

**CONTRIBUCIÓN A LA TAXONOMÍA
DE ESPECIES MEXICANAS DE
Colubrina (Rhamnaceae) BASADAS EN
LA ARQUITECTURA FOLIAR Y LAS
SUPERFICIES EPIDÉRMICAS DE LAS
HOJAS**

**CONTRIBUTION TO THE TAXONOMY
OF MEXICAN SPECIES OF *Colubrina*
(Rhamnaceae) BASED ON LEAF
ARCHITECTURE AND EPIDERMAL
SURFACES**

Jorge Cruz, C.Y., R. Fernández Nava y M.L. Arreguín Sánchez

CONTRIBUCIÓN A LA TAXONOMÍA DE ESPECIES MEXICANAS DE *Colubrina*
(Rhamnaceae) BASADAS EN LA ARQUITECTURA FOLIAR Y LAS SUPERFICIES
EPIDÉRMICAS DE LAS HOJAS

CONTRIBUTION TO THE TAXONOMY OF MEXICAN SPECIES OF *Colubrina*
(Rhamnaceae) BASED ON LEAF ARCHITECTURE AND EPIDERMAL SURFACES



Contribución a la taxonomía de especies mexicanas de *Colubrina* (Rhamnaceae) basadas en la arquitectura foliar y las superficies epidérmicas de las hojas

Contribution to the taxonomy of mexican species of *Colubrina* (Rhamnaceae) based on leaf architecture and epidermal surfaces

Coral Yamileth Jorge Cruz,
Rafael Fernández Nava,
María de la Luz Arreguín Sánchez

CONTRIBUCIÓN A LA
TAXONOMÍA DE ESPECIES
MEXICANAS DE *Colubrina*
(Rhamnaceae) BASADAS EN
LA ARQUITECTURA
FOLIAR Y LAS
SUPERFICIES
EPIDÉRMICAS DE LAS
HOJAS

CONTRIBUTION TO THE
TAXONOMY OF MEXICAN
SPECIES OF *Colubrina*
(Rhamnaceae) BASED ON
LEAF ARCHITECTURE AND
EPIDERMAL SURFACES

POLIBOTÁNICA

Instituto Politécnico Nacional

Núm. 59: 15-41. Enero 2025

DOI:
10.18387/polibotanica.59.2

Coral Yamileth Jorge-Cruz
Rafael Fernández-Nava¹ <https://orcid.org/0000-0001-5636-7109>
María de la Luz Arreguín-Sánchez¹

Autora de correspondencia: luzma1950ipn@gmail.com

Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Departamento de Botánica, Instituto Politécnico Nacional, Plan de Ayala y Prolongación Carpio, Col. Santo Tomás, Ciudad de México 11340. ¹ Becarios de COFAA del IPN.

RESUMEN: Se describió la arquitectura foliar y las superficies epidérmicas de la lámina foliar de nueve especies de *Colubrina* distribuidas de forma natural en México, las cuales pertenecen a dos subgéneros y tres secciones: subgénero *Colubrina* se incluyen las especies *C. arborescens* (Sección *Colubrina*); *C. elliptica*, *C. heteroneura*, *C. johnstonii* y *C. viridis* (Sección *Cowania*); así como *C. ehrenbergii* y *C. triflora* (Sección *Barcena*). Por otro lado, el Subgénero *Serrataria*, comprende a *C. californica* y *C. celtidifolia*. La diferenciación de los taxones se realizó considerando diversos caracteres, como los tipos de venación, la ramificación o no del primer par de venas secundarias inferiores, número de venas secundarias en la superficie foliar, ausencia o presencia de tricomas, tipos de los mismos, con base radial de células epidérmicas modificada o sin ellas, presencia o ausencia de glándulas en la lámina foliar, contorno de las paredes de las células epidérmicas (rectas u onduladas), ausencia o existencia de venas libres en las venas de tercera y cuarta categoría, así como los tipos de estomas.

Se incluyó una clave dicotómica y un análisis de agrupamiento utilizando el método UPGMA, índice de similitud de Jaccard, junto con su respectivo dendrograma, con el cual se identificaron tres grupos principales: el primero con las especies de las secciones *Cowania* y *Barcena*; el segundo concentra a *C. arborescens* de la sección *Colubrina* junto con las nueve especies del Subgénero *Serrataria* y el tercero separa a las especies del subgénero *Serrataria* en dos subgrupos según el patrón de venación. La presencia de *C. arborescens* en el segundo grupo se atribuyó a las diferencias observadas en los especímenes del sur de México, en comparación con los taxones del Caribe, lo que indica que los ejemplares de la República Mexicana son un taxón diferente. Las especies del subgénero *Serrataria* no presentan glándulas en los dientes, lo cual es un carácter fundamental mencionado en la literatura y las protuberancias de los dientes se deben a la penetración de una vena secundaria o terciaria dentro de los mismos. Esto sugiere la necesidad de una redescrición o reubicación de este subgénero.

Palabras clave: Subgénero *Serrataria*, Subgénero *Colubrina*, tipos de venación, tricomas, glándulas.

ABSTRACT: The leaf architecture and epidermal surfaces of the leaf blade of nine species of *Colubrina* species naturally distributed in Mexico were described. They belong to two subgenera and three sections: the subgenus *Colubrina* includes the species *C. arborescens* (Section *Colubrina*); *C. elliptica*, *C. heteroneura*, *C. johnstonii* and *C. viridis* (Section *Cowania*); as well as *C. ehrenbergii* and *C. triflora* (Section *Barcena*). On the other hand, the subgenus *Serrataria* includes *C. californica* and *C. celtidifolia*. The taxa were separated by characters such as venation types, branching or not of the first pair of lower secondary veins, number of secondary veins on the leaf surface, absent

or present trichomes, with modified epidermal cell radial base or without radial base of epidermal cells, presence or absence of glands in the leaf blade, contour of the epidermal cell walls (straight or wavy), presence or absence of free veins in the third and fourth category veins, as well as the types of stomata.

A dichotomous key and a clustering analysis using the UPGMA method, Jaccard's similarity index, together with its respective dendrogram, were included, with which three main groups were identified: the first with the species of *Cowania* and *Barcena* sections; the second groups with *C. arborescens* of the *Colubrina* section together with the nine species of the *Serrataria* subgenus; and the third separates the species of the subgenus *Serrataria* into two subgroups according to the venation pattern. The presence of *C. arborescens* in the second group was attributed to the differences observed in the specimens from southern Mexico, compared to the Caribbean taxa, indicating that the specimens from the Mexican Republic are a different taxon or belong to another section of the subgenus *Colubrina*. The species of the subgenus *Serrataria* do not have glands on the teeth, which is a fundamental character mentioned in the literature and the protuberances of the teeth are due to the penetration of a secondary or tertiary vein inside them. This suggests the need for a redescription or relocation of this subgenus.

Key words: Subgenus *Serrataria*, Subgenus *Colubrina*, venation types, trichomes, glands.

INTRODUCCIÓN

El género *Colubrina* Rich. ex Brong, perteneciente a la familia Rhamnaceae Juss., comprende aproximadamente 30 especies distribuidas en diversas regiones tropicales y subtropicales, con una notable presencia en México donde se concentra el 70% de los taxones conocidos. La distribución abarca también otras áreas de América, Asia y Australia, manifestando una adaptabilidad ecológica que le permite colonizar desde matorrales xerófilos hasta bosques de pino y encinos (Fernández-Nava, 1993 p.90). La variabilidad morfológica y ecológica del género son retos para entender la taxonomía y evolución del mismo, especialmente en el contexto donde la delimitación de especies y subgéneros sigue siendo un desafío. La familia Rhamnaceae ha sido estudiada desde el punto de vista taxonómico-florístico como lo muestran las investigaciones de Standley (1923); Johnston., (1963, 1969 y 1971); Wiggins (1964, 1980); Martínez, (1979), (Fernández_Nava (1993, 1996, 2010), (Pool (2015) y (Nesom, 2013, 2023a, 2023b).

En el ámbito de la anatomía y arquitectura foliar de la familia, destacan los trabajos de Meyer y Meola (1978); Schirarend (1991); Colares y Arambarri (2008); Shisode y Patil (2011); y Hernández-Peñaloza *et al.* (2021), quienes han aportado información valiosa para la comprensión de la variabilidad estructural de varios géneros de Rhamnaceae. Así también, Fernández-Nava, *et al.* (2024) caracterizaron algunas especies de *Colubrina* sección *Serrataria* a través de la arquitectura foliar y superficies epidérmicas como apoyo a la taxonomía del grupo. En cuanto a la parte etnobotánica de *Colubrina* se destacan en Fernandez-Nava (2010).

En la historia de la taxonomía de *Colubrina*, los géneros afines son *Cormonema* Reissek ex Endlicher e *Hybosperma* Urb., que han sido objeto de debate y finalmente Johnston (1971, p. 7), los incorporó al género *Colubrina*, este mismo autor realizó el estudio monográfico que identificó dos subgéneros: *Colubrina*, que incluyó las secciones *Barcena*, *Cowania*, *Colubrina* y *Capuronia* (esta última no presente en México) y *Serrataria* que no se subdivide en secciones.

Esta clasificación, aunque ampliamente aceptada, en los últimos años sugiere la necesidad de reevaluar los caracteres utilizados para distinguir los taxones dentro del género (Fernández-Nava *et al.*, 2024). En este contexto, la presente investigación se enfocó en la arquitectura foliar y las superficies epidérmicas de las láminas foliares como herramientas para la diferenciación taxonómica de *Colubrina*. El estudio se realizó en nueve especies mexicanas, cuyas características morfológicas fueron comparadas con los otros siete taxones previamente analizados por Fernández-Nava *et al.* (2024). El propósito de este trabajo fue identificar caracteres distintivos que permitan una mejor delimitación de los taxones y evaluar la validez de la circunscripción actual de los subgéneros y secciones propuestos por Johnston (1971).

MATERIALES Y MÉTODO

El material vegetal utilizado para el estudio se encuentra depositado en los Herbarios de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional (ENCB) y además se examinaron especímenes del Herbario del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (MEXU). La identificación de los taxones fue confirmada por el Dr. Rafael Fernández Nava, especialista en Rhamnaceae. Las muestras de las exsicatas estudiadas fueron:

- 1.- *C. arborescens* (Mill.) Sarg., C. Chan 6061 (ENCB); O. Téllez 1230 (ENCB); E. Ventura y E López 1654 (ENCB).
- 2.- *C. californica* (Miller) Sarg., A. Carter, 4903 (MEXU).
- 3.- *C. celtidifolia* Cham. & Schlecht., A. Gómez-Pompa 743 (MEXU); J. C. Soto Núñez 9371 (MEXU).
- 4.- *C. ehrenbergii* Schlecht., S. Zamudio 2382 (ENCB); L. González-Quintero 3578 (ENCB); J. Rzewdoski 5379 (ENCB).
5. - *C. elliptica* (Swartz) Brizicky & Stern. L. González 2556 (ENCB); D. E. Beedlove 1404 (ENCB); H. Puig 2917 (ENCB).
6. - *C. heteroneura* (Griseb.) Standley, W. R. Anderson 12712 (ENCB); C. Davidson 7650 (ENCB); F. Ventura A. 15684 (ENCB).
7. - *C. johnstonii* Wendt, C. Chan, 6061. (ENCB); O. Téllez, 1230 (ENCB); T. Wendt, 2535. (ENCB).
- 8.- *C. triflora* Brongn., V.W. Steiiman 1877 (ENCB); S. Zamudio y E. Pérez 7558 (ENCB).
- 9.- *C. viridis* (M. E. Jones) M. C. Johnston, J. M. Alcocer s.n. (ENCB); Pinkava *et al.* 21674 (ENCB); C. L. Díaz 2251 (ENCB).

De cada espécimen se tomaron cuatro hojas plenamente desarrolladas ubicadas entre el tercero y quinto nudo de las ramas montadas en las muestras de herbario y de preferencia, de tres ejemplares de cada especie. En algunos de estos taxones las hojas se encuentran pegadas a las cartulinas y no fue posible extraer muestras o bien, ciertas especies están poco representadas en los herbarios y su distribución es muy específica, lo que explica la poca representación en las colecciones como *C. californica* y *C. stricta* de las que se tomaron una muestra y con *C. celtidifolia*, fueron dos especímenes. Una vez que se obtuvieron las muestras para la observación de la arquitectura y anatomía foliar de las especies mexicanas de *Colubrina* se utilizaron dos técnicas para transparentar las láminas foliares, la de Aguirre-Claverán y Arreguín-Sánchez (1988, p. 11) y la de Sheffy y Potter (1969) tomada de Dilcher (1974, p.60), las cuales se describen con detalle en Fernández-Nava *et al.* (2024).

En el caso de *Colubrina arborescens* que presentaron glóbulos en la superficie foliar que se apreciaron en el material diafanizado aun sin teñir en el microscopio óptico, en estas preparaciones se colocaron dos gotas de Sudán IV y se dejó actuar por 15 minutos, los glóbulos se colorearon debido a que este reactivo se caracteriza por teñir en tonalidades de rojo los lípidos. La densidad de los tricomas en todos los taxones se consideró contando el número de los mismos en un 1 mm² y la densidad estomática se calculó según (Colares y Arambarri, 2008. p. 570). La modificación de la base de los tricomas se explica e ilustra en (Fernández-Nava, 2024 p. 7). En las medidas del largo de los pelos no se incluyen las células epidérmicas modificadas en caso de presentarse.

Para las descripciones de la arquitectura foliar y de las superficies epidérmicas de la lámina se tomaron en consideración los trabajos de Hickey (1973, 1974), Dilcher (1974), (Hickey y Wolfe (1975) y Ash *et al.* (1999). Para la epidermis foliar se consideraron los criterios de Gola, Negri, y Cappelletti (1965); Dilcher (1974); Cortés (1982) y Azcárraga *et al.* (2010). Los caracteres que se tomaron en consideración se muestran en la Tabla 1.

