



Anatomía foliar de *Malpighia mexicana* (Malpighiaceae)

Foliar anatomy of *Malpighia mexicana* (Malpighiaceae)

**Acta Botánica
Mexicana**

Lorena Yeraldí Bárcenas-López¹ , Susana Adriana Montaño-Arias² , José Antonio López-Sandoval³ , Andrés González Huerta³ , Martín Rubí-Arriaga^{3,5} , Georgina Vargas Simón⁴ 

Resumen:

Antecedentes y Objetivos: *Malpighia mexicana* es un árbol nativo de México y ampliamente distribuido en el país. Se cultiva en huertos o traspasos de zonas rurales, es fuente de recursos económicos, maderables, ornamentales y medicinales. Los estudios sobre la anatomía foliar del género *Malpighia* son escasos; caracteres como la forma, longitud, ancho y pubescencia de la hoja se usan para clasificar sus especies. Debido a lo anterior, los objetivos de este estudio fueron describir las características anatómicas de la hoja de *M. mexicana* y determinar los caracteres estructurales que están influenciados por el ambiente, como una forma de contribuir al conocimiento taxonómico y ecoanatómico del género *Malpighia* en México.

Métodos: Se seleccionaron tres individuos con altura y cobertura similar en tres sitios; se obtuvo una muestra compuesta de 20 hojas; las hojas se fijaron en FAA, se lavaron con agua corriente y se procesaron mediante técnicas de anatomía convencional, terminando con una inclusión e infiltración en parafina. Se realizaron cortes paradermales y transversales (15-20 µm), se tomaron fotografías y se registraron mediciones con el analizador de imágenes Leica LV 40.

Resultados clave: Las hojas de *M. mexicana* en corte paradermal presentan células poligonales y rectangulares, en algunos casos ovado-rectangulares, paredes anticlinales lineales y gruesas, son hipoestomáticas con complejos estomáticos paracíticos y presentan apéndices epidérmicos con tricomas unicelulares simples y ramificados. Transversalmente, las hojas constan de una epidermis simple uniestratificada y mesófilo bifacial. Se observó el desarrollo de estrategias de adaptación tanto en ambientes mesícos como en ambientes xéricos.

Conclusiones: Los caracteres anatómicos que distinguen a *M. mexicana* de otras especies de su género son la disposición y tipo de tricomas y estomas. La anatomía foliar presentó rasgos correlacionados tanto con ambientes mesícos (hoja dorsiventral, espacios intercelulares en el mesófilo, ausencia de esclerénquima) como con ambientes xéricos (epidermis de células grandes, mayor concentración de estomas en la superficie abaxial).

Palabras clave: adaptación, caracteres anatómicos, ecoanatomía, estructura foliar, taxonomía.

Abstract:

Background and Aims: *Malpighia mexicana* is a native tree widely distributed in Mexico, which is cultivated in orchards or backyards of rural areas, and source of economic, timber, ornamental and medicinal resources. Studies on foliar anatomy of the genus *Malpighia* are scarce; characters such as the shape, length, width and pubescence of the leaf are used to classify its species. As a consequence, the objectives of this study were to describe the anatomical characteristics of the leaf of *M. mexicana* and to determine the structural characters that are influenced by the environment, in order to contribute to the taxonomic and ecoanatomical knowledge of the genus *Malpighia* in Mexico.

Methods: Three individuals with similar height and coverage were selected in three sites; a sample composed of 20 leaves was obtained; the leaves were fixed in FAA, washed with water and processed by conventional anatomy techniques, ending with inclusion and infiltration in paraffin. Paradermal and transverse cuts were made (15-20 µm), photographs were taken, and measurements were recorded with the image analyzer Leica LV 40.

Key results: The leaves of *M. mexicana* in paradermal section present polygonal and rectangular cells, in some cases ovate-rectangular, linear and thick anticlinal walls are hypoestomatic with paracitic stomatal complexes and present epidermal appendages with single and branched unicellular trichomes. Transversely the leaves consist of a simple unistratified epidermis and bifacial mesophyll. The development of adaptation strategies was observed in both mesic and xeric environments.

Conclusions: The anatomical characters that allow to differentiate *M. mexicana* are the disposition and type of trichomes and type of stomata. Foliar anatomy presented correlated traits both with mesic (dorsiventral leaf, intercellular spaces in the mesophyll, absence of sclerenchyma) and xeric environments (epidermis of large cells, higher concentration of stomata in the abaxial surface).

Key words: adaptation, anatomical characters, ecoanatomy, foliar structure, taxonomy.

1 Universidad Autónoma del Estado de México, Facultad de Ciencias Agrícolas, Posgrado en Ciencias Agropecuarias y Recursos Naturales (PCARN), Campus Universitario El Cerrillo, El Cerrillo Piedras Blancas, 50200 Toluca, Estado de México, México.

2 Colegio de Posgraduados, Instituto de Recursos Naturales, Programa de Botánica, 56230 Montecillo, México.

3 Universidad Autónoma del Estado de México, Facultad de Ciencias Agrícolas, Campus Universitario El Cerrillo, El Cerrillo Piedras Blancas, 50200 Toluca, Estado de México, México.

4 Universidad Juárez Autónoma de Tabasco, División Académica de Ciencias Biológicas, km 0.5 carretera Villahermosa-Cárdenas, Centro, 86039 Villahermosa, Tabasco, México.

5 Autor para la correspondencia: m_rubi65@yahoo.com.mx

Recibido: 11 de junio de 2018.

Revisado: 20 de agosto de 2018.

Aceptado por Marie-Stéphanie Samain: 21 de septiembre de 2018.

Publicado Primero en línea: 07 de diciembre de 2018.

Publicado: Acta Botánica Mexicana 126 (2019).

Citar como:

Bárcenas-López, L. Y., S. A. Montaño-Arias, J. A. López-Sandoval, A. González Huerta, M. Rubí-Arriaga y G. Vargas Simón. 2018(2019). Anatomía foliar de *Malpighia mexicana* (Malpighiaceae). Acta Botánica Mexicana 126: e1404. DOI: 10.21829/abm126.2019.1404



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

e-ISSN: 2448-7589

Introducción

El género *Malpighia* L. (Malpighiaceae) comprende ca. 50 especies de árboles y arbustos nativos de América tropical y subtropical (Davis y Anderson, 2010). En México, se distribuyen 19 especies, 12 de ellas son endémicas (Anderson, 2013; Villaseñor, 2016). Entre éstas se encuentra *Malpighia mexicana* A. Juss., comúnmente conocida como nanche rojo, guejocote o guachocote (Maldonado-Peralta et al., 2016). Esta especie es una fuente de alimentación para los pobladores locales, por lo que se cultiva en los huertos familiares de zonas rurales, aunque sin ningún manejo agro-nómico (Morton, 1987; Castañeda-Vildózola et al., 2014). Así mismo, *M. mexicana* es fuente de recursos económicos, maderables, ornamentales y medicinales (Maldonado-Peralta et al., 2016). Cabe señalar que como especie arbórea brinda protección y sombra a otras especies, tanto vegetales como animales, desempeñando un papel importante dentro del ecosistema como productor de oxígeno (Arambarri et al., 2011). Además, es una fuente de fijación de bióxido de carbono y, por ende, es parte de los reguladores del clima (Villaseñor, 2010).

