



Acta Botanica
Mexicana

Delimitación de especies del complejo *Cercocarpus fothergilloides* (Rosaceae)

Species boundaries among the *Cercocarpus fothergilloides* complex (Rosaceae)

Diana Isabel Trujillo-Juárez^{1,6} , Teresa Terrazas² , Daniel Sánchez^{3,4} , Guadalupe Munguía-Lino^{3,4} ,
Aarón Rodríguez^{4,5} 

Resumen:

Antecedentes y Objetivos: *Cercocarpus* (Dryadoideae, Rosaceae) es un género endémico del centro-oeste de Estados Unidos de América y México. Tres revisiones taxonómicas reconocen de seis a 21 especies, las cuales han sido delimitadas principalmente con base en caracteres morfológicos foliares, y están agrupadas en los complejos *C. ledifolius*, *C. betuloides*, *C. montanus* y *C. fothergilloides*. El complejo *Cercocarpus fothergilloides* incluye cuatro taxones endémicos de México, que presentan variación morfológica y podrían reconocerse más especies. Los objetivos de este trabajo fueron identificar y delimitar las especies del complejo *C. fothergilloides*, determinar si hay correlación de los caracteres con respecto a la latitud y longitud, además de describir la anatomía y arquitectura foliar.

Métodos: Cuantificamos 13 caracteres morfológicos foliares y florales, y ocho anatómicos de la hoja. Utilizamos dos Análisis Discriminantes Canónicos (ADCs) para examinar los datos morfo-anatómicos cuantitativos. Con los caracteres cuantitativos más importantes del ADC y diez caracteres cualitativos morfo-anatómicos y de arquitectura foliar, realizamos un análisis de agrupamiento para reconocer grupos. Efectuamos un análisis de correlación entre los caracteres con latitud y longitud.

Resultados clave: El número de venas secundarias, la longitud de la lámina, de los pedicelos en fruto, del estilo y del fruto fueron los caracteres morfológicos que permitieron diferenciar a las especies. Las características anatómicas del grosor de la hoja y la cutícula, el alto del parénquima en empalizada y de la epidermis, así como la profundidad de la cripta distinguieron a los taxones. El análisis de agrupamiento diferenció siete grupos. No hubo correlación entre la mayoría de los caracteres con latitud y longitud.

Conclusiones: El complejo *Cercocarpus fothergilloides* comprende siete entidades, y tres de ellas son nuevas. Todas se distinguen por combinaciones de caracteres morfológicos, anatómicos y de arquitectura foliar.

Palabras clave: análisis de correlación, Análisis Discriminante Canónico, delimitación de especies, Dryadoideae, morfometría.

Abstract:

Background and Aims: *Cercocarpus* (Dryadoideae, Rosaceae) is an endemic genus to the central-western United States of America and Mexico. Three taxonomic revisions recognize six to 21 species, which have been delimited mainly based on morphological foliar characters and are grouped into the complexes *C. ledifolius*, *C. betuloides*, *C. montanus* and *C. fothergilloides*. The *Cercocarpus fothergilloides* complex includes four taxa endemic to Mexico, but present morphological variation and more species could be recognized. The aims of this work were to identify and delimit the species of the *fothergilloides* complex, establish if the characters correlate with latitude and longitude as well as describe the anatomy and leaf architecture.

Methods: We quantified 13 foliar and floral morphological characters and eight anatomical ones of the leaf. We used two Canonical Discriminant Analyzes (CDAs) to examine the quantitative morpho-anatomical data. With the most important quantitative characters from the CDA and ten qualitative morpho-anatomical and leaf architecture ones, we performed a clustering analysis to recognize groups. A correlation analysis between characters and latitude and longitude was performed.

Key results: The number of secondary veins, the length of the lamina, the fruit pedicel, the style and the fruit were the morphological characters that allowed differentiating species. Anatomical characteristics such as the thickness of the leaf and cuticle, the height of the palisade parenchyma and epidermis, as well as the depth of the crypt distinguished the taxa. The cluster analysis differentiated seven species. There was not a correlation between most characters with latitude and longitude.

Conclusions: The *Cercocarpus fothergilloides* complex comprises seven species and three of these are new. The species are distinguished by combinations of morphological, anatomical and leaf architecture characters.

Key words: Canonical Discriminant Analysis, correlation analysis, Dryadoideae, morphometry, species delimitation.

Adscripciones en la siguiente página.

*Autor para la correspondencia: dianatrujillo2311@gmail.com

Recibido: 23 de enero de 2024.