Tabla 1. Caracteres exomorfológicos de arquitectura foliar y de la epidermis foliar.
Table 1. Exomorphological characteristics of leaf architecture and leaf epidermis.

Caracteres	Descripción
Caracteres morfológicos y de arquitectura foliar	Tipos de hojas: simples o compuestas
	Simetría
	Forma de la lámina foliar
	Medidas de largo y ancho de la lámina foliar.
	Ápice
	Base
	Textura
	Margen
	Presencia o ausencia de glándulas
	Largo del peciolo
	Tipo de arquitectura foliar
	Venas de primera, segunda, tercera y cuarta categoría.
	Caracteres de Epidermis Foliar
Largo de los tricomas	
Base de tricomas: con o sin base radial de células epidérmicas	
Densidad de los tricomas por mm ²	
Forma de células epidérmicas (superficie adaxial y abaxial)	
Tipos de paredes (contorno): rectas, onduladas	
Tipos de estomas.	
Tamaño de los estomas longitud y ancho	
Densidad estomática	

Para estas descripciones se tomaron como base los trabajos de Dilcher (1974); Ash et al. (1999); Johnston (1971); Wendt (1983); Fernández-Nava (1993). El dato de la textura de la lámina foliar se tomó de las descripciones de las especies y en algunas etiquetas de herbario se cita esta información, además, al realizar la diafanización de las láminas foliares de consistencia membranacea tardan menor tiempo en transparentarse con el hipoclorito de sodio al 30%, en algunas solo basta incluirlas en el reactivo para que se aclaren en seguida. Las hojas coriáceas o subcoriáceas tardan algunos minutos en transparentarse, así que el tiempo es variable y la técnica indica que una vez que se aclaren las láminas foliares, hay que sacarlas y colocarlas en agua sin especificar un tiempo determinado. Para las observaciones de la arquitectura foliar se examinaron bajo el microscopio estereoscópico American Optical y las superficies epidérmicas en el microscopio óptico binocular Zeiss. La toma de fotomicrografías se llevó a cabo con una cámara digital Samsung Hmx-e10 con 8 megapíxeles.

Se elaboró una base de datos en Excel para obtener la matriz de los caracteres de las especies para realizar el análisis de agrupamiento por el método UPGMA, utilizando el índice de similitud de Jaccard a través del programa estadístico Past 4.3 (Hammer *et al.*, 2001) y el posterior dendograma. Se colocaron en las filas las especies y en las columnas los caracteres.

RESULTADOS

Se describió la arquitectura foliar y las superficies epidérmicas de nueve especies de *Colubrina* que se organizaron en orden alfabético de las especies.

1.- *Colubrina arborescens* (Mill.) Sarg. (Lámina 1).

Hojas simples, simétricas, ovado-oblongas a oblongo-obovado u oblongo de 4 a 15 cm de largo a 2 a 9 cm de ancho, ápice agudo a corto acuminado, base acuminada a redondeada o cordiforme, lámina membranacea a subcoriacea, margen entero (Fig. 1A, 1B), glándulas circulares u ovadas, oscuras distribuidas en la superficie abaxial (Figs. 1E, 1F). Peciolo de 5 a 30 mm de largo y 1 a 2 mm de diámetro (Fig. 1A). Vena primaria pinnada de curso recto (Figs. 1A, 1B) las de segunda

categoría craspedódromas con 3 a 4 venas libres de cada lado y con el par de venas inferiores no ramificadas (Figs. 1A, 1B), las terciarias opuestas percurrentes (Fig. 1C) y las de cuarta categoría reticuladas sin venas libres incluidas (Figs. 1C, 1D).

Epidermis en vista superficial. Células epidérmicas adaxiales y abaxiales isodiamétricas de forma pentagonal con paredes de contorno recto (1H, 1I), con glóbulos de lípidos que se detectaron con sudán IV que es un colorante que pone de manifiesto la presencia de grasas (Fig. 1H). Estomas anomocíticos, en la superficie de la epidermis adaxial de 29 a 24 μm de largo y ancho respectivamente, densidad estomática de 26 estomas/ mm^2 en promedio, los estomas en la superficie abaxial de 26.1 a 17.3 μm de largo y ancho, densidad estomática en promedio de 26 estomas/ mm^2 (Fig. 1I). Tricomas unicelulares eglandulares, en promedio de 25.3 μm de largo, base radial de células epidérmicas modificadas (Fig. 1G) distribuidos en toda la superficie, aunque predominan en la vena central, la densidad promedio fue de 21 tricomas/ mm^2

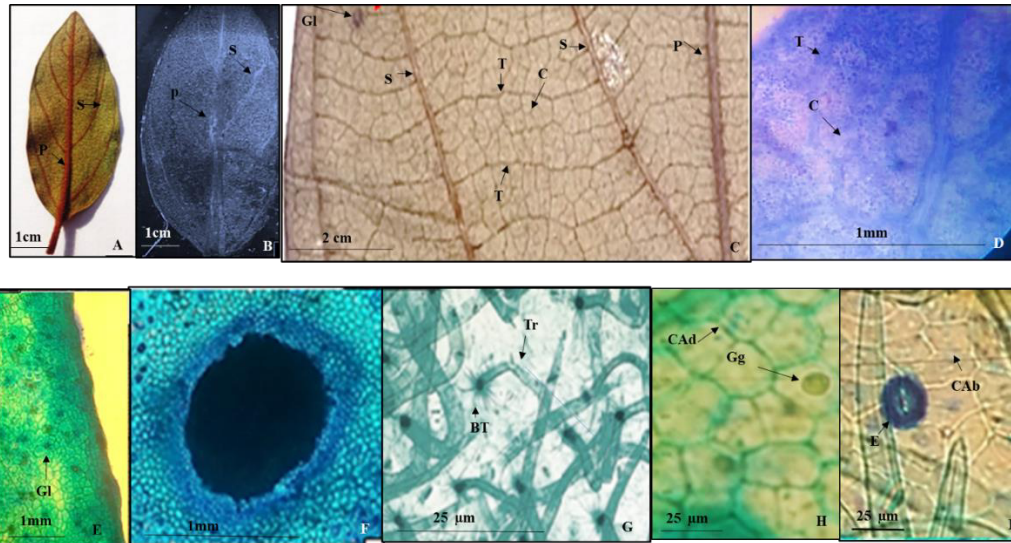


Lámina 1. *Colubrina arborescens*. A.- Lámina foliar del herbario. B.- Lámina foliar diafanizada con vena de primera y las de segunda categoría. C.- Vena de primera, segunda, tercera y cuarta categoría. D.- Detalle de venas reticuladas de tercera y cuarta jerarquía. E.- Glándulas en la superficie abaxial de la lámina foliar. F.- Detalle de una glándula. G.- Tricomas con base radial de células epidérmicas modificadas. H.- Células de la superficie adaxial isodiamétricas con paredes rectas con gotas de lípidos comprobado con Sudan IV (Gg). I.- Células epidérmicas de la superficie abaxial isodiamétricas con paredes rectas y estomas anomocíticos. **Referencias:** P vena de primera categoría. S venas de segunda categoría. T venas de tercera categoría. C venas de cuarta categoría. Tr tricoma. BT base del tricoma. Gl glándula. Gg glóbulo de grasa. CAAd células epidérmicas de la superficie adaxial. CAAb células epidérmicas de la superficie abaxial. E estoma

Plate 1. *Colubrina arborescens*. A. Leaf lamina taken from herbarium specimens. B. Diaphanized leaf lamina showing first-order and second-order veins. C. - First, second, third and fourth category vein. D. Detail of reticulated third-order and fourth-order veins. E. Glands on the surface of the leaf lamina. F. Detail of a gland abaxial. G. Trichomes trichomes with radial base of modified epidermal cells. H. Adaxial surface cells with straight isodiametric walls and lipid droplets confirmed with Sudan IV (Gg). I. Epidermal cells of the abaxial surface with straight isodiametric walls and anomocytic stomata. **References:** P first-order veins. S second-order veins. T third-order veins. C fourth-order veins. Tr trichome. BT trichome base. Gl gland. Gg: lipid globule. CAAd adaxial surface cells. CAAb abaxial surface cells. E stoma.

2.- *Colubrina californica* I. M. Johnston (Lámina 2).

Hojas simples, simétricas, oblongas a obovadas a veces ovado-oblongas, de 1.2 a 3 cm de largo y 0.5 a 1.5 cm de ancho, ápice redondeado a emarginado, base redondeada a anchamente cuneada, con textura membranácea a subcoriácea, margen entero o con 2 a 6 pequeños dientes a cada lado distribuidos de la mitad de la lámina foliar hacia el ápice, sin glándulas en la lámina foliar (Figs. 2A, 2B). Pecíolo de 1 a 5 mm de largo y 1 a 2 mm de diámetro (Fig. 2A). Vena de primera categoría pinnada de curso recto, las de segunda categoría, broquidódroma formando 3 a 4 arcos en ambos lados de la superficie foliar, que no llegan al margen de la hoja (Figs. 2B, 2C), el par basal se ramifica (Fig. 2B) y el par de venas superiores apicales se enrollan formando dos arcos (Fig. 2B, 2D), las de tercera categoría opuestas percurrentes (Fig. 2E), las de cuarta categoría reticuladas, sin venas libres incluidas (Fig. 2E).

Epidermis en vista superficial. Células epidérmicas de la superficie adaxial y abaxial isodiamétricas, de forma pentagonal con paredes de contorno recto (Fig. 2F, 2G). Estomas anomocíticos, en la superficie de la epidermis adaxial de $28.4 \times 21.1 \mu\text{m}$ de largo y ancho, con densidad estomática de 15 estomas/ mm^2 y en la abaxial de $28.4 \times 21.1 \mu\text{m}$ de largo y ancho, con densidad estomática de 25 estomas/ mm^2 (Fig. 2I). Tricomas adaxiales unicelulares eglandulares, con base radial de células epidérmicas modificadas, en promedio de $29.8 \mu\text{m}$ de largo, densidad promedio de 129 tricomas/ mm^2 , los abaxiales densos de $32 \mu\text{m}$ de largo con 314 tricomas/ mm^2 , (Figs. 2F, 2H).

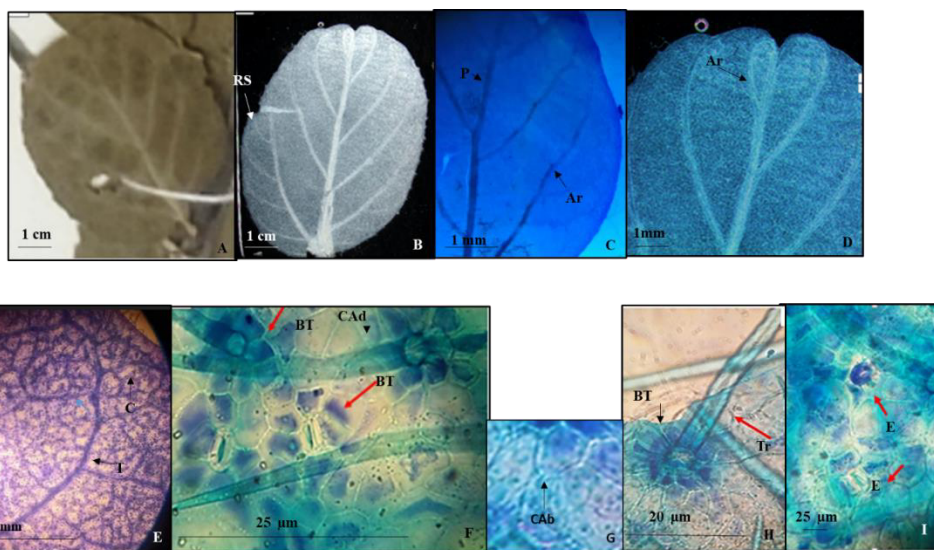


Lámina 2. *Colubrina californica*. A.- Lámina foliar del ejemplar de herbario. B.- Lámina foliar diafanizada mostrando las vena de primera categoría pinnada y el par inferior de venas secundarias con ramificaciones libres. C.- Arco de venas secundarias. D.- Arcos apicales. E.- Venas de tercera categoría opuestas percurrentes, las de cuarta categoría reticuladas sin venas libres incluidas. F.- Tricomas con base radial de células epidérmicas modificadas y células de la superficie adaxial. G.- Detalle de las células epidérmicas abaxiales (CAB). H.- Base de un tricoma con células epidérmicas modificadas. I.- Estomas anomocíticos. Referencias: P vena de primera categoría. S vena de segunda categoría. T vena de tercera categoría. C vena de cuarta categoría. Arcos (Ar). RS ramificación de venas de segunda categoría. Tr tricoma. BT base del tricoma. CAd células de la superficie adaxial. CAB células de la superficie abaxial. E estoma.

Plate 2. *Colubrina californica*. A. - Leaf blade from the herbarium specimen. B. - Cleared leaf blade showing the pinnate first category veins and the lower pair of secondary veins with free branching. C. - Arch of secondary veins. D. - Apical arches. E. - Opposite percurrent third-category veins, those of the fourth category reticulated without free veins included. F. - Trichomes radial base of modified epidermal cells and cells of the adaxial surface (BT). G. - Detail of the abaxial epidermal cells (CAB). H. - Trichome with radial base of modified epidermal cells (BT). I. - Anomocytic stomata. References: P first-category vein. S second-category vein. T third-category vein. C fourth-category vein. Arches (Ar). RS branching of second-category veins. Tr trichome. BT base of the trichome. CAd cells of the adaxial surface. CAB cells of the abaxial surface. E stoma.

3.- *Colubrina celtidifolia* (Cham. & Schlecht.) Schlecht. (Lámina 3).