Dado que el ambiente es un factor que puede influir en las características anatómicas de las especies vegetales, se han realizado diversos estudios enfocados en las hojas (Fank-de-Carvalho et al., 2010; Zamora-Natera y Terrazas, 2012; Jiménez-Noriega et al., 2015), tallos (Rebollar et al., 1994; Herrera-Cárdenas et al., 2000) y raíces (Laskowski y Bautista, 1999; Espinoza-Velázquez et al., 2012; Martín-Montiel et al., 2012). Independientemente del órgano estudiado el análisis indica que las especies tienen estrategias de adaptación a nivel morfológico, fisiológico y anatómico.

Uno de los órganos vegetales más importantes es la hoja ya que en ella se efectúan funciones vitales para la planta; por ello, se ha estudiado la estructura foliar con enfoques taxonómicos y ecológicos. Al respecto, Milan et al. (2006) compararon la anatomía de la hoja de especies de la familia Asteraceae. Todas ellas mostraron diferencias; por ejemplo, *Mikania glomerata* Spreng. presentó estomas en ambas superficies, tricomas glandulares uniseriados y conductos secretores; por su parte, *Porophyllum ruderale* (Jacq.) Cass. tiene hidátodos y cavidades secretoras; mientras que *Vernonia condensata* Baker mostró idioblastos y tricomas glandulares uni y biseriados. Cabe señalar que las

estructuras secretoras son caracteres con relevancia taxonómica para esta familia (Castro et al., 1997).

Para el caso de la familia Leguminosae se ha descrito la anatomía foliar de cuatro especies de *Lupinus* L. (*L. aschenbornii* S. Schauer, *L. exaltatus* Zucc., *L. montanus* Kunth y *L. reflexus* Rose), las cuales comparten epidermis papilosa con paredes anticlinales, estomas anomocíticos, tricomas simples y mesófilo bifacial (Zamora-Natera y Terrazas, 2012). Se observó que estas especies difieren en la disposición, tamaño y número de haces vasculares, los cuales permiten su identificación. Por ejemplo, *Lupinus exaltatus* tiene haces dispuestos en un cilindro vascular continuo y compacto, mientras que en *L. aschenbornii* forman un anillo y en *L. reflexus* y *L. montanus* se presentan de forma discontinua (Zamora-Natera y Terrazas, 2012).

Otra familia estudiada es Solanaceae; Liscovsky y Cosa (2005) describen la anatomía foliar de 13 especies de los géneros *Cestrum* L. y *Sessea* Ruiz & Pav., donde reportan que el tipo de estomas y tricomas, así como la arquitectura de la vena secundaria, son los caracteres anatómicos más importantes en la taxonomía de estos géneros. Además, observaron que *Cestrum* se caracteriza por tener una venación broquidódroma; en cambio en *Sessea* es semicraspedódroma.

En la familia Malpighiaceae, mediante la descripción de la anatomía de la hoja, se ha reportado la presencia de laticíferos en los géneros *Galphimia* Cav. y *Verrucularia* A. Juss. (Vega et al., 2002). En el mismo sentido, se han estudiado 16 especies de los siguientes géneros: *Banisteriopsis* C.B. Rob. (p. ej., *B. anisandra* (A. Juss.) B. Gates, *B. argyrophylla* (A. Juss.) B. Gates. y *B. campestris* (A. Juss.) Little), *Byrsinima* Rich. ex Kunth. (p. ej., *B. basiloba* A. Juss., *B. crassifolia* (L.) Kunth y *B. lancifolia* A. Juss.) y *Heteropterys* Kunth (p. ej. *H. anoptera* A. Juss., *H. byrsonimifolia* A. Juss. y *H. tomentosa* A. Juss.), las cuales comparten la disposición del haz vascular en forma de arco, estomas paracíticos y tricomas glandulares y difieren en el tipo de mesófilo, floema, tipo de glándulas y disposición de los tricomas (Araújo-Silva et al., 2010).

Cabe resaltar que los estudios anteriores, además de proveer información taxonómica, también aportan conocimiento ecoanatómico, el cual toma relevancia ante los actuales escenarios de cambio climático, ya que su entendi-

miento permite la toma de decisiones sobre restauración y conservación de especies *in situ* o *ex situ* (Torres y Sanabria, 2011; Montaño-Arias et al., 2013).

Chapolagh-Paridari et al. (2013) sugieren que caracteres como la densidad estomática, el tamaño de la planta y el espesor de la lámina, están relacionados con factores ambientales, tales como la altitud, temperatura y precipitación. En este sentido, en *Ribes ciliatum* Humb. & Bonpl. ex Roem. & Schult., *Lupinus meridanus* Moritz ex C.P. Sm. y *L. eremonomus* C.P. Sm., se observó una correlación negativa entre la altura de la planta y el tamaño de la hoja con respecto a la altitud, y una positiva con la densidad estomática (Briceño et al., 2000; Jiménez-Noriega et al., 2015).

Ely et al. (2005) estudiaron la estructura foliar de *Monochaetum meridense* Naudin con relación a su hábitat, observando hojas glabras, con cutícula delgada y parénquima esponjoso, atributos que la caracterizan como una especie mesomórfica (Laskoswki, 2000). Por otra parte, Torres y Sanabria (2011) reportan cambios en el desarrollo de *Cattleya jenmanii* Rolfe y *C. lueddemanniana* Rchb. f. originados por el ambiente como es la reducción en el espesor de la lámina, epidermis y cutícula, y un mesófilo con ausencia de fibras y haces vasculares. Dichos cambios son estrategias para distribuirse sobre gradientes altitudinales y condiciones climáticas adversas (Molina-Montenegro y Cavieres, 2010).

A pesar de que existen estudios anatómicos foliares para la familia Malpighiaceae, éstos son escasos, en específico para el género *Malpighia*, ya que solo se registra un estudio en *M. emarginata* DC., indicando que tiene adaptaciones xeromórficas, por presentar epidermis uniestratificada, hojas hipoestomáticas y estomas paracíticos (Siddique y Ahmad, 1977). En el caso de *M. mexicana* no existen estudios sobre la anatomía de la hoja; esta especie ha sido reportada como sinónimo de *M. glabra* L. y de *M. puniceifolia* L., antes llamada *M. emarginata* (Maldonado-Peralta et al., 2016). Sin embargo, existen caracteres morfológicos como altura del tronco, forma y tamaño de hojas, color de los pétalos, así como la disposición del estilo, tamaño del pecíolo y tamaño del fruto, que deben estudiarse para definir dicha sinonimia. Por lo anterior, los objetivos de este estudio son: 1) describir las características anatómicas de la hoja de *Malpighia mexicana* y 2) determinar los caracteres

anatómicos que pueden estar influenciados por el ambiente, como una forma de contribuir al conocimiento taxonómico y ecoanatómico del género *Malpighia* en México.

Materiales y Métodos

El estudio se realizó en la Faja Volcánica Transmexicana. Se seleccionaron tres sitios, dos en el Estado de México (Malinalco (S1) y Zumpahuacán (S2)), y el tercero en el estado de Morelos (Coatlán del Río (S3)). Para cada sitio de muestreo se revisó la temperatura, la precipitación (CONAGUA, 2017), el tipo de vegetación (Rzedowski, 2006) y clima (García, 1988) (Cuadro 1).

En cada sitio se seleccionaron tres individuos con alturas (3-4 m) y coberturas (4.70 y 6.20 m) similares. La copa de los individuos se dividió en cuadrantes (Montaño-Arias et al., 2018), se recolectaron cinco hojas por cuadrante; éstas se mezclaron para obtener una muestra compuesta (20 hojas/individuo). Las hojas se fijaron con FAA (1:1:1) y se mantuvieron a temperatura ambiente (18 °C). Los ejemplares de referencia correspondientes están depositados en el Herbario Eizi Matuda (CODAGEM), de la Universidad Autónoma del Estado de México (Cuadro 1).

