y Ma. E. García G. 385* (MEXU). F599036. A 5 km al NE de Paraíso, camino Atoyac-Puerto del Gallo, Guerrero. *José C. Soto Núñez y Esteban Martínez S. 5086* (MEXU). F1488060. 4 km al NE de Mazapa, Mpio Eduardo Neri. *R. Cruz Durán 915* (MEXU). F800482 San Francisco, Mpio Acoxochitlán Tenexapa, Hidalgo. *Alberto Villa Kamel 290* (MEXU). F1516836 Mpio. Tierra Nueva, S.L.P. 17.3 km desde el camino Tierra Nueva- Presa la Muñeca, camino a El Camarón. *Ulises Guzmán Cruz 3636* (MEXU). F1514997 Cerro El Pájaro, Mpio Putla, Dto. Putla. *R.V. González 473* (MEXU). F1397149 Mpio. Zongolica Reserva del Bicentenario Instituto Tecnológico Superior Zongolica, Ver. Carr a la Compañía (MEXU). F1257836 Localidad Atzalan Mpio. Zacapoaxtla, Pue. *S. Griselda Toriz A. A. Campos V. P. Tenorio 657* (MEXU). F998406 Mpio Coahuayutla de Guerrero, localidad El Zopilote 3.62 km al E. *Jorge Calónico Soto 15178* (MEXU). F884584 Bladen Nature Reserve, where it leaves the mountains and bends to the South. *D.E. Atha & Steven W. Brewer 1163* (MEXU).

**C. rostratus.** F84102 Paraje Infiernillo 12 km al SE mpio de Izúcar de Matamoros, Pue. *Enrique Guizar 1132* (MEXU). F980371. 3 km de Petlalcingo, llegando por Acatlán de Osorio mpio. Petlalcingo, Pue. *Enrique Guizar y Germán Herrera 4068* (MEXU). F436601 Mpio. Acatlán, 3.5 millas NW Petlalcingo. *Grady L. Webster & Scott Armbruster 21400* (MEXU). F1274328 7 km al N de Morelos Infiernillo, Mich. *Irma Trejo 1555* (MEXU). F581260 Distr. Huajuapán Mpio. Zapoquila Río -grande Zapoquila al SE P. *Tenorio Lezama 17430* (MEXU). F808868 Morenos, Mpio. Tlaquiltenango, 1.25 km al SW de Huaxtla,

*Rosa Cerros Tlatilpa 499* (MEXU). F581260 Oaxaca, Dto. Huajuapán Mpio. Zapouila Río Grande al SE de Zapouila. *P. Tenorio Lezama 17430* (MEXU). F669783 Oaxaca Dto. Huajuapán de León, Mpio. Santiago Chazumba Barrio de Santa Lucía a 1 km. *E.L. Cruz Pacheco & A. Salinas Tovar 7942* (MEXU). F20069 Michoacán de Ocampo, F. Altamirano 1500 (MEXU).

**C. *tehuacanensis*.** F569028 En meseta de San Lorenzo a 8 km al O de Tehuacán, camino a Tecamachalco *Abisaí García 21691* (MEXU). F1245008 Puebla, Mpio. Coxcatlán, localidad por el camino que lleva a las compuertas. *Héctor Cervantes Maya & Martín López 57* (MEXU). F669818 Loc.ca. km 90 de la carretera Coacnopalan-Oaxaca (Barranca Copalillo, en Cerro Paraje ladrón) Dto. Coixtlahuaca, Mpio. Villa Tepelmeme de Morelos. *Antonio Salinas T. 7822* (MEXU). F1208790 Dto. Coixtlahuaca, Mpio. Tepelmeme de Morelos, loc. El paraje Cerro Verde. *P. Tenorio L. 20155* (MEXU). F1047131 Paraje La Sotolinera ejido Santa Ana Teloxtoc mpio de Tehuacán. *Dolores Robledo Marquez et al. 31* (MEXU). F1350039 2 km sobre la desviación a Nouayaca dirección San Miguel Chicahua, Mpio Santiago Apoala Edo. Oaxaca. *Irving Rosas, R. Alvarez, Ayala R. Castillo L.K. Gutiérrez J L Ibarra G. Romero A V. Parra O. 3337* (MEXU). F539205 Puebla, Cerro Viejo *A. Valiente Banuet 888* (MEXU).

**C. *tubulosus*.** F1418375 Oaxaca, Dist. Tehuantepec Mpio. Juchitán de Zaragoza. La Ventosa. Loc. El Paraje Cerro Aguascalientes a 500 m de la carretera transísmica ladera. *Fernando Sánchez López No. 060* (MEXU). F1420586 Oaxaca, Itsmo de Tehuantepec Juchitán de Zaragoza, La Ventosa en la planicie del nacimiento del agua. El Coyol junto al cerro Plan el Coyol. *F. Sánchez L. 689* (MEXU). F561979 Guerrero, Mpio. Iguala y Buenavista. Cañón de la Mano, entre los Amates y El Naranja 10 km al N de Iguala por el ferrocarril. *F. Terán y S. Vázquez V. 29* (MEXU). F1062500 Mpio. Chilpancingo Loc. Rincón Viejo. *Hubert Kruse 978* (MEXU). F1062505 Rincón Viejo Guerrero. *978* (MEXU). F1062604 Mpio Chilpancingo, -gro. Localidad cerro Alquitrán (cima) *Hubert Cruse 1589* (MEXU). F1062604 Mpio. Chilpancingo, Gro. Localidad cerro Alquitrán (cima) *Hubert Kruse 1589* (MEXU).