Hojas simples, simétricas, anchas a estrechamente ovadas a lanceoladas de 7 a 14 cm de largo y 3 a 8 cm de ancho, ápice corto acuminado, base redondeada a veces levemente cordada, textura membranácea (Figs. 3A, 3B), margen de la lámina foliar con 60 a 80 dientes diminutos sin glándulas (Fig. 3D). Pecíolo de 7 a 15 mm de largo y 1 a 2 mm de diámetro. Venas de primera categoría acródroma basal imperfecta, con tres venas (Fig. 3B), las dos nervaduras externas se ramifican formando arcos (Figs. 3B, 3C) y en el margen se diferencia una vena que alimenta a cada diente (Fig. 3D) las de segunda categoría cruzan entre las venas primarias anastomosándose (3C) y las de tercera poligonales reticuladas, con o sin venas libres ramificadas (Fig. 3E, 3F).

Epidermis en vista superficial. Células epidérmicas adaxiales isodiamétricas de forma pentagonal con paredes de contorno recto (Fig. 3G), las abaxiales isodiamétricas, poligonales irregulares con paredes de contorno recto (Fig. 3I). Estomas en la superficie adaxial ausentes, los abaxiales anomocíticos de 21.1 a 18 μm de largo y ancho respectivamente (Fig. 3I), densidad estomática de 28/mm². Tricomas adaxiales y abaxiales unicelulares eglandulares con la base radiada de células epidérmicas modificadas de 14.7 μm de largo, con densidad de 4/mm², los abaxiales de 16.8 μm de largo con densidad de 18/mm² en ambos casos distribuidos en toda la superficie (Fig. 3H).

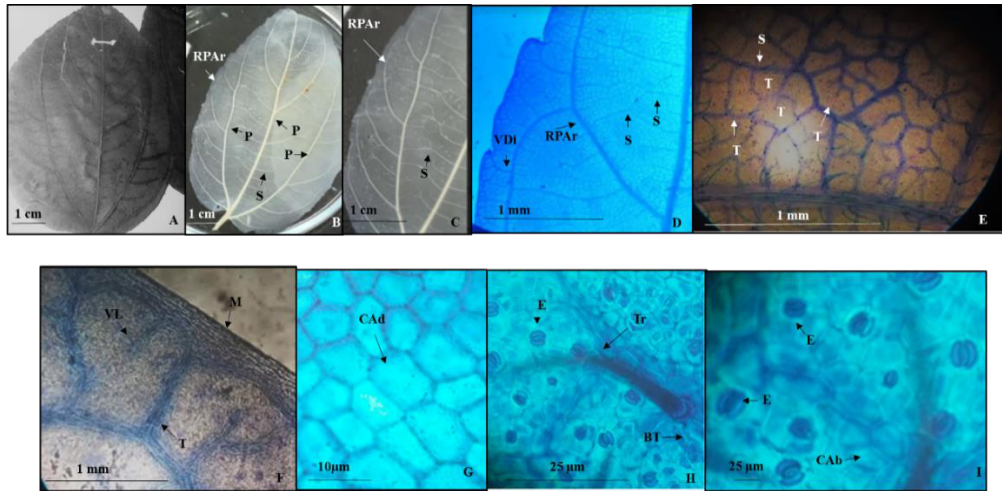


Lámina 3. *Colubrina celtidifolia*. A.- Lámina foliar del ejemplar de herbario. B.- Lámina foliar diafanizada mostrando las tres venas de primera categoría, las dos externas formando arcos. C.- Detalles de las ramificaciones formando arcos. D.- Arco de la ramificación de la vena primaria de donde deriva una vena libre que penetra al pequeño diente marginal. E.- Venas de segunda y tercera categoría, estas últimas sin venas o con venas libres ramificadas. F.- Venas de tercera jerarquía que llegan al margen con una o dos venas libres. G.- Células epidérmicas adaxiales isodiamétricas. H.- Tricoma con base radial de células epidérmicas modificadas y estomas. I.- Estomas anomocíticos con células oclusivas engrosadas y células epidérmicas abaxiales (E). Referencias: P vena de primera categoría. S vena de segunda categoría. T vena de tercera categoría. RPAr ramificación del par de venas primarias externas que forman arcos. VDi vena libre del diente. VL vena libre. M. margen. Tr tricoma. BT base del tricoma. CAAd células de la superficie adaxial. CAB células de la superficie abaxial. E estoma.

Plate 3. *Colubrina celtidifolia*. A. - Leaf blade from the herbarium specimen. B. - Diaphanous leaf blade showing the three first category veins, the two external primary ones forming arches. C. - Details of the branches forming arches. D. - Arch of the branching of the primary vein from which a free vein derives that penetrates the small marginal tooth. E.-Second and third category veins, the latter without veins or with branched free veins. F. - Tertiary veins that reach the margin with one or two free veins. G. - Isodiametric adaxial epidermal cells. H. - Trichome with radial base of modified epidermal cells and stomata. I. - Anomocytic stomata with thickened guard cells and abaxial epidermal cells (E). References: P first category vein. S second category vein. T third category vein. RPAr branching of the pair of external primary veins that form arches. VDi free vein of the tooth. VL free vein. M. margin. Tr trichome. BT base of the trichome. CAAd cells of the adaxial surface. CAB cells of the abaxial surface. E Stoma.

4. - *Colubrina ehrenbergii* Schlecht. (Lámina 4).

Hojas simples, simétricas ovadas a elíptico-ovadas de 3 a 8 cm de largo y 1.6 a 4 cm de ancho, ápice agudo a acuminado, base redondeada, textura coriácea a subcoriácea, margen dentado con 5 a 8 dientes por cada lado de la lámina foliar (4A, 4B) en el ápice de cada diente se aprecia una glándula circular de 1 a 2 mm de diámetro donde penetra una vena de segunda categoría (4D, 4E). Pecíolo de 4 a 15 mm de largo y 1.5 a 2 mm de diámetro. Venas de primera categoría acródroma basal imperfecta con tres venas que se ramifican (Fig. 4B), las de segunda recorren trayectos predominantemente paralelos entre las venas primarias y sus ramificaciones, las de tercera categoría libres ramificadas (4C).

Epidermis en vista superficial. Células epidérmicas adaxiales y abaxiales isodiamétricas pentagonales con paredes de contorno recto, las primeras con cristales circulares (Figs. 4G, 4H). Estomas anomocíticos en la superficie adaxial de 21.1 y 16.8 μm de largo y ancho, densidad estomática promedio de 26 estomas/ mm^2 , en la abaxial de 31.2 x 27 μm de largo y ancho, con densidad de 39 estomas/ mm^2 . Tricomas adaxiales unicelulares eglandulares, sin células epidérmicas modificadas (Fig. 4F) de 25.3 μm de largo con 28 tricomas/ mm^2 , se distribuyen en toda la superficie predominando en la vena primaria, tricomas abaxiales del mismo tipo de 25.3 μm de largo con densidad de 35 tricomas/ mm^2 , predominan en todas las venas.

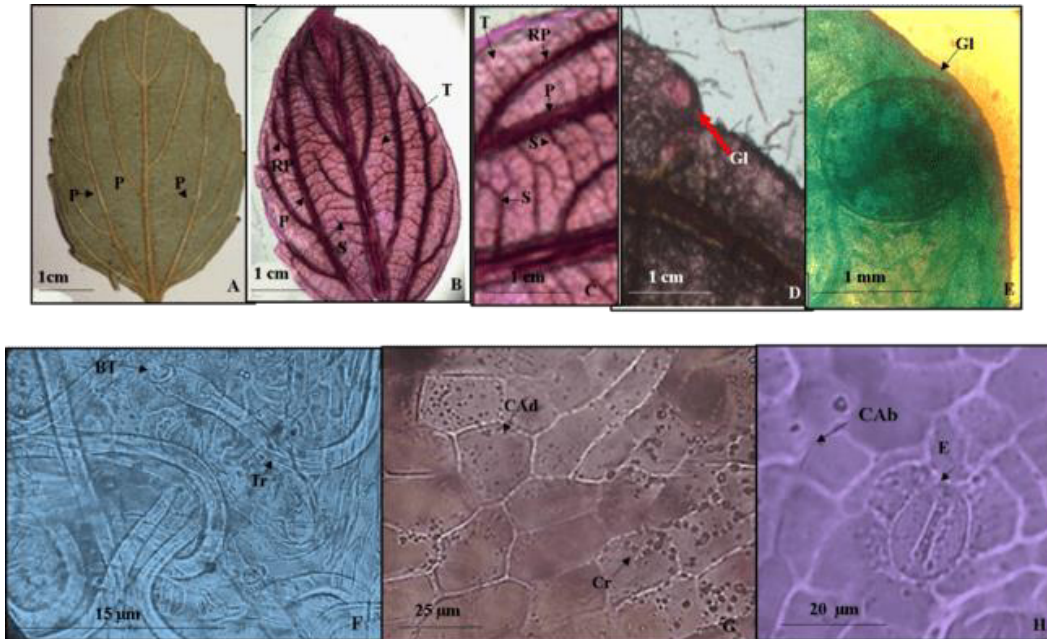


Lámina 4. *Colubrina ehrenbergii*. A.- Lámina foliar del ejemplar de herbario. B.- Material diafanizado mostrando tres venas de primera categoría ramificadas, las de segunda recorren trayectos predominantemente paralelos entre las venas de primarias y sus ramificaciones, las de tercera categoría libres ramificadas. C.- Detalle de venas de primera, segunda y tercera categoría, estas últimas ramificadas. D.- Diente con glándula marginal esférica. E.- Acercamiento de una glándula marginal. F.- Tricomas sin base de células epidérmicas modificadas. G.- Células adaxiales isodiamétricas con cristales circulares. H.- Células abaxiales isométricas y estoma anomocítico. **Referencias:** P vena de primera categoría. S vena de segunda categoría. T vena de tercera categoría. RP ramificaciones de venas primarias. Glándulas. BT base del tricoma. Tr tricoma. Cad células de la superficie adaxial. CAB células de la superficie abaxial. E estoma.

Plate 4. *Colubrina ehrenbergii*. A. - Leaf blade of herbarium specimen. B.- Clear material showing three branched first category veins, the second ones run predominantly parallel paths between the primary veins and their branches, the third category veins are free and branched. C. - Detail of first, second and third category veins and the latter branched. D. - Tooth with spherical marginal gland. E. - Close-up of a marginal gland. F. - Trichomes without a base of modified epidermal cells. G. - Isodiametric adaxial cells with circular crystals. H. - Isometric abaxial cells and anomocytic stoma. **References:** P. - first-order vein. S. - second order veins. T. - third-order veins. RP. - branches of primary veins. Gl. - glands. BT.- trichome base. Tr.- trichome. Cad. - adaxial surface cells. CAB.- abaxial surface cells. E: stoma.

5.- *Colubrina elliptica* (Sw.) Brizicky & W.L. Stern. (Lámina 5).

Hojas simples, simétricas, ovado-elíptica a veces ovadas y raras veces obovadas de 2.5 a 12 cm de largo y 1.5 a 5.3 cm de ancho, ápice agudo a acuminado, base redondeada a ampliamente cuneada, raramente redondeada (Figs. 5A, 5B) con dos glándulas que se presentan en la base de la lámina y en el margen (Figs. 5A, 5B), textura membranácea, margen entero. Pecíolo de 5 a 25 mm de largo y de 0.5 a 1 mm de diámetro (Figs. 5A, 5B). Vena de primera categoría pinnada, las de segunda categoría broquidódroma, con 3 a 4 arcos que no llegan al margen, sin ramificarse (Fig. 5C), las de tercera categoría alternas percurrentes, las de cuarta con o sin venas ramificadas (Figs. 5D, 5E).

Epidermis en vista superficial. Células de la epidermis isodiamétricas adaxiales y abaxiales pentagonales y abaxiales cuadrangulares ambas paredes de contorno recto (Figs. 5G, 5H). Estomas de la superficie abaxial anfícicloticos de 32.1 a 32.7 μm de largo y ancho con densidad estomática de 32 estomas/ mm^2 . Tricomas ausentes en la superficie adaxial, en la abaxial unicelulares eglandulares sin células epidérmicas modificadas de 11.3 μm de largo y densidad de 32 tricomas/ mm^2 , en toda la superficie aunque predominan en la vena central.

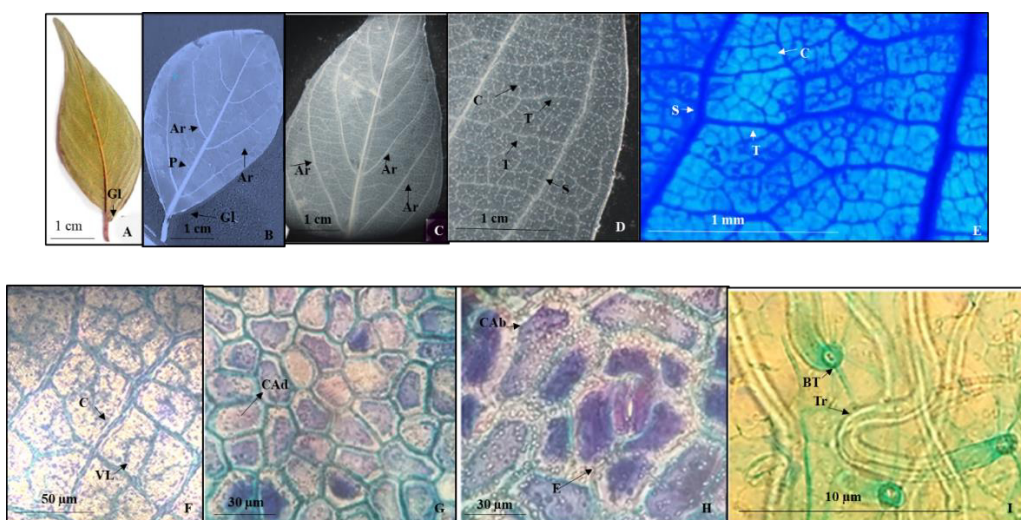


Lámina 5. *Colubrina elliptica*. A.- Lámina foliar del ejemplar de herbario. B.- Material diafanizado mostrando los arcos. C.- Detalle de los arcos que forman las venas secundarias. D.- Nervaduras de segunda, tercera y cuarta categoría. E.- Detalle de venaciones de segundo, tercero y cuarto nivel, las últimas con venas libres ramificadas o no. F.- Acercamiento de nervaduras de cuarta categoría con venas libres ramificadas y no. G.- Células epidérmicas adaxiales poligonales con paredes rectas. H.- Células epidérmicas poligonales abaxiales con paredes rectas y estoma anfíciclotico. I.- Tricomas unicelulares sin células epidérmicas modificadas. **Referencias:** P vena de primera categoría. S vena de segunda categoría. T vena de tercera categoría. Ar arcos de las venas secundarias. VL venas libres. Gl glándulas. Tr tricoma. BT base del tricoma. CAAd células de la superficie adaxial. CAb células de la superficie abaxial. E estoma.