En el laboratorio, las hojas se lavaron con agua corriente y se colocaron en dietilamina concentrada durante 24 h para su ablandamiento. Enseguida se deshidrataron en series ascendentes de alcohol (30-100%), alcohol y xileno 50:50 y xileno (100%) por 6 h en cada concentración, terminando con una inclusión en parafina (50% de histoparafina y 50% de aceite vegetal) con punto de fusión de 60-65 °C (Ruzin, 1999). Se realizaron cortes paradermales y transversales (15-20 µm) en un micrótomo de deslizamiento (American Optical 860, Nueva York, EUA). Se tiñeron con safranina-verde rápido y se montaron en resina sintética (Johansen, 1940).

La descripción anatómica de la hoja se realizó siguiendo la nomenclatura de Metcalfe y Chalk (1979). Las observaciones se efectuaron en un fotomicroscopio Leica DM 300 (Leica Microsystems, Heerbrugg, Suiza); se tomaron fotografías y se registraron mediciones lineales y de área con el analizador de imágenes Leica LV 40 (Leica Microsystems, Heerbrugg, Suiza). Se evaluaron 18 caracteres; para cada variable se tomaron 20 mediciones. Las variables evaluadas fueron: espesor de la lámina (µm, de cutícula

Cuadro 1: Estado, sitio de recolecta, tipo de vegetación, clima, coordenadas, altitud, recolector y número de recolecta, altura, temperatura y precipitación de los ejemplares de *Malpighia mexicana* A. Juss. utilizados para este estudio. LYBL: Lorena Yeraldi Bárcenas-López.

Estado	Sitio de recolecta	Tipo de vegetación (Rzedowski, 2006)	Clima (García, 1988)	Coordenadas/ Altitud (m)	Recolector No. de recolecta	Altura (m)	Temperatura media anual (°C)	Precipitación anual (mm)
Estado de México	S1*Malinalco (Barrio de San Sebastián)	Bosque de pino-encino	Semi-cálido subhúmedo con lluvias en verano	18°58.23'N 99°29.43'O, 2450	LYBL 2 (CODAGEM), 4 (CODAGEM), 5 (CODAGEM)	3.5, 4, 6	20	1375
Estado de México	S2*Zumpahuacán (San Pedro Guadalupe)	Bosque tropical subcaducifolio	Semi-cálido subhúmedo con lluvias en verano	18°50.1'N 99°34.43'O, 1706	LYBL 5 (CODAGEM), 6 (CODAGEM), 8 (CODAGEM)	3.5, 4.2, 5	18.2	1000
Morelos	S3*Morelos (Coatlán del río)	Bosque tropical caducifolio	Cálido con lluvias en verano	18°45.5'N 99°26.8'O, 1073	LYBL 10 (CODAGEM), 18 (CODAGEM), 20 (CODAGEM)	5.1, 4.3, 4.5	22.2	964

adaxial a cutícula abaxial), espesor de la cutícula adaxial y abaxial (μm), largo y ancho de las células epidérmicas adaxiales y abaxiales (μm), espesor del parénquima en empalizada y del esponjoso (μm), tamaño de las células oclusivas (μm , largo y ancho) y la densidad de cristales (número de cristales/ mm^2).

En la vena media se registró el ancho y largo de las células epidérmicas (μm), el diámetro tangencial de los elementos de vaso (μm); la orientación de la medición de los vasos fue hacia la epidermis adaxial; así como el espesor del floema. De forma adicional, se calculó la densidad estomática (número de estomas/ mm^2) e índice estomático (IE). El índice estomático se calculó mediante la fórmula: Índice Estomático=(número de estomas/número de estomas+número de células epidérmicas) \times 100; se realizaron cinco repeticiones de $1 \text{ mm}^2/\text{individuo}$ (Cañizares et al., 2003).

Por último, los datos obtenidos se examinaron con un análisis de varianza (ANOVA, $p \leq 0.05$), seguido por la prueba de Tukey-Kramer ($p \leq 0.05$). Los análisis estadísticos se llevaron a cabo mediante el paquete estadístico INFOSTAT (2017).

Resultados

Las hojas de *Malpighia mexicana* midieron 3 a 16 cm de largo y 2 a 8 cm de ancho, son ovadas, gruesas, pubescen-

tes, de color verde brillante, con vena media sobresaliente. Anatómicamente las hojas de los tres sitios presentan características similares. En corte paradermal, se observó epidermis en ambas caras de la lámina, ésta consta de células poligonales y ovadas-rectangulares con paredes anti-clinales lineales y gruesas (Figs. 1A-F), sin arreglo definido (Figs. 1C-D) y ambas superficies con apéndices epidérmicos con abundantes tricomas unicelulares caedizos de tipo malpighíaco.

El espesor de la lámina fue mayor en hojas del sitio S2 (205.12 μm) en tanto que en las de S3 fue menor con 155.07 μm . En cuanto al espesor de la cutícula, éste mostró diferencias en ambas superficies. La cutícula adaxial más gruesa la presentan las hojas de S1, mientras que las hojas de S2 presentan la cutícula delgada. Sin embargo, la cutícula abaxial en las hojas de S2 fue la más gruesa y en las de S1 la más delgada (Cuadro 2).

Las hojas de los tres sitios presentaron apéndices epidérmicos en ambas superficies de la lámina, éstos fueron simples y ramificados (Figs. 1E, F). Con relación al tamaño de las células epidérmicas adaxiales, las hojas del sitio S1 presentaron células pequeñas y las células epidérmicas abaxiales fueron más grandes en el S2. Cabe señalar que en S3 las células son más angostas, en tanto que el largo de las células se mantuvo constante en las hojas de los tres sitios (Cuadro 2).