**C. *urens*.** F823689 Near new road northwest of Río San Nicolás and 20-40 km southeast. *Rogers McVaugh 25262* (MEXU). F366269 Arroyo Chamela, Mpio. La Huerta, Jalisco *Emily J. Lott 1565* (MEXU). F702807 Playa la Ropa, Bahía de Zihuatanejo, Mpio. Zihuatanejo, Gro. *G. Castillo C. P. Zamra C & D. Geissert 638* (MEXU). F1272440 Mpio. Buenos Aires Dto. Tehuantepec, localidad recorrido de El Limón al Chicozapote El limón está 17 km al O de Tehuantepec, entrando por Hierba Santa. *Rafael Torres C. L. Cortés y C. Martínez 9758* (MEXU). F285387. 11.5 mi SE of La Reforma, *G. Holstein W.S. Armbruster 20326* (MEXU). F287728 Huazantlán del Río Cerro al NW del pueblo Mpio. Mateo de Mar. Oax. *D. Zizumbo-P. Colunga 179* (MEXU). F1209624 Oaxaca, Dto. Pochutla, Mpio. Santa María Huatulco 1 km al norte de la playa Tejoncito. *Misael Elorsa C. 6940* (MEXU). F99112 Along the highway to Tehuantepec

route 185, 8 km north of Salina Cruz. *Robert Merrill King 237* (MEXU). F327641 Ensenada Chipehua, 37 km al SW de Salina Cruz Dto. Tehuantepec. *Sergio González* (MEXU). F1209576 Oaxaca, Dto. Tehuantepec, Mpio. Santiago Astata 500 m al norte de Barra de la Cruz. *Misael Elorsa C. 6830* (MEXU). F1187098 Oaxaca, Dto. Pochutla, Mpio. Santa María Huatulco 2 km al NE de Bajos del Arenal, sobre lecho de río Cuajinicuil. *Arturo Sánchez Martínez 1108* (MEXU). F534476 Oaxaca, localidad 2.4 km al SW de la entrada a Tlacotepec (terracería) Dto. Juchitán. *Rafael Torres C. Edgar Cabrera 6248* (MEXU).

***Manihot pauciflora***. F336205 Puebla, Mpio Zapotitlán Salinas, 4.6 millas al SE carrs. -tehuacán Huajuapán de León, sobre bordo a S.L. Atolotitlán-Metzontla, carr + 23 mi al SO Tehuacán. *E.J. Lott y T. Wendt 44*. (MEXU). F497961 Puebla, 12 km al NE de Acatepec. G. Medrano, Dávila, Villaseñor, Ruíz Valiente 1907 (MEXU). F364934 Loc. 5 km al SE de Cuicatlán, por la desviación a San Pedro Ocotipac, Oaxaca. F.G. Medrano, F. Chiang, V. Jaramillo, J.L. Villaseñor, F. Ruíz y S. Singer 1528 (MEXU). F541507 Loc. Cerro Nahualtepec 8 km al NO de San Gabriel Casa Blanca Dto. Teotitlán. *Abidaí García M., A. Salinas, E. Martínez 3463* (MEXU). F1208101 Loc. Barranca Carrizalillo km 88 carr. Cuacnopalan-Oaxaca, justo frente al Puente Carrizalillo, Dto. Coixtlahuaca, Mpio. Villa Tepelmeme de Morelos. *Antonio Salinas T. 7965* (MEXU). F490711 Oaxaca 6 km SE of Teotitlán on hwy between Tehuacán and Telixtkahuaca (MEXU). F781511 Coixtlahuaca, Concepción Buenavista base del Cerro Pluma base del cañón del puente de Santa Lucía aproximadamente sobre el km 99-100 de la carretera Tehuacán-Oaxaca. *José L. Panero 4034* (MEXU). F359627 Loc. 1 km al SE de San Martín Toxpalan, Oax. Rumbo a Cuicatlán. *F.C. Medrano, V. Jaramillo, J.L. Villaseñor, P. Ruíz y S. Singer 1163* (MEXU). F492718 Loc. 2 km al O de San Gabriel Casa Blanca, Dto. Teotitlán. *Antonio Salinas T. 4174* (MEXU). F575695 Loc. al NW de Cuicatlán, 6 km al N de Cuicatlán 10 km al W por la terracería rumbo a San Pedro Jocotipac, Dto. Cuicatlán. *Antonio Salinas T., Alberto García 4865* (MEXU). F540698 Oaxaca Mpio. Cuicatlán *Pedro Tenorio I. 17778* (MEXU). F1203658 Dto. Teotitlán de Flores Magón Mpio. San Antonio Nanahuatipa, loc. Las Salinas, Barranca Paso Bandera, brecha a Calao partiendo de San Antonio Nanahuatipa *P. Tenorio L. 20448<sup>a</sup>* (MEXU).

***Jatropha neopauciflora***. F275284 Oaxaca road 125 Tehuacán- Huajuapán, 4 km N of Chazumba, near Puebla border. *Leuenberguer C. Schiers 2567* (MEXU). F437928 Loc. 5 km al NE por la terracería a San Esteban Necox. A. Salinas T. & Patricia Solís S. 3279. F1160230 Puebla, Mpio Caltepec, 5 km LR de San Luis Atolititlán. *Alfredo Saynes y Arturo Sánchez 3711* (MEXU). F1326620 Localidad a 2.4 km de la terracería a Santa María Ixcatlán entrada en km 113 carr Teotitlán- Cuicatlán, Mpio. Cuicatlán. J.I. Calzada, *M. Paredes F. 23022* (MEXU). F501592. A 3 km al NO de Tehuacán, Mpio Tehuacán. *Esteban M. Martínez S. 21723* (MEXU). F492610 Loc. Cerro el Coatepec, al SE de Caltepec Mpio Caltepec, Puebla. *P. Tenorio L. C. Romero de T. 6805* (MEXU).