Plate 5. *Colubrina elliptica*. A. - Leaf blade from the herbarium specimen. B. - Clear material showing the arches. C. - Detail of the arches that form the secondary veins. D. - Second, third and fourth category veins. E. - Detail of second, third and fourth level venations, the last ones with or without branched free veins. F. - Close-up of fourth category veins with or without branched free veins. G. - Polygonal adaxial epidermal cells with straight walls. H. - Abaxial polygonal epidermal cells with straight walls and amphicyclocytic stoma. I. - Trichomes without modified epidermal cells. **References:** P first category vein. S second category vein. T third category vein. Ar arches of secondary veins. VL free veins. Gl glands. Tr trichome. BT base of trichome. CAAd cells of the adaxial surface. CAb cells of the abaxial surface. E stoma.

6.- *Colubrina heteroneura* (Griseb.) Standley (Lámina 6).

Hojas simples, simétricas, obovadas a veces ovadas de 2.5 a 8.5 cm de largo y 1.7 a 6 cm de ancho, ápice agudo, levemente emarginado a redondeado, base redondeada a anchamente

cuneada (Figs. 6A, 6B), textura membranácea, margen entero con escasas glándulas marginales presentes cercanas a la base de la lámina foliar, poco evidentes en los ejemplares de herbario de 1 a 1.5 mm de largo por 0.4 a 0.5 mm de ancho (Fig. 6F). Pecíolo de 3 a 18 mm de largo y de 1.5 a 2 mm de diámetro (Fig. 6A). Vena de primera categoría pinnada (Figs. 6A, 6B) las de segundas broquidódromas formando cinco a seis arcos que no terminan en el margen (Figs. 6A, 6B, 6C) las de tercera alternas percurrentes y las de cuarta categoría reticuladas sin venas libres incluidas y con cristales (Figs. 6D, 6E).

Epidermis en vista superficial. Células de la epidermis adaxial con paredes de contorno ondulado (Fig. 6G), las abaxiales pentagonales isodiamétricas con paredes de contorno recto (Fig. 6H). Estomas en la superficie adaxial anisocíticos y paracíticos (Fig. 6G) de 21.1 a 16.8 μm de largo y ancho con densidad estomática de 23 estomas/ mm^2 , en la abaxial anisocíticos y anomotetracíticos (Fig. 6H), de 25.3 a 21.7 μm de largo y ancho, con densidad de 31 estomas/ mm^2 . Tricomas ausentes en ambas superficies de la lámina foliar.

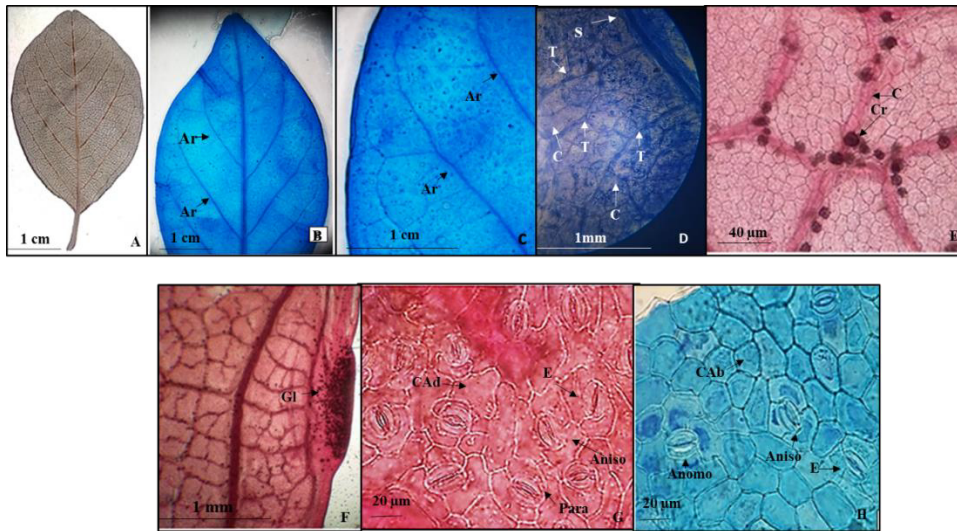


Lámina 6. *Colubrina heteroneura*. A.- Lámina foliar del ejemplar de herbario. B.- Lámina foliar diafanizada mostrando los arcos de las venas de segunda categoría. C.- Acercamiento de los arcos. D.- Detalle de las nervaduras de segunda, tercera y cuarta categoría, estas últimas sin venas incluidas. E.- Detalle de venas de cuarta categoría y cristales prismáticos. F.- Detalle de una glándula marginal. G.- Células epidérmicas adaxiales con paredes onduladas y estomas paracíticos y anisocítico H.- Células epidérmicas abaxiales isodiamétricas con paredes rectas y estomas anomocíticos y anisocíticos. **Referencias:** P vena de primera categoría. S vena de segunda categoría. T vena de tercera categoría. C vena de cuarta categoría. Ar arcos de las venas secundarias. Gl glándula. CAAd células de la superficie adaxial. CAb células de la superficie abaxial. E estoma Aniso anisocítico. Para paracítico. Anomo anomocítico.

Plate 6. *Colubrina heteroneura*. A. - Leaf blade from the herbarium specimen. B. - Clear leaf blade showing the arches of second-category veins. C. - Close-up of the arches. D. - Detail of second, third and fourth-category veins, the latter without veins included. E. - Detail of fourth-category veins and prismatic crystals. F. - Detail of a marginal gland. G. - Adaxial epidermal cells with undulated walls, paracytic and anisocytic stomata. H. - Isodiametric abaxial epidermal cells with straight walls, anomocytic and anisocytic stomata. **References:** P first-category vein. S second-category vein. T third-category vein. C fourth-category vein. Ar arches of secondary veins. Gl gland. CAAd cells of the adaxial surface. CAb cells of the abaxial surface. E stoma Aniso anisocytic. Para paracytic. Anomo anomocytic.

7. - *Colubrina johnstonii* T.Wendt (Lámina 7).

Hojas simples, simétricas, obovadas u obovado-lanceoladas de 4 a 15 cm de largo y 2 a 3.4 cm de ancho, ápice acuminado a redondeado, base cuneada a aguda, textura membranácea, margen entero con un par de glándulas cerca de la base de la lámina foliar poco visibles en los ejemplares de herbario de 0.2 a 0.3 mm (Figs. 9A, 9B). Pecíolo de 4-17 mm de largo y 1 a 2 mm de ancho (Fig. 7A). Vena de primera categoría pinnada de curso recto (Figs. 7A, 7B), las de segunda categoría broquidódroma formando de 6 a 7 arcos de cada lado que no llegan hasta el margen

(Figs. 7A, 7B) y en la base de la lámina foliar (ver círculo de la figura 7B) con glándulas poco visibles a simple vista y que se aprecian con la diafanización (Fig. 7C), venas de tercera categoría alternas percurrentes (Fig. 7D, 7E), las de cuarta reticuladas con una o varias venas libres incluidas (Fig. 7E).

Epidermis en vista superficial. Células de la epidermis adaxial isodiamétricas de forma pentagonal con paredes de contorno recto (Fig. 7F), las abaxiales con células epidérmicas pentagonales con paredes de contorno ondulado (Fig. 7H). Estomas ausentes en la superficie adaxial, en la abaxial anisocíticos de 21.1 a 12.6 μm de longitud y ancho, densidad estomática de 12/mm². Tricomas ausentes en la superficie adaxial, en la abaxial muy escasos, unicelulares eglandulares, sin base radial de células epidérmicas modificadas de 18.4 a 23.21 μm de largo (Fig. 7G), densidad promedio de 1/mm².

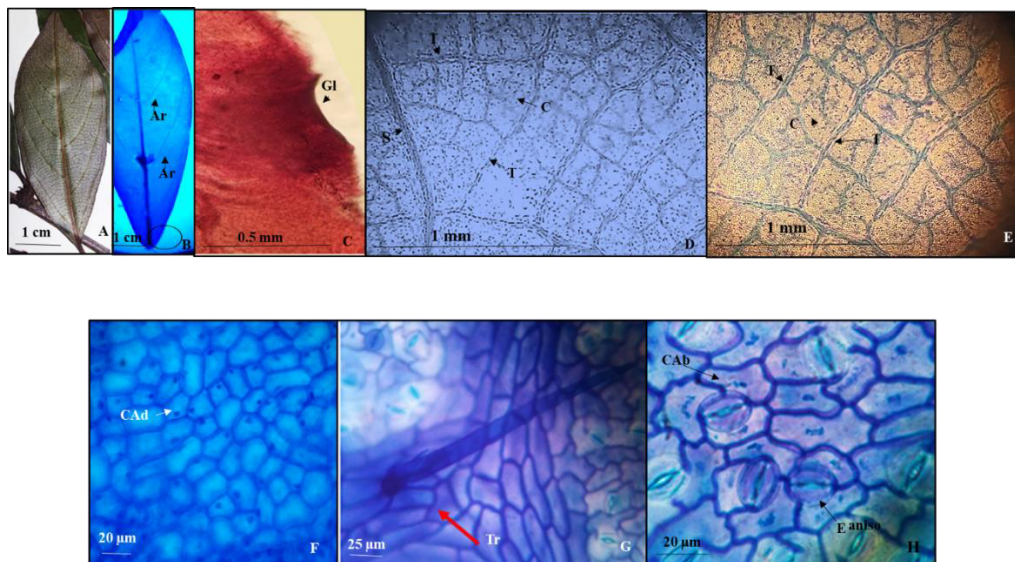


Lámina 7. *Colubrina johnstonii*. A.- Lámina foliar del ejemplar de herbario. B.- Lámina foliar diafanizada mostrando las tenues venas de segunda categoría formando arcos y el círculo que está en la base de la fotografía es el lugar donde se encuentra un par de pequeñas glándulas basales. C.- Detalle de una glándula basal. D.- Venas de segunda tercera y cuarta categoría. E.- Acercamiento de venas de tercera y cuarta categoría, estas últimas con venas libres o ramificadas. F.- Células adaxiales pentagonales con paredes rectas. G.- tricoma sin base radial de células epidérmicas modificadas. H.- Células abaxiales con paredes onduladas y estomas anomocíticos. Referencias: P vena de primera categoría. S vena de segunda categoría. T vena de tercera categoría. C vena de cuarta categoría. Ar arcos de las venas secundarias. Gl glándula. CAAd células de la superficie adaxial. CAB células de la superficie abaxial. E estoma.

Plate 7. *Colubrina johnstonii*. A. - Leaf blade from the herbarium specimen. B. - Diaphanous leaf blade showing the faint second-category veins forming arches and the circle at the base of the photograph is the location of a pair of small basal glands. C. - Detail of a basal gland. D. - Second, third and fourth category veins. E. - Close-up of third and fourth category veins, the latter with free or branched veins. F. - Pentagonal adaxial cells with straight walls. G. - trichome without radial base of modified epidermal cells. H. - Abaxial cells with ordulated walls and anomocytic stomata. References: P first-category vein. S second-category vein. T third-category vein. C fourth-category vein. Ar arches of secondary veins. Gl gland. CAAd cells of the adaxial surface. CAB cells of the abaxial. E stomata.

8. - *Colubrina triflora* Brongn. (Lámina 8)

Hojas simples, simétricas, ovadas a lanceolado-ovadas de 3 a 14 cm de largo y 1.0 a 6.5 cm de ancho, ápice acuminado, base redondeada, textura de la lámina foliar membranácea, margen dentado de 3 a 10 dientes de cada lado, distantes (Figs. 8A) y con una glándula de 1 a 2 mm de diámetro (Fig. 8B, 8C, 8D, 8E). Venación acródroma basal imperfecta con tres venas primarias (Fig. 8A), el par inferior externo de las venas de primera categoría se ramifican cerca del margen formando arcos marginales de donde deriva una vena que penetra a la glándula que

se encuentra en el diente (Figs. 8C, 8D), en la parte apical de la lámina foliar, en el margen no se forman arcos y las glándulas del diente son alimentadas por una vena de segunda categoría (Fig. 8B), en el resto de la lámina, las venas de segunda categoría cruzan entre las venas de primera categoría y sus ramificaciones, se anastomosan (Fig. 8B) y las de tercera con venas libres ramificadas (Fig. 8F).

Epidermis en vista superficial. Células epidérmicas adaxiales isodiamétricas con arreglo pentagonal (Fig. 8G), las abaxiales isodiamétricas con arreglo poligonal irregular (Fig. 8H), ambas superficies con paredes de contorno recto. Estomas de ambas superficies de la lámina foliar anomocíticos, los adaxiales de 18.9 a 14.7 μm de longitud y ancho, con densidad estomática de 24/ mm^2 , los abaxiales de 19.4 μm y 18.9 μm , con densidad estomática de 34/ mm^2 (Fig. 8H). Hojas glabras.