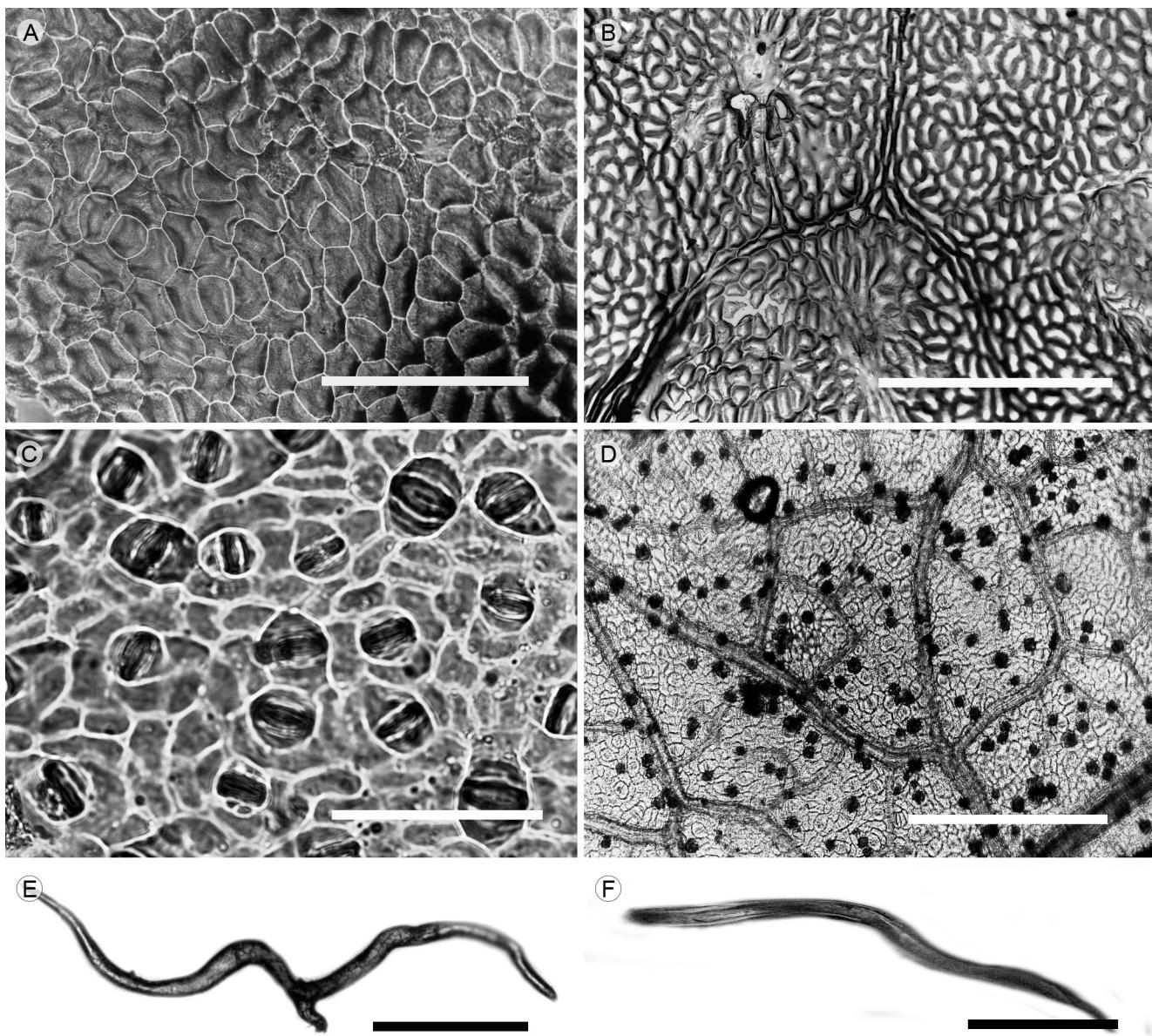


Figura 1: Epidermis en vista superficial en *Malpighia mexicana* A. Juss.: A. y B. epidermis adaxial; C. y D. epidermis abaxial. Barra=100 μm , E y F. tricomas. Barra=50 μm .

Con relación a las células oclusivas de los complejos estomáticos se observó que las hojas provenientes de S2 tienen en promedio el mayor tamaño ($16.42 \times 28.95 \mu\text{m}$) y las de S3 son las más pequeñas ($11.32 \times 12.16 \mu\text{m}$) (Cuadro 2).

En corte transversal, la epidermis es uniestratificada con cutícula lisa y gruesa y células rectangulares ocasionalmente introducidas en el mesófilo, éste presentó un arreglo bifacial (Figs. 2A-C). Además, el mesófilo de la superficie adaxial tiene cristales clasificados como drusas, con una densidad de 6-10 drusas/ mm^2 ; los cuales se observaron tanto solitarios como agrupados. El mesófilo está com-

puesto de 2 a 4 estratos de parénquima en empalizada con cloroplastos. El parénquima esponjoso estuvo constituido de 6 a 8 estratos de células con presencia de espacios intercelulares. El parénquima en empalizada de las hojas del sitio S3 registró un mayor espesor ($78.37 \mu\text{m}$), mientras que en las de S1 y S2 el tamaño fue similar (Cuadro 2). Respecto al espesor del parénquima esponjoso, en las hojas de S2 tuvo mayor espesor ($76.90 \mu\text{m}$), mientras que el de menor se registró en las hojas de S1.

La vena media está conformada por un haz colateral en forma de arco hacia la superficie adaxial. La epidermis

Cuadro 2: Caracteres anatómicos mensurables de la hoja de *Malpighia mexicana* A. Juss. provenientes de tres sitios diferentes: S1: Malinalco, Estado de México, México; S2: Zumpahuacán, Estado de México, México y S3: Coatlán del Río, Morelos, México. Para cada carácter, los valores seguidos por la misma letra no difieren significativamente; mientras que los valores seguidos por letras diferentes, muestran diferencias significativas ($p<0.05$). F=significancia estadística y DE=desviación estándar.

Variable	S1	S2	S3	F
Media ± DE				
Espesor de la lámina (μm)	156.09±0.77a	205.12±1.45b	155.07±9.02a	1754.50
Espesor de la cutícula adaxial (μm)	5.36±0.23c	3.53±0.27a	4.49±0.25b	793.74
Espesor de la cutícula abaxial (μm)	2.51±0.28a	4.45±0.28c	3.51±0.19b	855.87
Largo de la célula epidérmica adaxial (μm)	27.79±9.65a	35.62±14.73b	38.36±13.35b	11.09
Ancho de la célula epidérmica adaxial (μm)	20.27±2.68a	24.74±5.92b	22.92±9.15ab	7.23
Largo de la célula epidérmica abaxial (μm)	22.12±5.95a	23.26±9.16a	22.83±11.86a	0.23
Ancho de la célula epidérmica abaxial (μm)	13.67±2.24b	17.56±2.74c	10.23±1.64a	158.77
Espesor del parénquima en empalizada (μm)	55.68±0.82a	56.25±2.60a	78.37±6.07b	679.15
Espesor del parénquima esponjoso (μm)	29.59±3.55a	76.90±1.47c	46.53±1.55b	6034.72
Largo de las células oclusivas (μm)	13.21±2.9b	16.42±0.05c	11.32±5.0a	426397.06
Ancho de las células oclusivas (μm)	15.12±3.4b	28.95±0.01c	12.16±4.9a	232349025
Densidad de cristales (μm)	6-10	8-10	10	0.24
Largo de las células epidérmicas vena media (μm)	31.88±0.54c	24.48±7.73b	21.36±4.57a	64.95
Ancho de las células epidérmicas vena media (μm)	23.17±0.49b	23.66±7.77b	18.56±3.66c	19.26
Diámetro tangencial de los vasos (μm)	20.72±7.35b	21.56±0.23b	18.58±0.20a	7.86
Espesor del floema (μm)	105.49±0.23a	106.36±0.24b	133.40±0.24c	269743.04
Densidad estomática (μm^2)	76a	92b	143c	738.56
Índice estomático (μm)	18.14a	18b	18.32c	0.13

tiene una capa de células rectangulares a ovadas de tamaño variable con cutícula lisa (Figs. 3A-C). Cabe resaltar que, independientemente del sitio de recolecta, no se observó parénquima en empalizada ni parénquima esponjoso. En las hojas de S3, por debajo de la epidermis, se observaron de 3 a 5 estratos de células de colénquima angular (Fig. 3C). El xilema se encontró dispuesto radialmente formado de 3 a 8 estratos de células, alternando una hilera de vasos con una de parénquima xilemático. Los sitios S1 y S2 presentaron los vasos con el mayor diámetro tangencial (20.72 y 21.56 μm , respectivamente) (Cuadro 2). El floema se encuentra en forma de arco, hacia la superficie adaxial, conformado por 10 a 14 estratos de células, cabe resaltar que en las hojas de S3 se registró el mayor espesor.

De forma adicional, se calculó el índice estomático, éste no presentó diferencias significativas entre sitios; sin

embargo, la densidad estomática fue diferente en los tres sitios. Las hojas del sitio S3 exhibieron la mayor cantidad de estomas con 143 mm^2 , mientras que las de los sitios S1 (76 mm^2) y S2 (92 mm^2) tienen la menor densidad, aunque éstos son más grandes (Cuadro 2).