Revisado: 23 de febrero de 2024.

Aceptado por Rosario Redonda-Martínez: 3 de mayo de 2024.

Publicado Primero en línea: 5 de agosto de 2024.

Publicado Acta Botanica Mexicana 131 (2024).

Citar como: Trujillo-Juárez, D. I., T. Terrazas, G. Munguía-Lino y A. Rodríguez. 2024. Límites entre las especies del complejo *Cercocarpus fothergilloides* (Rosaceae). Acta Botanica Mexicana 131: e2310. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm131.2024.2310>



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

Cercocarpus Kunth (Dryadoideae, Rosaceae) es un género endémico del centro-oeste de Estados Unidos de América y México (Henrickson y Vanden Heuvel, 2014). Las plantas habitan el bosque de *Quercus*, bosque de coníferas, bosque mesófilo de montaña y matorral xerófilo (Martin, 1950; Rzedowski y Calderón de Rzedowski, 2005). *Cercocarpus* agrupa árboles y arbustos con hojas simples, flores carentes de pétalos, con hipantio tubular abierto en un limbo decíduo con cinco sépalos, el gineceo es unicarpelar con un óvulo y su fruto es un aquenio con estilo acrescente similar a una cola (Martin, 1950; Henrickson y Vanden Heuvel, 2014).

En México se registran 9-12 especies de *Cercocarpus* (Vanden Heuvel, 2002; Villaseñor, 2016), pero en general el número reconocido varía de un autor a otro. Schneider (1905b) aceptó diez especies agrupadas en los complejos *C. betulaefolius*, *C. ledifolius* y *C. fothergilloides*. Por su parte, Rydberg (1913) registró 21 sin dividir las en complejos. Más tarde, Martin (1950) propuso seis con 11 variedades en tres complejos. Lis (1992) reconoció diez taxones y ocho variedades agrupadas en los complejos *C. betuloides*, *C. montanus*, *C. ledifolius* y *C. fothergilloides*. Este último es endémico de México e incluye *C. fothergilloides* Kunth, *C. mojadensis* C.K. Schneid., *C. pringlei* (C.K. Schneid.) Rydb. y *C. macrophyllus* C.K. Schneid. Este complejo se caracteriza por presentar hojas con textura coriácea, venas prominentes en el envés y tricomas en las anteras, tiene las hojas más grandes del género y el mayor número de flores por inflorescencia (Martin, 1950). En todas las revisiones, dentro del complejo *C. fothergilloides*, se reconocen cuatro especies.

En sistemática, la delimitación taxonómica es un debate recurrente. Una especie es un grupo de individuos con características morfológicas comunes que no muestran formas intermedias con otros taxones cuando crecen

en simpatría (Mallet, 1995). Esta es la unidad fundamental de la taxonomía (de Queiroz, 2005). Sin embargo, su identificación y delimitación es difícil en muchos casos (Duminil y Di Michele, 2009), por ejemplo, cuando encontramos complejos de especies. Hay tres escenarios que los producen (Freudenstein et al., 2017; Pinheiro et al., 2018): en el primero, la formación de linajes está acompañada por poca variación morfológica; en el segundo, hay modificaciones morfológicas sin cambios genéticos, mientras que el tercero implica surgimiento de especies morfológicamente diferentes a partir de una población ancestral (Freudenstein et al., 2017). El complejo *C. fothergilloides* muestra poca variabilidad genética (Vanden Heuvel y Linder, 2001; Vanden Heuvel, 2002), pero mucha diversidad morfológica (Martin, 1950). La principal fuente de información para separar especies en *Cercocarpus* ha sido la morfología foliar; son pocos los caracteres florales empleados en trabajos taxonómicos porque presentan elevada variación y sobrelape morfológico entre los taxones (Martin, 1950). Lis (1992) estudió la arquitectura foliar de los taxones reconocidos por Martin (1950) y encontró que los patrones de venación ayudan a identificar y diferenciar taxones; sin embargo, revisó poco material y no resolvió los problemas taxonómicos del complejo *C. fothergilloides*. Por su parte, otros autores han documentado que la anatomía es útil en la delimitación taxonómica (Zamora-Natera y Terrazas, 2012; Pacheco-Seixasa et al., 2019) y para describir nuevos taxones de angiospermas (Ceja-Romero et al., 2009). Por lo tanto, esperamos que en el complejo *C. fothergilloides*, la morfología, anatomía y arquitectura foliar aporten información para el reconocimiento y circunscripción de las entidades taxonómicas. Si los caracteres están asociados a la distribución, entonces podríamos explicar su variación. Los objetivos de este trabajo fueron delimitar a las especies del complejo *C. fothergilloides* mediante caracteres morfológicos, anatómicos y de

¹Universidad de Guadalajara, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Maestría en Biosistemática y Manejo de Recursos Naturales y Agrícolas (BIMARENA), Camino Ing. Ramón Padilla Sánchez 2100, 45200 Las Agujas, Zapopan, Jalisco, México.