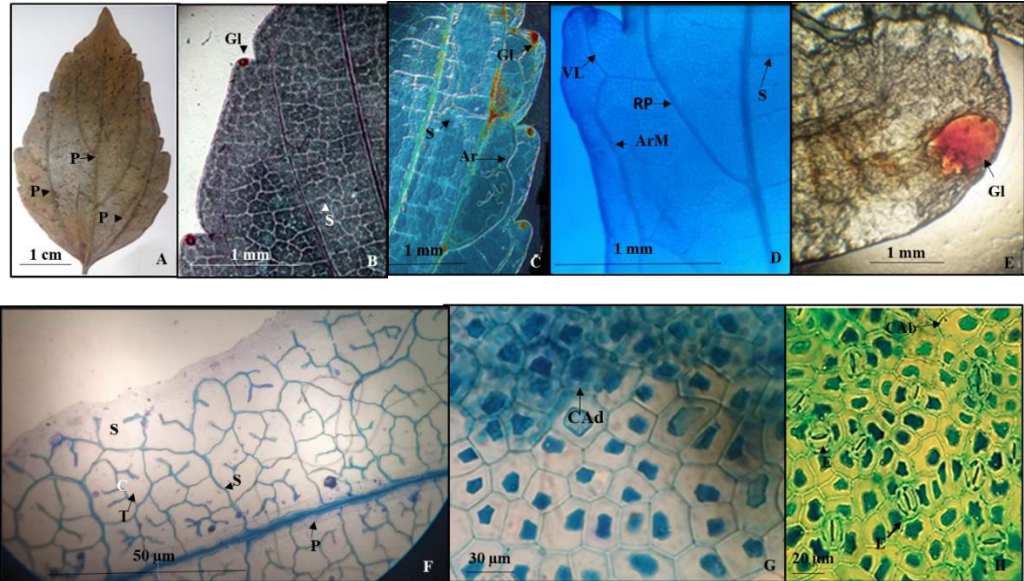


Lámina 8. *Colubrina triflora*. A.- Lámina foliar de ejemplare de herbario. B.- Detalle de parte de una hoja mostrando venas de segunda y tercera categoría penetrando la glándula del diente. C.- Parte de una hoja diafanizada mostrando las ramificaciones de las venas primarias formando arcos marginales y la vena que se dirige a la glándula. D.- Arco marginal que se forma de una ramificación de una vena primaria, de donde deriva una vena que penetra a la glándula. E.- Glándula. F.- Venas de primera, segunda y tercera categoría, estas últimas con venas libre ramificadas. G.- Células adaxiales pentagonales con paredes rectas. H.- Células abaxiales pentagonales con paredes rectas y estomas anomocíticos. **Referencias:** P venas primera categoría. S vena segunda categoría. T vena de tercera categoría. RP ramificación de una vena de primera categoría. ArM arco marginal. VL vena libre. CA células de la superficie epidérmica adaxial. CAB células de la superficie epidérmica abaxial. E estomas.

Plate 8. *Colubrina triflora*. A. - Leaf blade of a herbarium specimen. B. - Detail of part of a leaf showing second and third category veins feeding the tooth gland. C. Part of a diaphanous leaf showing the branches of the primary veins forming marginal arches and the vein that feeds the gland. D. - Marginal arch formed by a branch of a primary vein, from which a vein that feeds the gland derives. E. - Gland. F. - First, second and third category veins, the latter with free branching veins. G. - Pentagonal adaxial cells with straight walls. H. - Pentagonal abaxial cells with straight walls and anomocytic stomata. References: P first category veins. S second category vein. T third category vein. RP branching of a first category vein. ArM marginal arch. VL free vein. CA adaxial epidermal surface cells. CAB cells of the abaxial epidermal surface. E stomata.

9.- *Colubrina viridis* (M. E. Jones) M. C. Johnston (Lámina 9)

Hojas simples, simétricas, obovadas a veces elípticas a ovadas de 0.6 a 4.2 cm de largo y 0.3 a 2 cm de ancho, ápice redondeado o agudo a veces retuso, base redonda a cuneada (Fig. 9A), textura membranácea, margen entero, glándulas presentes de 0.1 a 0.2 mm de diámetro, redondas poco evidentes debido a que son de un color muy semejante al de la lámina foliar (Figs. 9A, 9B). Pecíolo de 1 a 16 mm de largo y 1 mm de diámetro (Fig. 9A). Vena de primera categoría pinnada

con curso recto (Figs. 9A, 9B). Venas de segunda tenues broquidódromas (Fig. 9B) formando 3 a 4 arcos por cada lado sin ramificaciones, venas de tercera categoría alternas percurrentes (Figs. 9C, 9D), las de cuarta reticuladas con venas varias veces ramificadas (Figs. 9C, 9D).

Epidermis en vista superficial. Células epidérmicas adaxiales con paredes de contorno recto y con cristales prismáticos (Fig. 9E) y las abaxiales con paredes de contorno ondulado (Fig. 9F). Estomas anomotetracíticos en ambas superficies (Figs. 9F, 9G), en la adaxial los estomas de 42.2 y 21.1 μm de longitud y ancho con densidad estomática promedio de 21/ mm^2 , la abaxial de 24.3 y 28.7 μm de longitud y ancho con densidad estomática de 28 / mm^2 . Tricomas ausentes.

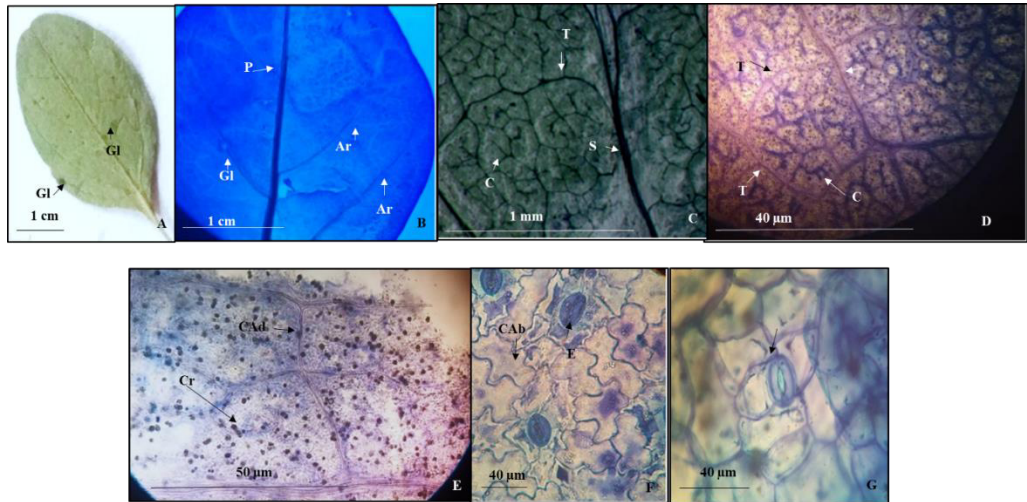


Lámina 9. *Colubrina viridis*. A.- Lámina foliar del ejemplar de herbario mostrando las glándulas en la superficie abaxial. B.- Lámina foliar diafanizada mostrando parte de los arcos de las venas secundarias y una glándula. C. Venas de segunda, tercera y cuarta categoría. D. Detalle de las venas de tercera y cuarta categoría, estas últimas con venas libres ramificadas. E.- Células epidérmicas adaxiales con paredes recta y con cristales prismático. F.- Células epidérmicas abaxiales con paredes onduladas y estomas anomotetracíticos. G.- Detalle de un estoma. Referencias: P vena primera categoría. S segunda categoría. T vena de tercera categoría. C vena cuarta categoría. Ar arcos que forman las venas secundarias. Cr cristales. CAad células de la superficie epidérmica adaxial. CAB células de la superficie epidérmica abaxial. E estomas.

Plate 9. A. - Leaf blade of the herbarium specimen showing the glands on the abaxial surface. B. - Diaphanous leaf blade showing part of the arches of the secondary veins and a gland. C. Second, third and fourth category veins. D. Detail of the third and fourth category veins, the latter with free branched veins. E. - Adaxial epidermal cells with straight walls and prismatic crystals. F. - Epidermal cells with wavy walls and anomotetracytic stomata. G. - Detail of a stomata. References: P first category vein. S second category. T third category vein. C fourth category vein. Ar arches forming the secondary veins. Cr crystals. CAad cells of the adaxial epidermal surface. CAB cells of the abaxial epidermal surface. E stomata.

En el trabajo de Fernández-Nava *et al.* (2004) y en esta investigación se han documentado las peculiaridades de de arquitectura foliar y de la morfología epidérmica de las láminas foliares, de los diferentes subgéneros y secciones del género *Colubrina* presentes en México.

En la Tabla 2 se presenta el resumen de las características de los subgéneros según Johnston (1971) y las respectivas secciones, así como la distribución geográfica de las mismas. Dicha clasificación fue la base de este trabajo para la discusión y permanencia de algunos subgéneros y secciones, así como la posible reedescipión de estas categorías taxonómicas.

Tabla 2. Características y distribución de los Subgéneros y Secciones de *Colubrina* presentes en México (Johnston, 1971).**Table 2.** Characteristics and Distribution of *Colubrina* Subgenera and Sections present in Mexico (Johnston, 1971).

SUBGÉNERO COLUBRINA		
Láminas foliares con margen entero, crenado o aserrado, los dientes pueden o no presentar glándulas marginales, de encontrarse estas últimas, entonces el número de dientes es menor de diez por lado.		
I. Sección Colubrina Láminas foliares con margen entero u onduladas-crenadas, con glándulas longitudinales entre la nervadura central y los márgenes, a menudo las dos más cercanas a la base de la lámina foliar son más grandes que el resto. Se distribuye en Hawái con una especie y cuatro taxones en los trópicos americanos.	II. Sección Cowania Láminas foliares con al menos dos glándulas marginales, una a cada lado, a menudo cerca de la base de la lámina foliar, margen entero. Ramas de la inflorescencia comúnmente con espinas. Distribución América tropical	III. Sección Barcena Lámina con el margen de la hoja con 3 a 10 dientes de cada lado, cada uno asociado a una glándula marginal. Distribución México y América Central
Especie presente en México: <i>C. arborescens</i>	Especies presentes en México: <i>C. elliptica</i> <i>C. heteroneura</i> <i>C. johnstonii</i> <i>C. viridis</i> <i>C. spinosa</i> var. <i>mexicana</i> * (Nayarit)	Especies presentes en México: <i>C. ehrenbergii</i> <i>C. triflora</i>
SUBGÉNERO SERRATARIA		
Láminas foliares con márgenes aserrados, más de diez dientes en cada lado y cada uno asociado con una glándula marginal. Distribución América y Asia.		
Se incluyeron las siguientes especies: <i>C. californica</i> , <i>C. celtidifolia</i> , <i>C. texensis</i> ¹ (sin. <i>C. texensis</i> var. <i>texensis</i>), <i>C. stricta</i> ¹ (sin. <i>C. texensis</i> var. <i>pedunculata</i>), <i>C. angustior</i> ¹ (sin. <i>C. greggii</i> var. <i>angustior</i>), <i>C. greggii</i> ¹ (sin. <i>C. greggii</i> var. <i>greggii</i>), <i>C. yucatanensis</i> ¹ (sin. <i>C. greggii</i> var. <i>yucatanensis</i>), <i>C. macrocarpa</i> ² (sin. <i>C. macrocarpa</i> var. <i>macrocarpa</i>) y <i>C. lanulosa</i> ² (sin. <i>C. macrocarpa</i> var. <i>lanulosa</i>). <i>C. sordida</i> * (Guerrero) <i>C. macrocarpa</i> var. <i>macrocarpoides</i> * (Querétaro).		

Las especies que incluyeron* correspondieron aquellas que se citan para México y solo se cuenta con el ejemplar tipo y no se han vuelto a recolectar, estos taxones no fueron considerados para este estudio. Algunos nombres de las especies se han tenido que actualizar o darles la categoría taxonómica de especies. Los superíndices 1 corresponde al trabajo de Nesom (2013) y el 2 al de Fernández-Nava *et al.* (2024).

Una vez que se obtuvieron los datos de la arquitectura foliar y superficies epidérmicas de las nueve especies estudiadas y con el propósito de establecer las características de los 16 taxones presentes en México, se elaboró la tabla 3 que se encuentra después de la bibliografía, donde se sintetizaron las descripciones de las nueve especies aquí estudiadas más las siete que están incluidas en Fernández-Nava *et al.* (2024) y con base en estos resultados se realizó la clave dicotómica para la separación de los taxones así como el análisis UPGMA, índice de similitud de Jaccard y el respectivo dendrograma. Las actividades anteriores permitieron separar y agrupar las 16 especies a partir estudios morfológicos y anatómicos y relacionarlos con los trabajos taxonómicos de *Colubrina*.

CLAVE DICOTÓMICA PARA LA IDENTIFICACIÓN DE ESPECIES DE *Colubrina* CON BASE EN LA ARQUITECTURA FOLIAR Y SUPERFICIES EPIDÉRMICAS INCORPORANDO DATOS DE FERNÁNDEZ-NAVA *et al.* (2024).

DICHOTOMOUS KEY FOR THE IDENTIFICATION OF *Colubrina* SPECIES BASED ON LEAF ARCHITECTURE AND EPIDERMAL SURFACES INCORPORATING DATA FROM FERNÁNDEZ-NAVA *et al.* (2024).