Discusión

Interpretación taxonómica

La familia Malpighiaceae resulta difícil de estudiar debido a la variabilidad morfológica y sinonimia de sus especies (Gates, 1982; Anderson, 2001a, b). Por ejemplo, *Malpighia emarginata* tiene ocho sinónimos y *M. mexicana* tiene tres subespecies y una forma (TROPICOS, 2017). Los caracteres como la forma, longitud, ancho y pubescencia de la hoja se utilizan para identificar taxonómicamente las especies de la familia Malpighiaceae (Anderson, 1979).

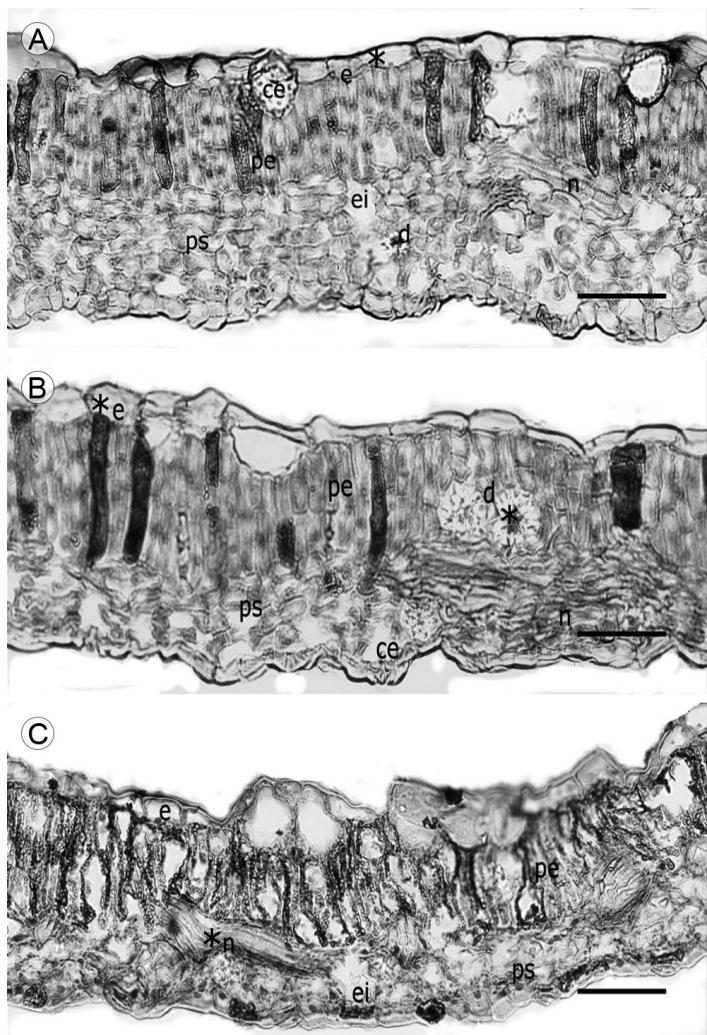


Figura 2: Corte transversal en hoja de *Malpighia mexicana* A. Juss.: A. Malinalco (S1); B. Zumpahuacán (S2); C. Morelos (S3): e=epidermis, d=drusas, pe=parénquima de empalizada, ps=parénquima esponjoso, ce=cámara estomática, ei=espacios intercelulares, n=nervadura. Escala=100 µm.

De acuerdo con los resultados obtenidos, *M. mexicana* presenta hojas hipoestomáticas con abundancia de tricomas en ambas superficies de la lámina, células epidérmicas alargadas y grandes, vena media en forma de arco y el mesófilo con un arreglo bifacial. Los caracteres con relevancia taxonómica son la presencia de tricomas unicelulares simples y ramificados en ambas superficies de la lámina, aunque la presencia de tricomas unicelulares simples se ha reportado en *M. emarginata*, pero éstos solo están presentes en la parte abaxial ([Laskowski, 2000](#)).

La epidermis uniestratificada presente en *M. mexicana* también ha sido observada en especies de los géneros *Banisteriopsis*, *Byrsonima* y *Heteropterys* ([Araújo-Silva et al., 2010](#)), por lo que ésta no presenta relevancia taxonómica. En cuanto al mesófilo dorsiventral, éste es propio de las eudicotiledóneas ([Arambarri et al., 2011](#)), dato que concuerda con lo reportado por [Attala \(1997\)](#); [Laskowski \(2000\)](#) y [Pereira \(2002\)](#) para la familia Malpighiaceae.

En este estudio se encontraron complejos estomáticos de tipo paracítico, al igual que lo reportado por [Araújo-Silva et al. \(2010\)](#), en 16 especies de la familia Malpighiaceae, lo que coincide con [Metcalfe y Chalk \(1979\)](#), quienes señalan que estos predominan en las malpigiáceas. Sin embargo, éstos no son exclusivos de las malpigiáceas, ya que han sido reportados en integrantes de otras familias, como Cactaceae ([Eggli, 1984](#)), Gesneriaceae ([Ramírez-Roa y Varela-Hernández \(2011\)](#)) y Fabaceae ([Montaño-Arias et al., 2018](#)), entre otras.

El índice estomático obtenido en *M. emarginata* es de 16% y los valores encontrados en este estudio para *M.*

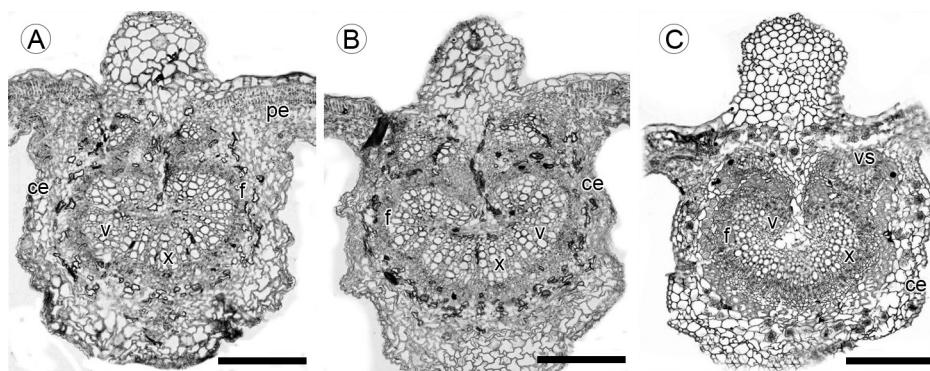


Figura 3: Corte transversal de la vena media de la hoja de *Malpighia mexicana* A. Juss: A. Malinalco (S1); B. Zumpahuacán (S2); C. Morelos (S3): x=xilema, ce=células epidérmicas, f=floema, pe=parénquima, v=vasos, vs=vena secundaria. Escala=200 µm.

mexicana son de 18%. [Schoch et al. \(1980\)](#) señalan que el índice estomático es una función del total de la radiación recibida y de las variaciones que ésta experimenta durante el desarrollo de la hoja. De acuerdo con [Leegod \(1993\)](#), existe un rango de 40 a 300 estomas/mm² en la parte abaxial de las hojas de plantas C₃; en consecuencia, esta característica no puede ser considerada con valor taxonómico por la amplitud del rango mencionado.

El haz vascular en forma de arco, el xilema dispuesto radialmente y la posición del floema en la vena media presentes en *M. mexicana* son caracteres considerados constantes en el género *Malpighia* por [Metcalfe y Chalk \(1979\)](#) y [Laskowski \(2000\)](#). Estos caracteres han sido reportados también en especies de *Lupinus* de la familia Leguminosae ([Zamora-Natera y Terrazas, 2012](#)), por su parte; [Araújo-Silva et al. \(2010\)](#) registraron la presencia de tejido vascular en forma de arco y presencia de floema en la médula de *Byrsonima*, excepto *B. coccobifolia* Kunth. En este estudio, el xilema y el floema se encuentran en forma de arco pero no se observó floema en la región medular de la vena media.