- 1.- Venas de primera categoría pinnada (vena central evidente)
- 2.- Venas de segunda categoría craspedódromas (venas secundarias terminan en el margen)
- 3.- Glándulas distribuidas en ambas superficies foliares, lámina foliar con 3 a 4 pares de venas a cada lado de la lámina foliar.....*C. arborescens*
- 3.- Glándulas ausentes en la superficie, margen o base de las láminas foliares
- 4.- Par inferior de las venas de segunda categoría no ramificadas. Lámina foliar con 5 a 6 pares de venas de cada lado.....*C. stricta*
- 4.- Par inferior de las venas de segunda categoría ramificadas
- 5.- Tricomas sin la base de células epidérmicas modificadas con 6 a 7 pares de venas en ambos lados de la lámina foliar.....*C. angustior*
- 5.- Tricomas con base radial de células epidérmicas modificadas
- 6.- Venas de cuarta categoría sin venas libres incluidas, o de tenerlas solo una. Lámina foliar con 6 a 8 pares de nervaduras de segunda categoría de cada lado
- 7.- Células epidérmicas adaxiales y abaxiales con paredes de contorno recto, estomas anomocíticos y anomotetracíticos. Lámina foliar con 7 a 8 pares de venas secundarias de cada lado.....*C. lanulosa*
- 7.- Células epidérmicas adaxiales y abaxiales con paredes de contorno recto u ondulado respectivamente, estomas anomocíticos. Lámina foliar con 6 a 7 pares de venas secundarias de cada lado.....*C. yucatensis*
- 6.- Venas de cuarta categoría con varias venas libres ramificadas. Lámina foliar con de 3 a 4 pares de nervaduras secundarias de cada lado.....*C. texensis*
- 2.- Venas de segunda categoría broquidódromas (venas secundarias unidas en una serie de arcos)
- 8.- Láminas foliares sin glándulas, par inferior de arcos que forman las venas de segunda categoría ramificadas y las nervaduras apicales enrolladas.....*C. californica*
- 8.- Láminas foliares con glándulas basales o en toda la superficie
- 9.- Láminas foliares con glándulas en toda la superficie, tricomas ausentes
.....*C. viridis*
- 9.- Láminas foliares con glándulas basales marginales, tricomas presentes o ausentes
- 10.- Tricomas ausentes, venas de segunda categoría forman 5 a 6 arcos de cada lado.....*C. heteroneura*
- 10.- Tricomas presentes
- 11.- Venas de segunda categoría forman de 3 a 4 arcos a cada lado de la lámina foliar
.....*C. elliptica*
- 11.- Venas de segunda categoría forman de 6 a 7 arcos a cada lado de la lámina foliar,
.....*C. johnstonii*
- 1.- Venas de primera categoría acródomas basal imperfecta (tres o más venas primarias divergiendo desde un solo punto)
- 12.- Glándulas presentes en cada diente del margen de la lámina foliar, tricomas ausentes o presentes
- 13.- Tricomas sin base radial de células epidérmicas modificadas, ramificaciones de las tres venas primarias libres, margen dentado y en cada diente se encuentra una glándula
.....*C. ehrenbergii*
- 13.- Tricomas ausentes, las ramificaciones del par basal externo de las venas primarias forman arcos de donde deriva una vena que penetra en cada diente donde se encuentra una glándula*C. triflora*
- 12.- Glándulas ausentes, lámina foliar con tricomas

- 14.- Tricomas sin células radiales epidérmicas modificadas, nervaduras de tercera categoría sin venas libres.....*C. greggii*
- 14.- Tricomas con base radial de células epidérmicas modificadas
- 15.- Venas de primera categoría externas con ramificaciones libres y los dientes del margen son alimentados por venas de segunda o tercera categoría.....*C. macrocarpa*
- 15.- Venas de primera categoría externas se ramifican y forman arcos y de ellas deriva una nervadura que alimenta los dientes marginales.....*C. celtidifolia*

Al analizar los caracteres de las 16 especies de *Colubrina*, con base en los tipos de arquitectura foliar, craspedódroma, broquidódromas, acródroma basal imperfecta; presencia o ausencia de glándulas; con o sin tricomas y en caso de presentarse con o sin base radial de células epidérmicas modificadas; ramificaciones del primer par de venas primarias y secundarias ramificadas o no; venas de tercera categoría con venas libres incluidas o no; venas de cuarta categoría con venas libres o no; tipos de tricomas anisocíticos, anomocíticos, paracíticos, anficíclicos, anomotetracíticos, pericíticos. Para validar los caracteres de relevancia utilizados en la identificación de especies se realizó el análisis UPGMA y se obtuvo del índice de similitud de Jaccard, con base en la relación presencia-ausencia entre los taxones (Tabla 4) y el respectivo dendrograma (Fig. 10).

Tabla 4. Índice de similitud de Jaccard entre las 16 especies de *Colubrina*.
Table 4. Jaccard similarity index between the 16 species of *Colubrina*.

	agustior	arboresc	californ	celtidif	ehrenber	elliptica	greggii	heteron	johnston	lanulosa	macrocar	stricta	texense	triflora	viridis	yucate
agustior	0	2.645751	2.236068	2.6458	2.236068	3.4641	2.236	3	3	2	3	2.6457513	1.73205	2.902	3.317	1.7321
arboresc	2.64575	0	2.44949	2.4495	2.44949	2.6458	2.449	2.4495	2.82843	2.2361	2.828427	2.4494897	2.44949	2.294	2.449	2
californ	2.23607	2.44949	0	2.4495	2.828427	3	2.449	2.8284	3.16228	1.7321	2.828427	2.8284271	2	3.078	2.828	1.414
celtidif	2.64575	2.44949	2.44949	0	2.44949	3	2	2.8284	3.16228	2.6458	2	2.4494897	2.44949	2.294	3.162	2.449
ehrenbe	2.23607	2.44949	2.828427	2.4495	0	3	2	2.4495	2.44949	3	2.828427	3.1622777	2.82843	1.777	2.828	2.828
elliptica	3.4641	2.645751	3	3	3	0	3.317	2.6458	2.23607	3.4641	3	2.6457513	3	2.902	2.646	3.317
greggii	2.23607	2.44949	2.44949	2	2	3.3166	0	2.8284	2.82843	2.6458	2.44949	2.8284271	2.82843	2.294	2.828	2.449
heteron	3	2.44949	2.828427	2.8284	2.44949	2.6458	2.828	0	2.44949	3.3166	3.162278	3.1622777	3.16228	1.777	2	3.162
johnstor	3	2.828427	3.162278	3.1623	2.44949	2.2361	2.828	2.4495	0	3.6056	2.828427	2.8284271	3.16228	2.513	2.449	3.464
lanulosa	2	2.236068	1.732051	2.6458	3	3.4641	2.646	3.3166	3.60555	0	3	2.236068	1.73205	3.244	3	1
macroca	3	2.828427	2.828427	2	2.828427	3	2.449	3.1623	2.82843	3	0	2.4494897	2.82843	2.513	3.162	2.828
stricta	2.64575	2.44949	2.828427	2.4495	3.162278	2.6458	2.828	3.1623	2.82843	2.2361	2.44949	0	2	3.078	2.828	2.449
texense	1.73205	2.44949	2	2.4495	2.828427	3	2.828	3.1623	3.16228	1.7321	2.828427	2	0	3.078	3.464	1.414
triflora	2.90191	2.294157	3.077935	2.2942	1.777047	2.9019	2.294	1.777	2.51312	3.2444	2.513123	3.0779351	3.07794	0	2.294	3.078
viridis	3.31662	2.44949	2.828427	3.1623	2.828427	2.6458	2.828	2	2.44949	3	3.162278	2.8284271	3.4641	2.294	0	3.162
yucaten	1.73205	2	1.414214	2.4495	2.828427	3.3166	2.449	3.1623	3.4641	1	2.828427	2.4494897	1.41421	3.078	3.162	0

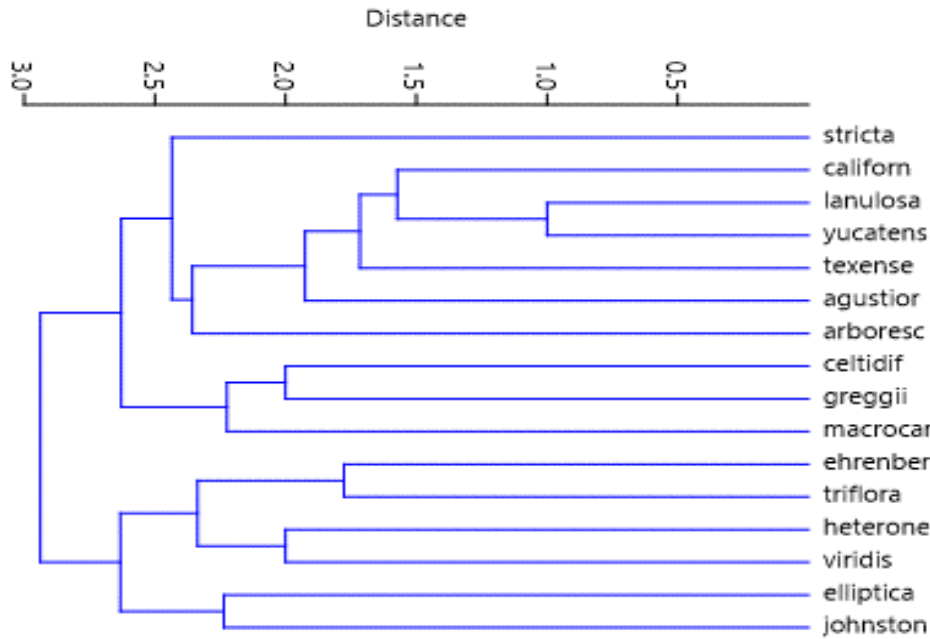


Figura 10. Dendrograma mostrando las relaciones de afinidad entre las diferentes especies de *Colubrina*.
Figure 10. Dendrogram showing the affinity relationships between the different *Colubrina* species.

Al observar el dendrograma se aprecian dos grandes grupos, el primero incluye a *Colubrina ehrenbergii*, *C. triflora*, *C. heteroneura*, *C. elliptica*, *C. johnstonii* y *C. viridis* que se separan por la presencia de glándulas generalmente en el margen y en la última especie en la superficie de la lámina. En el segundo conjunto se diferencian aquellas especies que no presentan glándulas como *C. celtidifolia*, *C. greggii*, *C. macrocarpa*, *C. angustior*, *C. texensis*, *C. yucatanensis*, *C. lanulosa*, *C. californica*, *C. stricta* y *C. arborescens* que las presentan en toda la superficie de la lámina, son oscuras y evidentes. De este último conjunto de diez especies se separan a su vez en dos agrupamiento, uno incluye a los tres primeros taxones con arquitectura foliar acródroma basal imperfecta y el segundo al resto de las especies con arquitectura foliar craspedódroma y broquidódroma.

DISCUSIÓN

Después de describir la arquitectura foliar y las superficies epidérmicas de las especies de *Colubrina* que se distribuyen en México se encontraron caracteres para separar cada uno de los taxones, como la arquitectura foliar; número de pares de venas secundarias en la superficie foliar; ramificación del par basal de venas secundarias o no, y si la ramificación es libre o formaban arcos; la presencia de glándulas y su ubicación; el tipo de tricomas que se presentan con base radial de células epidérmicas modificadas o si carecen de ellas, o bien la ausencia de tricomas. El contorno de las paredes celulares de las células epidérmicas (rectas u onduladas) y los tipos de estomas no fueron relevantes para la separación de los taxones.

Tomando en consideración el trabajo de Johnston (1971, pág. 8), quien dividió a las especies de *Colubrina* en varios subgéneros y secciones, las especies de México se incluyen en los subgéneros *Colubrina* con las secciones *Colubrina*, *Cowania* y *Barcena* y el subgénero *Serrataria* no presenta secciones (Tabla 2).

El subgénero *Colubrina* (Johnston 1971, pág. 9) incluye a especies con los siguientes caracteres: láminas foliares con margen entero, crenado o aserrado, los dientes no asociados con glándulas marginales o de encontrarse en el margen, entonces con menos de diez dientes por cada lado. Se incluye a siete especies, que cumplen estas condiciones según las observaciones del trabajo arriba citado: *C. arborescens*, *C. ehrenbergii*, *C. elliptica*, *C. heteroneura*, *C. johnstonii*, *C. triflora* y *C. viridis*, (Tabla 2).

La subdivisión del subgénero *Colubrina* en secciones propuesta por (Johnston 1971, pág. 9) incluyen los caracteres que se mencionan:

Subgénero *Colubrina* sección *Colubrina* con láminas foliares con margen entero u onduladas-crenadas, con glándulas longitudinales entre la nervadura central y los márgenes, a menudo las dos glándulas más cercanas a la base son más grandes que el resto. En México se encuentra *A. arborescens*, en este trabajo se corrobora la presencia de glándulas en la superficie foliar, más visibles en la superficie abaxial de la lámina foliar, pero no son longitudinales (Figs. 1E, 1F).

Subgénero *Colubrina* sección *Cowania* con láminas foliares con al menos dos glándulas marginales una a cada lado, a menudo cerca de la base de la hoja. Los ejemplares de *C. elliptica* presentaron un par de glándulas más o menos visibles en los ejemplares de herbario y en hojas diafanizadas que se observaron en el microscopio estereoscópico (Fig. 5A, 5B). En *C. heteroneura* (Fig. 6F) y *C. johnstonii* (Fig. 7C) también con un par de glándulas basales, poco visibles en ejemplares de herbario y es necesario diafanizar las hojas y realizar cortes para observarlas en microscopio óptico. En *C. viridis* las glándulas se aprecian en la superficie de la lámina foliar y son de color claro (Figs. 9A, 9B).

Subgénero *Colubrina* sección *Barcena* presenta el margen de la hoja con 3 a 10 dientes de cada lado, asociados a una glándula marginal que se observan muy bien. En este trabajo se constató la presencia de glándulas en los dientes del material diafanizado de *C. ehrenbergii* (Figs. 4D, 4E) y *C. triflora* (Figs. 8B, 8C, 8E).

El subgénero *Serrataria* según Johnston (1971, pág. 10) las láminas foliares presentan márgenes aserrados, más de diez dientes en cada lado y cada uno asociado con una glándula marginal donde se incluyen a *C. californica*, *C. celtidifolia*, *C. texensis*, *C. stricta*, *C. angustior*, *C. greggii*, *C. yucatanensis*, *C. macrocarpa* y *C. lanulosa*, sin embargo, en los resultados de este trabajo y en el de (Fernández-Nava *et al.*, 2024) ninguna de estas especies presenta glándulas en los dientes. Lo que se apreció en las especies de ejemplares herborizados fue una pequeña protuberancia en los dientes, sin embargo no son glándulas y este abultamiento se debe a que los dientes están alimentados por una vena de segunda o tercera categoría como sucede en *C. angustior* (Fernández-Nava *et al.* 2024 p. 16 Fig. 3D), *C. californica* (Figs. 2B, 2D), *C. celtidifolia* (Fig. 3D), *C. greggii* (Fernández-Nava *et al.* 2024 p. 14 3D), *C. lanulosa* (Fernández-Nava *et al.* 2024 p. 19, Figs. 6C, 6D), *C. macrocarpa* (Fernández-Nava *et al.* 2024 p. 18, 5D), *C. stricta* (Fernández-Nava *et al.*, 2024 p. 10, Fig. 7C), *C. texensis* (Fernández-Nava *et al.* 2024 p. 21, Fig. 8D) y *C. yucatanensis* (Fernández-Nava *et al.* 2024 p. 17, Fig. 4D). Lo anterior lleva a reconsiderar las características del subgénero *Serrataria* según (1971, págs. 9-10).

En el trabajo de Johnston (1971, pág. 10) se describen las características de las especies del subgénero *Colubrina* sección *Capuronia*, con hojas enteras o con pequeños dientes, en uno o ambos lados o irregularmente crenulado dentado, no asociados con glándulas marginales. Estas

características son las que se encontraron en los taxones estudiados para México del subgénero *Serrataria*, sin embargo, el autor citado da un peso importante a la distribución de las especies y la sección *Capuronia* que incluye a cuatro taxones son de Madagascar y además hay características en el fruto que no se presentan en las especies de *Serrataria*, así que más bien las especies de este subgénero tendrán que redescibirse considerando la ausencia de glándulas y la penetración en los dientes marginales a través de venas de tercera o cuarta categoría.

Con base en los datos de arquitectura foliar y superficies epidérmicas que se observaron en este trabajo, fue posible encontrar patrones en común con las especies citadas por (Johnston 1971, pág. 9), en el subgénero *Colubrina* sección *Cowania* con *C. elliptica* (Fig 5A, 5B) *C. heteroneura* (Fig. 6A), *C. johnstonii* (Figs. 7A, 7B) y *C. viridis* (9A) que presentan en común además de la presencia de glándulas, las venas de segunda categoría broquidódromas y los arcos inferiores no se ramifican.

Así también con los datos de arquitectura foliar y superficies epidérmicas, fue posible encontrar aspectos en común con las especies citadas por (Johnston 1971, pág. 9) para el subgénero *Colubrina* sección *Barcena* con *C. ehrenbergii* y *C. triflora*, con la presencia de las glándulas en cada diente del margen se encontró que el patrón de venación fue acródroma basal imperfecta, con tres o más venas primarias divergiendo desde un solo punto.

El subgénero *Serrataria* que está representado en México con nueve especies (Johnston, 1971, pág. 10) se encontraron tres tipos de arquitectura foliar, la craspedódroma presente en *C. angustior*, *C. lanulosa*, *C. stricta*, *C. yucateensis* y *C. texensis*. La acródroma basal imperfecta en *C. greggii*, *C. macrocarpa* y *C. celtidifolia*, el patrón broquidódromo en *C. californica*.

En relación a los tricomas para el subgénero *Serrataria* se presentaron tres variables en los taxones: con base radial de células epidérmicas modificadas, los que no tienen estas células epidérmicas modificadas y las especies que no presentan tricomas.

Las especies con venación craspedódroma como *C. angustior*, los tricomas no tienen base radial de células epidérmicas modificadas y *C. lanulosa*, *C. stricta*, *C. texensis* y *C. yucateensis*, si los presentan.

En los taxones con arquitectura foliar acródroma basal imperfecta, en *C. greggii* los tricomas no presentan la base radial de células epidérmicas modificadas; *C. celtidifolia* y *C. macrocarpa* los pelos tienen la base radial de células epidérmicas modificadas. En el patrón de venación broquidódromo, *C. californica* presenta tricomas con la base radial de células epidérmicas modificadas. Por lo anterior, entre las especies del subgénero *Serrataria* variaron los patrones de la arquitectura foliar y de los tricomas así que el carácter común del subgénero fue la ausencia de glándulas en los dientes marginales.

El trabajo de Wendt (1983, p. 87) incluye una clave para separar las cinco especies de la sección *Cowania* a nivel mundial y la base de la separación incluye las glándulas y como se mencionó en el presente trabajo, en especímenes de herbario son poco visibles, sin embargo, las especies que prosperan en México tienen un carácter en común que es presentar el tipo de venación broquidódroma y el par basal de estos arcos no ramificados y como una segunda opción de separación las glándulas y así por ejemplo, *C. elliptica* presenta de 3 a 4 pares de arcos en la lámina foliar, tricomas con base radiada de células epidérmicas modificadas; *C. johnstonii* con 6 a 7 pares de arcos en la lámina foliar y tricomas sin base radial de células epidérmicas modificadas; *C. heteroneura* con 5 a 6 arcos en la lámina foliar, sin tricomas y las nervaduras de cuarta categoría sin venas libres incluidas o con solo una y *C. viridis* con 3 a 4 arcos, sin tricomas y venas de cuarta categoría libres ramificadas; estos caracteres podrían apoyar la separación de las especies de la sección *Cowania*.

Al realizar el análisis UPGMA, el índice de similitud de Jaccard y el respectivo dendrograma (Fig. 10) se aprecian dos grandes grupos, uno que incluye a *Colubrina ehrenbergii*, *C. triflora*, *C. heteroneura*, *C. viridis*, *C. elliptica* y *C. johnstonii*. Las dos primeras especies pertenecientes al subgénero *Colubrina* sección *Barcena* y los cuatro últimos taxones son del subgénero *Colubrina* sección *Cowaiana* (Johnston, 1971 p. 9-10).

Esta separación se complementa con el presente estudio debido a que *Colubrina ehrenbergii*, *C. triflora* pertenecen a la sección *Barcena* con arquitectura foliar acródroma basal imperfecta y presentan glándulas en los dientes del margen. La sección *Cowania* con *C. elliptica*, *C. heteroneura*, *C. johnstonii* y *C. viridis* con arquitectura foliar broquidódroma, con el par de arcos

inferiores no ramificados y la presencia de dos glándulas generalmente en el margen y base la hoja o bien distribuidas en la superficie de la lámina foliar.

El segundo grupo del dendrograma incluye al Subgénero Colubrina sección Colubrina y todas las especies del subgénero Serrataria. En el primer subgénero y sección se encuentra *C. arborescens* que se separa por presentar arquitectura foliar craspedódroma y glándulas distribuidas en toda la superficie, aunque no como las describe (Johnston, 1971, p. 12), este autor cita la presencia de glándulas longitudinales entre la nervadura central y los márgenes de la lámina foliar, también refiere que hay dos razas en el área de distribución de la especie, la que se localizan en las Antillas y otra de la Península de Yucatán, Chiapas y Guatemala (Johnston, 1971, mapa p. 13). Los ejemplares examinados en el presente trabajo pertenecen a los estados de Campeche, Quintana Roo y Chiapas y podrían tratarse de otra especie debido a que las glándulas no son longitudinales son circulares a ovadas, oscuras y se distribuyen en toda la lámina foliar (Figs. 1C, 1E).

En el subgénero Serrataria excluyendo a *C. arborescens* por las razones arriba citadas, se separan dos conjuntos, uno de ellos que incluye a *Colubrina celtidifolia*, *C. greggii* y *C. macrocarpa* con taxones con arquitectura foliar acródroma basal imperfecta y un segundo grupo con *C. angustior*, *C. lanulosa*, *C. stricta*, *C. texensis* y *C. yucatensis* con venación craspedódroma y a *C. californica* con venación broquidódroma con los arcos inferiores ramificados.

Este último taxón presentó tres caracteres diferentes al resto de las especies de esta sección, la primera la arquitectura foliar broquidódroma presente más bien en la sección Cowania, sin embargo, difiere de ella por la ausencia de glándulas y los arcos inferiores están ramificados y la tercera es que las venas secundarias superiores se enrollan sobre su propio eje (Figs. 2B, 2D).

Con base en las características anteriores el subgénero Serrataria tendría en común la ausencia de glándulas en los dientes marginales y la subdivisión en secciones podría darse con base en la arquitectura foliar.

Nesom (2023a, p. 1, 5) menciona que estudios de Rhamnaceae han reconocido que *Colubrina celtidifolia* es nativa del sur de México y Guatemala y es similar al árbol asiático *Hovenia dulcis*. Las similitudes se confirman por la presencia de los pedúnculos carnosos e hinchados de la inflorescencia, razón por la cual este autor transfirió *C. celtidifolia* al género *Hovenia* como *H. celtidifolia* (Cham. & Schlecht.) Nesom. Así también, Pool (2014, p. 60-61) indica que hay “una sola especie de *Colubrina* con las ramas de la inflorescencia hinchadas después de la antesis” carácter genérico de *Hovenia* y “un engrosamiento similar se ha visto algunas veces en *C. macrocarpa* (Cav.) G. Don del centro de México pero este engrosamiento es en los ovarios, los cuales son aparentemente infectados por insectos y desarrollan agallas”. La autora menciona que las láminas foliares tienen de 3 a 5 nervaduras laterales y la ausencia de glándulas y reconoce la presencia en Mesoamérica de *Colubrina celtidifolia*.

En la descripción de Nesom (2023b, p.5) cita para *Hovenia celtidifolia* el tipo de venación broquidódroma con tres venas primarias laterales y con una glándula en cada diente. Al leer la descripción del género *Hovenia* en la Flora de China (Chen y Schirarend, 2007) se menciona la venación trinervada desde la base, vena primaria con 4 a 8 pares de venas secundarias y no se cita la presencia de glándulas en la lámina foliar.

En lo que respecta a la arquitectura foliar de *C. celtidifolia* en este trabajo se encontraron tres venas primarias que parten de la base (acródroma basal imperfecta según Dilcher, 1974, p. 33 o también conocida como actinódroma Ash *et al.*, 1999, p. 29) y las ramificaciones de las venas de primera categoría son las que forman los arcos, no es una venación broquidódroma ya que esto implica que se presente una vena de primera categoría pinnada y los arcos se formen de las venas secundarias (Dilcher, 1974, p. 30). La presencia de glándulas en *C. celtifolia* solo se mencionan por Nesom (2023b, p. 5.), no se apreciaron por Pool (2014, p. 60) ni se observaron en este trabajo. Debido a que la arquitectura foliar y la ausencia de glándulas coincide con varias especies conocidas de *Colubrina* de la sección Serrataria y además, la presencia de tricomas de base radial con células epidérmicas modificadas, hasta ahora descritos dentro de las Rhamnaceae para el género *Colubrina* y al no contar con datos de arquitectura foliar y superficies epidérmicas de *Houvenia* se decidió seguir utilizando el nombre de *C. celtidifolia*.

En el trabajo de Nesom (2023b) se describen cinco especies nuevas de *Colubrina* de las cuales sería interesante en un futuro poder contar con algunas hojas para poder corroborar las diferencias entre especies cercanas que el mismo autor cita, por ejemplo: *Colubrina lanceolata* Nesom (sp. nov.) es parecida a *C. triflora* difiere en el grosor de la hoja, glauca, se encuentra en BT deciduo

y *C. triflora* en matorral, la nueva especie prospera solo en Aguascalientes. *Colubrina mezquitalensis* Nesom (sp. nov.) similar a *Colubrina macrocarpa* en sus hojas bicoloras, densamente lanosas abaxialmente, márgenes foliares con pequeños dientes. *Colubrina neoviridis* Nesom (sp. nov.) similar a *Colubrina viridis* en su hábito arbustivo, ramificado con brotes cortos, hojas pequeñas y apretadas con márgenes enteros y pecíolos filiformes. *Colubrina subsessilis* Nesom (sp. nov.) similar a *Colubrina triflora* por sus márgenes fuertemente trinervados y poco dentados-aserrados, hojas escasamente pubescentes con ápice agudo-acuminado, hojas consistentemente más pequeñas, ovadas con base subcordada y pecíolos tomentosos de 2 a 5 mm de largo. *Colubrina tequila* Nesom (sp. nov.) similar a *Colubrina ehrenbergii* por las hojas gruesas y ovaladas con relativamente pocos dientes con puntas glandulares, así también es similar a *C. triflora* en la forma de las hojas y textura, tricomas persistente, conocida solo de la localidad tipo y *C. villarrealii* Nesom que parece estar ligada con *Colubrina texensis* var. *pedunculata* M.C. Johnston.

Así también, en el trabajo de Nesom (2023b, p. 2) se cita a *Colubrina asiatica* (L.) Brongn. que no fue considerada en este trabajo por ser es una planta introducida.

CONCLUSIONES

Se logró separar las dieciséis especies de *Colubrina* presentes en México. Es necesario revisar el subgénero *Serrataria*, debido a que la característica principal es la presencia de glándulas en los dientes del margen de las hojas; sin embargo, ninguna de las especies las presentó. El dendrograma muestra claramente las relaciones de afinidad entre las especies de *Colubrina*, destacando la separación entre las secciones *Cowaiana* y *Barcena* del subgénero *Colubrina*, así como la distinción del subgénero *Serrataria*. Dentro de este último subgénero, se evidencian dos agrupamientos entre las especies incluidas. Finalmente consideramos que es crucial revisar *Colubrina arborescens* y determinar si los ejemplares recolectados en el sureste de México y en Guatemala son taxones distintos a los de las Antillas.