Interpretación ecoanatómica

Las hojas de los tres sitios presentaron características que corresponden con la estructura de tipo de hoja mesomórfica como mesófilo dorsiventral, abundancia de espacios intercelulares y estomas restringidos a la superficie abaxial. Además, se observaron caracteres xeromorfos como células del parénquima en empalizada largas y estrechas, presencia de cutícula gruesa en epidermis superior y estomas restringidos a la superficie abaxial ([Lindorf, 1994](#); [Araque et al., 2009](#)).

El análisis de los resultados muestra que *M. mexicana* conserva su estructura anatómica en las hojas de los tres sitios. No obstante, se observaron diferencias en algunos caracteres cuantitativos, como en el espesor de la lámina, cutícula y largo y ancho de las células epidérmicas; estas diferencias podrían deberse al sitio donde se desarrolla la especie, a un déficit hídrico y a altas temperaturas ([Laskowski, 2000](#)).

Las hojas de S3 presentaron mayor abundancia de tricomas; el sitio presenta la temperatura más alta, 22.2 °C ([CONAGUA, 2017](#)), lo que podría sugerir que la pubescencia surge como estrategia para mitigar las ondas de calor

([Molina-Montenegro y Cavieres, 2010](#)). En los S1 y S2 que presentan menor temperatura (20 °C y 18.2 °C, respectivamente), la densidad de tricomas de las hojas disminuyó, dato que concuerda con lo reportado por [Jiménez-Noriega et al. \(2015\)](#), quienes observaron un incremento en la densidad de tricomas en hojas de *Ribes ciliatum* conforme aumenta la temperatura del sitio donde se desarrollan.

De acuerdo con [Granada-Chacón y Benítez de Rojas \(2004\)](#), la presencia de una cutícula gruesa y células grandes con posible función de almacenamiento de agua son caracteres propios de especies caducifolias. *Malpighia mexicana* concuerda con estas características y es una especie caducifolia. Sin embargo, existe variación en el espesor de la cutícula de la hoja entre sitios, lo cual podría ser el resultado de la diferencia de humedad entre ellos. Por ejemplo, el S1 presenta una precipitación de 1375 mm y cutícula gruesa, mientras que en los S2 y S3 es más delgada con 1000 mm y 964 mm respectivamente ([CONAGUA, 2017](#)), lo que podría explicar el engrosamiento de la cutícula. Datos similares fueron reportados por [Araújo-Silva et al. \(2010\)](#), en especies que habitan climas secos (*Banisteriopsis anisandra*, *B. campestris*, *Byrsonima coccobifolia*, *B. basiloba*, *Heteropterys byrsonimifolia* y *H. anoptera*), donde observaron variación en el grosor de la cutícula. Según [Yeats y Rose \(2013\)](#), esta característica ejerce algún efecto sobre la resistencia estructural de las plantas; además, la cutícula es la línea de defensa de los vegetales ante los ataques de patógenos ([Agrios, 2010](#)).

La conformación del mesófilo bifacial y la combinación de características meso y xeromórficas es típica de plantas adaptadas a altas condiciones de luz y alta disponibilidad de agua ([Smith et al., 1997](#)), lo que indica que *M. mexicana* puede estar adaptada a esas condiciones. Las hojas de los sitios S1 y S2 mostraron una disminución en el espesor de la lámina a diferencia del otro sitio, esto puede deberse a que se localizan a mayor altitud y cuenta con una precipitación anual mayor ([Cuadro 1](#)), lo que coincide con lo señalado por [Zamora-Natera y Terrazas \(2012\)](#), quienes reportan que las especies de *Lupinus* que conviven y crecen a mayor altitud mostraron menor espesor de la lámina y del mesófilo, que las especies que crecen a menor altitud.

La presencia de parénquima esponjoso laxo observado en especies de las familias Asteraceae, Solanaceae y

Malpighiaceae (Ragonese, 1990; Milan et al., 2006; Araújo-Silva et al., 2010) se ha sugerido como un amortiguador en cambios bruscos de temperatura en el ciclo diario, además de proporcionar rigidez a la lámina foliar (Ely et al., 2005). *Malpighia mexicana* se caracteriza por tener varios estratos de células parenquimáticas en empalizada, condición que favorece la mayor producción de fotoasimilados y polisacáridos, que se puede reflejar en un mejor crecimiento vegetativo y reproductivo que ayude a la producción de un mayor número de frutos y de mayor calidad (Terashima et al., 2011; Rodríguez et al., 2016).

Por otro lado, Sack y Scoffoni (2013) reportan que el diámetro de los vasos del xilema podría ser crucial para aumentar la eficiencia hidráulica con relación a la altura del árbol y, por lo tanto, permitir un equilibrio en el suministro de agua. Las hojas provenientes del S3 fueron las que presentaron diámetros menores; además, fue el sitio con temperatura más baja lo que podría significar menores tasas de transpiración en la planta.

De igual forma, Engelbrecht et al. (2000) mencionan que las especies maderables que habitan regiones más húmedas registran diámetros y longitudes de los vasos mayores, en comparación con las que habitan ambientes secos. Esto coincide con lo observado en las hojas de *Malpighia mexicana* donde los individuos provenientes de sitios con mayor precipitación presentan vasos con diámetros mayores en la hoja, lo cual facilita un adecuado flujo de agua y nutrientes (Roth et al., 1986).

La presencia de cristales tipo drusas en los individuos de los tres sitios favorece el desarrollo de la planta. Según Nitta et al. (2006) las drusas ayudan a la reabsorción de calcio en condiciones de deficiencia, previenen toxicidad y dan soporte estructural. Finley (1999) señaló que estas sustancias son tóxicas y su acumulación es una forma de excreción que es aprovechada por la planta para prevenir el consumo por parte de los herbívoros, pues los cristales provocan irritación de las mucosas bucales en estos animales.

Conclusiones

La hoja de *Malpighia mexicana* conserva su estructura anatómica independientemente del sitio de colecta. Los caracteres taxonómicos que permiten identificarla son la disposición bifacial de los tricomas de tipo simple y ramificado y

la posición de floema en el nervio medio. Se registraron diferencias cuantitativas con respecto al espesor de la lámina y el mesófilo entre los sitios estudiados, diferencias que se deben a la altitud, precipitación y temperatura de los sitios.

Malpighia mexicana presenta una epidermis con células grandes y una mayor concentración de estomas en la superficie abaxial que la definen como una especie xeromórfica; sin embargo, muestra hojas dorsiventrales, espacios intercelulares en el mesófilo y ausencia de esclerénquima, que la caracterizan como mesomórfica. Por lo anterior, se puede concluir que *M. mexicana* es una especie mesomórfica, con caracteres xeromórficos que le ayudan adaptarse a variaciones en la precipitación y temperatura, por lo que podría ser una especie que tolere el cambio climático.

Contribución de autores

LYBL concibió y diseñó el estudio, realizó el trabajo de campo y el desarrollo experimental. SAMA, MRA, AGH y JALS realizaron los análisis e interpretación de los datos. LYBL redactó el manuscrito con ayuda de SAMA y GVS. Todos los autores contribuyeron con la discusión, revisión y aprobación del manuscrito final.

Financiamiento

El primer autor agradece al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada (501290) para realizar sus estudios de Doctorado, este estudio fue financiado por el fondo de investigación de la UAEM/3765/2014/CID de la Universidad Autónoma del Estado de México (UAEM), a través del proyecto titulado “Plantas vasculares del Estado de México: importancia económica, alimenticia, medicinal y ornamental”.