LITERATURA CITADA

- Aguirre Claverán, R., & Arreguín Sánchez, M. (1988). Claves de familias, géneros, especies y variedades de Pteridofitas de Nuevo León. *An. Esc. Nac. Cienc. Biol.* (29), 29-41.
- Ash, A., Ellis, B., Hickey, L. J., Johnson, K. R., Wilf, P., & Wing, S. L. (1999). Manual of Leaf Architecture - morphological description and categorization of dicotyledonous and net-veined monocotyledonous angiosperms by Leaf Architecture Working Group. 65 p.
- Azcárraga, Rosette, M., Bonfil Campos, A., Jáquez Ríos, M., & Sandoval Zapotitla, E. (2010). Atlas de Anatomía Vegetal. (F. d. Cuautitlán, Ed.) Ciudad de México, México: U.N.A.M. Dirección General de Publicaciones y Fomento Editorial.
- Chen, Y., & Schirarend, C. (2007). *Rhamnaceae 12: 115-355*. Obtenido de http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=2&taxon_id=10763
- Colares, M. N., & Arambarri, A. M. (2008). *Ziziphus mistol* (Rhamnaceae): Morfoanatomía y Arquitectura Foliar. *Lat. Am. J. Pharm.*, 27(4), 568-577.
- Cortés, F. (1982). Cuadernos de Histología Vegetal. *Ed. Marban. Madrid, España*.
- Dilcher, D. L. (1974). Approaches to the Identification of Angiosperm Leaf Remains. *Bot. Rev.*, 40(1), 1-157.
- Fernández N., R. (1993). La familia Rhamnaceae en México. Tesis de doctorado. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. Instituto Politécnico Nacional.
- Fernández N., R. (1996). Rhamnaceae. Flora del Bajío y de Regiones adyacentes (Fascículo 43), 1-69.
- Fernandez N., R. (2010). Nombres comunes, etnobotánica y distribución geográfica del género *Colubrina* (Rhamnaceae) en México. *Revista Científica UDO Agrícola*, 10(1), 7-22.
- Fernández-Nava, R., Arregín Sánchez, M. L., & Jorge Cruz, C. Y. (2024). Características taxonómicas de las especies de *Colubrina* (Rhamnaceae) en México, basadas en la

Recibido:
25/agosto/2024

Aceptado:
20/diciembre/2024

- arquitectura y superficies epidérmicas. *Polibotánica*(57), 1-22. doi:10.18387/polibotanica.57.1
- Gola, G., Negri, G., & Cappelletti, C. (1965). Tratado de Botánica. *Segunda edición*. Ed. Labor, S. A. México.
- Hammer, O., Harper, D. T., & Ryan, P. D. (2001). Past. Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Paleontologia Electronica*, 4(1), 9. Obtenido de <https://past4.software.informer.com/4.3/>
- Hernández P., K., Fernández N., R., & Arreguín S., M. (2021). Arquitectura foliar y anatomía epidérmica de las especies mexicanas del género *Gouania* (Rhamnaceae). *Polibotánica*(52), 151-176.
- Hickey, L. J. (1973). Classification of the Architecture of Dicotyledonous Leaves. *Amer. J. Bot.*, 60(1), 17-33.
- Hickey, L. J. (1974). Clasificación de la arquitectura de las hojas de dicotiledoneas. *Bol. Soc. Argent. Bot.*, 16(1-2), 1-26.
- Hickey, L. J., & Wolfe, J. A. (1975). The Bases of Angiosperms Phylogeny: Vegetative Morphology. *Ann. Mo. Bot. Gard.*(62), 538-589.
- Johnston, M. (1963). Novelities in *Colubrina* including *Cormonema* and *Hybosperma*. *Wrightia*(3), 91-96.
- Johnston, M. (1971). Revision of *Colubrina* (Rhamnaceae). *Brittonia*(23), 2-53.
- Johnston, M. C. (1969). *Colubrina stricta* Engelm ex M. C. Johnston (Rhamnaceae), new species from Texas, Nuevo Leon and Coahuila. *The Southwestern Naturalist*, 14(2), 257. doi:<https://doi.org/10.2307/3668886>
- Martínez, M. (1979). Las Rhamnáceas. En: Flora del Estado de México. Biblioteca Enciclopédica del Estado de México. *Biblioteca Enciclopédica del Estado de México*(1), 282-286.
- Meyer, R., & Meola, S. (1978). Morphological characteristics of leaves and stems of selected Texas Woody plants. *U.S. Department of Agriculture Technical Bulletin*(1564), 1-200.
- Nesom, G. (2013). Taxonomic notes *Colubrina* (Rhamnaceae). *Phytoneuron*(4), 1-21.
- Nesom, G. L. (2023a). The American *Colubrina celtidifolia* (Rhamnaceae) is a member of the Asian genus *Hovenia*. *Phytoneuron*(18), 1-75.
- Nesom, G. L. (2023b). Taxonomic synopsis of *Colubrina* (Rhamnaceae) in Mexico. *Phytoneuron*(19), 1-123.
- Pool, A. (2015). Rhamnaceae. En: Flora Mesoamericana Ulloa U., C., G. Davidse, M. Sousa S., S. Knapp, and F. Chiang (eds.). Universidad Nacional Autónoma de México, Missouri Botanical Garden y The Natural History Museum. Vol. 2, part 3. Pp. 55-88.
- Schirarend, C. (1991). The Systematic Wood anatomy of the Rhamnaceae Juss. (Rhamnales). I. Tribu Zizipheae. *Iawa Bull. n.s.*, 12(4), 359-388.
- Shisode, S. B., & Patil, D. A. (2011). Petiolar anatomy in some Rhamnaceae. *Current Botany*, 2(9), 22-25.
- Standley, P. C. (1923). Rhamnaceae. Trees and Shrubs of Mexico. *Contr. U.S. Nat. Herb.* 23(6), 710-727.
- Wendt, T. (1983). Plantae Uxpanapae I. *Colubrina johnstonii* sp. nov. (Rhamnaceae). *Bol. Soc. Bot. Méx.*(44), 81-90.
- Wiggins, I. L. (1964). Vegetation and Flora of the Sonoran Desert. Stanford University Press. (2), 856-869.
- Wiggins, I. L. (1980). Flora of Baja California. Stanford University Press. Calif. pp 780-787.

Tabla 3. Comparación de la arquitectura foliar y las superficies epidérmicas de las especies estudiadas del género *Colubrina***Table 3.** Comparison of leaf architecture and epidermal surfaces of the studied species of the genus *Colubrina*

Especie	Primera categoría	Segunda categoría	Par de venas secundarias inferiores ramificadas/ no	Tercera categoría	Cuarta categoría	Alimentación diente	Con o sin glándulas posición	Células adaxiales	Células Abaxiales	Tipos de estomas	Base de los tricomas
1.- <i>C. angustior</i>	Pinnada	Craspedódromas, con 6-7 pares de venas secundarias de cada lado	primer par basal ramificado	Reticuladas opuestas percurrentes, en el margen alimentan a los dientes	Reticuladas	Venas tercera categoría alimentan los dientes del margen, pueden o no formar arcos	Sin glándulas	Hexagonales, paredes rectas	Paredes onduladas	Anomocíticos Adaxial ausentes	Sin base radial de células epidérmicas modificadas
2.- <i>C. arborescens</i>	Pinnada	Craspedodroma 3-4 pares de venas secundarias de cada lado	Par inferior no ramificado	Reticuladas opuestas percurrentes	Reticuladas	Margen entero	Distribuidas en la superficie de la hoja	Pentagonales con paredes rectas	Rectangulares con paredes rectas	Anomocíticos ambas superficies	Base radial de células epidérmicas modificadas
3.- <i>C. californica</i>	Pinnada	Broquidódromas 3-4 arcos	Par inferior ramificado, arcos superiores enrollados	Reticuladas alternas percurrentes	Reticuladas	Margen entero	Sin glándulas	Pentagonales con paredes rectas	Pentagonales con paredes rectas	Anomocíticos en ambas superficies	Base radial de células epidérmicas modificadas
Especie	Primera categoría	Segunda categoría	Par de venas secundarias inferiores ramificadas/ o no	Tercera categoría	Cuarta categoría	Alimentación diente	Con o sin glándulas posición	Células adaxiales	Células Abaxiales	Tipos de estomas	Base de los tricomas
4.- <i>C. celtidifolia</i>	Acródroma basal imperfecta con tres venas, las dos externas se ramifican hacia el	Cruzan entre las venas primarias anastomosándose		Poligonales reticuladas con o sin venas libres ramificadas		Las ramificaciones de las venas de primera categoría forman arcos y de ahí deriva una	Sin glándulas	Células hexagonales con paredes rectas	Células hexagonales con paredes rectas	Anomocíticos, abaxiales	Base radiada de células epidérmicas modificadas

Especie	Primera categoría	Segunda categoría	Par de venas secundarias inferiores ramificadas/ no	Tercera categoría	Cuarta categoría	Alimentación diente	Con o sin glándulas posición	Células adaxiales	Células Abaxiales	Tipos de estomas	Base de los tricomas
	margen formando arcos y de ellos sale una vena que entra al diente					vena que alimenta al diente					
5.- <i>C. ehrenbergii</i>	Acródroma basal imperfecta con tres venas con ramificaciones libres	Recorren trayectos paralelos entre las venas primarias y sus ramificaciones		Libres ramificadas			Glándulas en cada diente donde entra una vena de segunda categoría	Pentagonales con paredes rectas	Rectangulares con paredes rectas	Anocíticos ambas superficies	Sin base radial de células epidérmicas modificadas
6.- <i>C. elliptica</i>	Pinnada	Broquidódroma con 3-4 arcos	No ramificados	Reticuladas alternas percurrentes	Reticuladas con o sin venas libres	Margen entero	Con dos glándulas basales	Pentagonal-hexagonales con paredes rectas	Rectangulares con paredes rectas	Anfocíticos abaxial	Sin base radial de células epidérmicas modificadas
7.- <i>C. greggii</i>	Acródroma basal imperfecta con las tres venas primarias ramificadas	reticuladas		Reticuladas alteñas percurrentes		Ramificaciones de venas primarias forman arcos y una vena va al diente	Sin glándulas	Hexagonales paredes rectas	Hexagonales paredes rectas	Anocíticos	Sin base radial de células epidérmicas modificadas
8.- <i>C. heteroneura</i>	Pinnada	Broquidódroma con 5-6 arcos	No ramificada	Reticulada alternas percurrentes	Reticuladas sin venas libres incluidas	Margen entero	Marginales basales	Arreglo irregular con paredes onduladas	Pentagonales con paredes rectas	Adaxial anisocítico y paracítico, abaxial	Sin tricomas

Especie	Primera categoría	Segunda categoría	Par de venas secundarias inferiores ramificadas/ no	Tercera categoría	Cuarta categoría	Alimentación diente	Con o sin glándulas posición	Células adaxiales	Células Abaxiales	Tipos de estomas	Base de los tricomas
										aniscíticos y anomotetracíticos	
9.- <i>C. johnstonii</i>	Pinnada	Broquidódroma con 6-7 arcos	No se ramifica	Reticuladas alternas percurrentes	Reticuladas con una o varias venas ramificadas	Margen entero	Un par basales marginales	Pentagonal paredes rectas	Irregulares paredes ondula-das	Aniscítico abaxial	Sin base radial de células epidérmicas modificadas
10.- <i>C. lanulosa</i>	Pinnada	Craspedódromas, par inferior lateral ramificadas con 5-8 pares de venas secundarias de cada lado	Con ramificaciones	Reticuladas, alternas percurrentes	Reticuladas sin venas incluidas o de tenerlas solo una	Venas de segunda y tercera categoría alimentan los dientes del margen	Sin glándulas	Forma irregular paredes rectas	Forma irregular paredes rectas	Anomotécnicos y anomotetracíticos abaxial	Base radial con células epidérmicas modificadas
11.- <i>C. macrocarpa</i>	Acródroma basal imperfecta con las tres venas primarias ramificadas	Reticuladas		Reticuladas, incluyen venas libres		Venas de segunda y tercera categoría alimentan los dientes del margen	Sin glándulas	Rectangulares paredes rectas	Forma irregular paredes rectas	Aniscíticos y pericítico abaxial	Base radial con células epidérmicas modificadas
12.- <i>C. stricta</i>	Pinnada	Craspedódromas con 5-6 pares de venas	primer par basal no ramificado	Reticuladas, alternas percurrentes	Reticuladas con 1 vena no ramificada	Venas de tercera categoría alimentan	Sin glándulas	Hexagonales paredes rectas	Hexagonales paredes rectas	Anomotécnicos Abaxial	Base radial con células epidérmicas

Espece	Primera categoría	Segunda categoría	Par de venas secundarias inferiores ramificadas/ no	Tercera categoría	Cuarta categoría	Alimentación diente	Con o sin glándulas posición	Células adaxiales	Células Abaxiales	Tipos de estomas	Base de los tricomas
		secundarias de cada lado				los dientes del margen					cas modificadas
13.- <i>C. texensis</i>	Pinnada	Craspedódromas con 3-4 venas	Primer par basal ramificado	Reticuladas alternas percurrentes	Reticuladas con venas 2 o más ramificadas	Venas de segunda categoría y muy pocas de tercera alimentan los dientes del margen	Sin glándulas	Con paredes onduladas	Con paredes onduladas	Anomocítico Abaxial	Base radial con células epidérmicas modificadas
14.- <i>C. triflora</i>	Acródroma basal imperfecta con tres venas	Recorren entre las venas de primera categoría y sus ramificaciones, reticuladas	Ramificadas	Reticuladas con venas libres		Ramificaciones de venas primarias forman arcos y una vena de segunda categoría entra al diente	Presentes en cada diente	Pentagonales con paredes rectas	Pentagonales con paredes rectas	Anomocíticos en ambas superficies	Sin tricomas
15.- <i>C. viridis</i>	Pinnada	Broquidódroma con 3 a 4 arcos	No ramificada	Reticuladas alternas percurrentes	Reticuladas con venas ramificadas	Margen entero	Glándulas esparcidas en la lámina foliar	Rectangulares paredes rectas	Forma irregular paredes onduladas	Anomotrácico en ambas superficies	Sin tricomas
16.- <i>C. yucateensis</i>	Pinnada	Craspedódromas, con 6 a 7 pares de venas secundarias de cada lado	primer par basal ramificado	Reticuladas opuestas percurrentes	Reticuladas sin venas libres incluidas	Venas tercera categoría alimentan los dientes del margen a veces forman arcos	Sin glándulas	Poligonales, paredes rectas	Forma irregular, paredes onduladas	Anomocítico Abaxial	Base radial con células epidérmicas modificadas