Agradecimientos

Al Laboratorio-orquidario de la Facultad de Ciencias Agrícolas de la Universidad Autónoma del Estado de México, por las facilidades otorgadas para la realización de este trabajo.

Literatura citada

- Agrios, G. N. 2010. Fitopatología: Plant pathology. Ed. Limusa. México, D.F., México. 838 pp.
- Anderson, C. 2001a. The identity of two water-dispersed species of *Heteropterys* (Malpighiaceae): *H. leona* and *H. platyptera*.

- ra. Contributions from the University of Michigan Herbarium 23: 35-47.
- Anderson, W. R. 1979. Floral conservatism in neotropical Malpighiaceae. *Biotropica* 11(3): 219-223. DOI: <https://doi.org/10.2307/2388042>
- Anderson, W. R. 2001b. Malpighiaceae. Flora of the Venezuelan Guayana 6: 82-185.
- Anderson, W. R. 2013. Origins of Mexican Malpighiaceae. *Acta Botanica Mexicana* 104: 107-156. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm104.2013.60>
- Arambarri, A. M., M. C. Novoa, N. D. Bayón, M. P. Hernández, M. N. Colares y C. Monti. 2011. Ecoanatomía foliar de árboles y arbustos de los distritos chaqueños occidental y serrano (Argentina). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 46(3-4): 251-270.
- Araque, O., R. E. Jaimez, C. Azócar, W. Espinoza y W. Tezara. 2009. Relaciones entre anatomía foliar, intercambio de gases y crecimiento en juveniles de cuatro especies forestales. *Interciencia* 34(10): 725-729.
- Araújo-Silva, J., A. A. Azevedo, L. C. Silva y R. M. Meira. 2010. Leaf anatomy as an additional taxonomy tool for 16 species of Malpighiaceae found in the Cerrado area (Brazil). *Plant Systematics and Evolution* 286(1-2): 117-131. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00606-010-0268-3>
- Attala, N. C. 1997. Fitografia e morfoanatomia de *Banisteriopsis anisandra* e *B. gardneriana* (Malpighiaceae): Estudo comparativo. Instituto de Ciencias Biológicas, Universidade de Brasília. Brasilia, Brasil. Pp. 100-135.
- Briceño, B., A. Azócar, M. Fariñas y F. Rada. 2000. Características anatómicas de dos especies de *Lupinus* L. de los Andes venezolanos. *Pittieria* 1: 21-35.
- Cañizares, A., M. E. Sanabria, D. A. Rodríguez y Y. Perozo. 2003. Características de los estomas, índice y densidad estomática de las hojas de lima Tahití (*Citrus latifolia* Tanaka) injertada sobre ocho patrones cítricos. *Revista Científica UDO Agrícola* 3(1): 59-64.
- Castañeda-Vildózola, A., O. Franco-Mora, J. C. R. Alemán, C. Ruiz-Montiel, J. Valdez-Carrasco y A. Equihua-Martínez. 2014. New distribution records of the small avocado seed weevil, *Conotrachelus perseae* Barber (Coleóptera: Curculionidae), in Mexico and notes on its biology. *The Coleopterists Bulletin* 69(2): 267-271. DOI: <https://doi.org/10.1649/0010-065X-69.2.267>
- Castro, M. M., H. F. Leitão-Filho y W. R. Monteiro. 1997. Utilização de estruturas secretoras na identificação dos gêneros de Asteraceae de uma vegetação de cerrado. *Revista Brasileira de Botânica* 20: 163-174.
- Chapolagh-Paridari, I., S. Gholamali-Jalali, A. Sonboli, M. Zarafs-har y P. Bruschi. 2013. Leaf macro and micro-morphological altitudinal variability of *Carpinus betulus* in the Hyrcanian forest (Iran). *Journal of Forestry Research* 24(2): 301-307. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11676-013-0353-x>
- CONAGUA. 2017. Datos contenidos en la base de datos climatológica. Comisión Nacional del Agua. www.smn.cna.gob.mx/climatologia/Diarios/20191.txt (consultado agosto de 2017).
- Davis, C. C y W. R. Anderson. 2010. A complete generic phylogeny of Malpighiaceae inferred from nucleotide sequence data and morphology. *American Journal of Botany* 97(12): 2031-2048. DOI: <https://doi.org/10.3732/ajb.1000146>
- Eggle, U. 1984. Stomatal types of Cactaceae. *Plant Systematics and Evolution* 146(3-4): 197-214. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00989546>
- Ely, F., F. Torres y J. Gaviria. 2005. Morfología y anatomía foliar de *Monochaetum meridense* (Melastomataceae). *Acta Botánica Venezolica* 28(2): 197-212.
- Engelbrecht, B. M. J., V. Velez y M. Tyree. 2000. Hydraulic conductance of two co-occurring Neotropical understory shrubs with different habitat preferences. *Annals of Forest Science* 57(3): 201-208. DOI: <https://doi.org/10.1051/forest:2000111>
- Espinoza-Velázquez, J., J. Valdés-Reyna y J. Alcalá-Rodríguez. 2012. Morfología y anatomía de radículas múltiples en plántulas de maíz derivadas de cariopsis con poliembrionía. *Polibotánica* 33: 207-221.
- Fank-de-Carvalho, S., M. Salete Marchioretto y S. Nair Bão. 2010. Anatomía foliar, morfología e aspectos ecológicos das espécies da família Amaranthaceae da Reserva Particular do Patrimônio Natural Cara Preta, em Alto Paraíso, Brasil. *Bio-Data Neotropica* 10(4): 77-86. DOI: <https://doi.org/10.1590/s1676-06032010000400011>
- Finley, D. S. 1999. Patterns of calcium oxalate crystals in young tropical leaves: a possible role as an anti-herbivory defense. *Revista de Biología Tropical* 47: 27-31.
- García, E. 1988. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen. Ed. Ofset Larios. México, D.F., México. 217 pp.

- Gates, B. 1982. *Banisteriopsis, Diplopterys* (Malpighiaceae). Flora Neotropica Monograph 30: 1-237.
- Granada-Chacón, W. A. y C. E. Benítez de Rojas. 2004. Anatomía foliar de cuatro especies de *Solanum* L. sección *Acanthopora* Dunal de Venezuela. Acta Científica Venezolana 55: 13-26.
- Herrera-Cárdenas, R., T. Terrazas y S. Loza-Cornejo. 2000. Anatomía comparada del tallo y de la raíz de las especies del género *Neoevansia* Marshall (Cactaceae). Boletín de la Sociedad Botánica de México 67: 5-16.
- INFOSTAT. 2017. Grupo InfoStat, versión 2017. Facultad de Ciencias Agropecuarias. Universidad Nacional de Córdoba. Córdoba, Argentina.
- Jiménez-Noriega, M. S., T. Terrazas y L. López-Mata. 2015. Variación morfo-anatómica de *Ribes ciliatum* a lo largo de un gradiente altitudinal en el norte de la Sierra Nevada, México. Botanical Sciences 93(1): 23-32. DOI: <https://doi.org/10.17129/botscli.131>
- Johansen, D. A. 1940. Plant Microtechnique. McGraw Hill. New York, USA. 523 pp.
- Laskowski, L. 2000. Características anatómicas de la hoja y el tallo del semeruco (*Malpighia emarginata* DC.) cultivado en dos localidades del Estado Lara. Bioagro 12(2): 33-40.
- Laskowski, L. y D. Bautista. 1999. Secuencia de aparición y características anatómicas de las raíces adventicias del semeruco bajo dos tratamientos de AIB. Bioagro 11(3): 88-96.
- Leegod, R. C. 1993. Carbon dioxide concentrating mechanisms. In: Lea, P. J., R. C. Leegod, J. Wiley y S. Chichester (eds.). Plant Biochemistry and Molecular Biology. Chichester, UK. Pp. 47-72.
- Lindorf, H. 1994. Eco-anatomical wood features of species from a very dry tropical forest. IAWA Journal 15(4): 361-376.
- Liscovsky, I. y M. T. Cosa. 2005. Comparative anatomy of leaf and stem in species of *Cestreae*. Gayana Botanica 62(1): 33-43. DOI: <https://doi.org/10.4067/S0717-66432005000100006>
- Maldonado-Peralta, M. A., G. García de los Santos, J. R. García Nava, T. Corona Torres, V. M. Cetina Alcalá y C. Ramírez Herrera. 2016. Calidad morfológica de frutos y endocarpios del naranche rojo (*Malpighia mexicana*), Malpighiaceae. Acta Botánica Mexicana 117: 37-46. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm117.2016.1166>
- Martín-Montiel, D. C., S. M. Pérez de Bianchi, A. Etcheverry, C. Camardelli, M. Alemán y T. Figueroa. 2012. Hábito de crecimiento y anatomía de la raíz en *Macroptilium erythroloma* y *Macroptilium bracteatum* (Fabaceae). Phyton 81: 215-220.
- Metcalfe C. R. y L. Chalk. 1979. Anatomy of the Dicotyledons: Systematic Anatomy of Leaf and Stem. Vol I. 2a ed. Clarendon Press, Oxford, UK. 1459 pp.
- Milan, P., A. H. Hayashi y B. Appezato-da-Glória. 2006. Comparative leaf morphology and anatomy of three Asteraceae species. Brazilian Archives of Biology and Technology 49(1): 135-144. DOI: <https://doi.org/10.1590/S1516-89132006000100016>
- Molina-Montenegro, M. A. y L. A. Cavieres. 2010. Variación altitudinal de los atributos morfo-fisiológicos en dos especies de plantas alto-andinas y sus implicancias contra la foto-inhibición. Gayana Botanica 67(1): 1-11. DOI: <https://doi.org/10.4067/s0717-66432010000100001>
- Montaño-Arias, S. A., S. L. Camargo-Ricalde y C. P. Pérez-Olvera. 2013. Ecoanatomía de los elementos de vaso de la madera de cinco especies del género *Mimosa* (Leguminosae-Mimosoideae). Botanical Sciences 91(1): 1-10. DOI: <https://doi.org/10.17129/botscli.398>
- Montaño-Arias, S. A., S. L. Camargo-Ricalde y R. Grether. 2018. Complejos estomáticos de veinticuatro taxa de *Mimosa* (Leguminosae) presentes en México. Acta Botanica Mexicana 122: 97-107. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm122.2018.1260>
- Morton, J. F. 1987. Barbados Cherry. In: Fruits of warm climates. Creative Resource Systems. Miami, USA. Pp. 204-207.
- Nitta, I., A. Kida, Y. Fujibayashi, H. Katayama y Y. Sugimura. 2006. Calcium carbonate deposition in a cell wall sac formed in mulberry idioblasts. Protoplasma 228(4): 201-208. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00709-006-0182-2>
- Pereira, K. B. D. 2002. Micropropagacão e estudo morfo-anatómico do endocarpo, semente e plântula de *Byrsonima basiloba* Juss. Dissertacão (Mestrado). Instituto de Ciências Biológicas, Universidade de Brasília. Brasília, Brasil. 103 pp.
- Ragonese, A. 1990. Caracteres xeromorfos foliares de *Nassauvia lagascae* (Compositae). Darwiniana 30(1/4): 1-10.
- Ramírez-Roa, A. y G. Varela-Hernández. 2011. Características anatómicas de hoja y flor con importancia taxonómica para la delimitación de cuatro especies en el género *Moussonia* (Gesneriaceae). Annals of the Missouri Botanical Garden 98: 413-429. DOI: <https://doi.org/10.3417/2005150>

- Rebollar, S., A. Quintanar y C. P. Pérez-Olvera. 1994. Estudio anatómico de la madera de *Psidium sartorianum* (Myrtaceae) y *Cordia gerascanthus* (Boraginaceae). *Acta Botánica Mexicana* 27: 89-97. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm27.1994.712>
- Rodríguez, L. A., F. Guevara, H. Gómez y M. Fonseca. 2016. Anatomía foliar relacionada con la ruta fotosintética en árboles de café (*Coffea arabica* L., var. Caturra Rojo) expuestos a diferentes niveles de radiación solar en la Sierra Maestra, Granma, Cuba. *Acta Agronómica* 65(3): 248-254. DOI: <https://doi.org/10.15446/acag.v65n3.46731>
- Roth, I., T. Merida y H. Lindorf. 1986. Morfología y anatomía foliar de plantas de la Selva Nublada de Rancho Grande. Parque Nacional Henry Pittier. El ambiente físico, ecología general y anatomía vegetal. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana. Caracas, Venezuela. Pp. 205-240.
- Ruzin, S. E. 1999. *Plant Microtechnique and Microscopy*. University Oxford. Vol. 1. New York, USA. 332 pp.
- Rzedowski, J. 2006. *Vegetación de México*. Limusa. México, D.F., México. 417 pp.
- Sack, L. y C. Scoffoni. 2013. Leaf venation: Structure, function, development, evolution, ecology and applications in the past, present and future. *New Phytologist* 198(4): 983-1000. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.12253>
- Schoch, P. G., C. Zinsou y M. Sibi. 1980. Dependence of the stomatal index on environmental factors during stomatal differentiation in leaves of *Vigna sinensis* L. *Journal of Experimental Botany* 31(124): 1211-1216.
- Siddique, S. A. y R. Ahmad. 1977. Epidermal studies of some Malpighiaceae. *Plant Science* 9: 37-39.
- Smith, W. K., T. C. Vogelmann, E. H. De Lucia, D. T. Bell y A. Shepherd. 1997. Leaf form and photosynthesis. *BioScience* 47(11): 785-793.
- Terashima, I., Y. T. Hanba, D. Tholen y Ü. Niinemets. 2011. Leaf functional anatomy in relation to photosynthesis. *Plant Physiology* 155(1): 108-116. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.110.165472>
- Torres, A. J. y M. Ch. Sanabria. 2011. Efecto del ambiente de desarrollo sobre la anatomía foliar de *Cattleya jenmanii* Rolfe y *C. lueddemanniana* Rchb. f. (Orchidaceae). *Acta Botánica Venezolica* 34(1): 199-214.
- TROPICOS. 2017. Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. <http://www.tropicos.org> (consultado agosto de 2017).
- Vega, A. S., M. A. Castro y W. R. Anderson. 2002. Occurrence and phylogenetic significance of latex in the Malpighiaceae. *American Journal of Botany* 89(11): 1725-1729.
- Villaseñor, J. L. 2010. El bosque húmedo de montaña en México y sus plantas vasculares: catálogo florístico-taxonómico. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México. Pp. 28-40.
- Villaseñor, J. L. 2016. Checklist of the native vascular plants of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 87(3): 559-902. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2016.06.017>
- Yeats, T. H. y J. K. C. Rose. 2013. The formation and function of plant cuticles. *Plant Physiology* 163(1): 5-20. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.113.222737>
- Zamora-Natera, J. F. y T. Terrazas. 2012. Anatomía foliar y del pecíolo de cuatro especies de *Lupinus* (Fabaceae). *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83(3): 687-697. DOI: <https://doi.org/10.7550/rmb.27264>