²Universidad Nacional Autónoma de México, Departamento de Botánica, Instituto de Biología, Apdo. postal 04510, Ciudad de México, México.

³Cátedras CONAHCYT-Universidad de Guadalajara, Departamento de Botánica y Zoología, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara, Camino Ing. Ramón Padilla Sánchez 2100, 45200 Las Agujas, Zapopan, Jalisco, México.

⁴Laboratorios Nacionales CONAHCYT, Laboratorio Nacional de Identificación y Caracterización Vegetal (LaniVeg), Departamento de Botánica y Zoología, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara, Camino Ing. Ramón Padilla Sánchez 2100, 45200 Las Agujas, Zapopan, Jalisco, México.

⁵Universidad de Guadalajara, Herbario Luz María Villarreal de Puga del Instituto de Botánica (IBUG), Departamento de Botánica y Zoología, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Camino Ing. Ramón Padilla Sánchez 2100, 45200 Las Agujas, Zapopan, Jalisco, México



arquitectura foliar, y determinar si hay correlación de dichos caracteres con respecto a latitud y longitud. Además, describir la anatomía y arquitectura foliar de los taxones agrupados en el complejo *C. fothersgilloides*.

Materiales y Métodos

Identificación de taxones putativos

En la revisión de especímenes depositados en las colecciones científicas consultadas, identificamos las cuatro especies del complejo *C. fothersgilloides*. En la determinación de especies incluimos los trabajos de Schneider (1905a, b), Rydberg (1913), Martin (1950) y Lis (1992). Además, encontramos tres morfoespecies que no pudieron ser identificadas o relacionadas con ninguna de las especies reconocidas previamente. En el Cuadro 1 está la lista de taxones estudiados en este trabajo, los nombres de los estados donde se distribuyen fueron abreviados de acuerdo con INEGI (2020).

Caracteres morfológicos cuantitativos

Se revisaron y fotografiaron 104 especímenes del complejo *Cercocarpus fothersgilloides* (Apéndice 1). El material incluyó ejemplares herborizados depositados en los herbarios ENCB (Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional), FCME (Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM)), IBUG (Instituto de Botánica, Universidad de Guadalajara), IEB (Cen-

Cuadro 1: Especies putativas examinadas del complejo *Cercocarpus fothersgilloides* y su distribución. Los nombres de los estados donde se distribuyen fueron abreviados de acuerdo con INEGI (2020).

Especies	Distribución
<i>Cercocarpus fothersgilloides</i> Kunth	Oax., Pue., Ver.
<i>Cercocarpus macrophyllus</i> C.K. Schneid.	Ags., Cd.Mx., Coah., Col., Dgo., Hgo., Jal., N.L., Oax., Qro., Tamps., Ver., Zac.
<i>Cercocarpus mojadensis</i> C.K. Schneid.	Chih., Coah., Dgo., Hgo., N.L., Qro., Tamps., Zac.
<i>Cercocarpus pringlei</i> (C.K. Schneid.) Rydb.	Oax., Pue.
<i>Cercocarpus</i> sp. 1	Gro.
<i>Cercocarpus</i> sp. 2	Coah., N.L.
<i>Cercocarpus</i> sp. 3	Pue., Ver.

tro Regional del Bajío, Instituto de Ecología, A.C.), MEXU (Instituto de Biología, UNAM) y UAMIZ (Departamento de Biología, Universidad Autónoma Metropolitana Iztapalapa) (acrónimos citados de acuerdo con Thiers, 2022). También se incluyó material obtenido de recolectas en campo, e imágenes de los tipos nomenclaturales depositados en JSTOR Global Plants (JSTOR, 2022). Trece caracteres vegetativos y florales, de posible importancia taxonómica, fueron cuantificados (Cuadro 2, Fig. 1). Para cada uno de los caracteres se efectuaron hasta diez mediciones por ejemplar, con el programa ImageJ v. 1.52a (Abràmoff et al., 2004; Rasband, 2019).

Caracteres anatómicos cuantitativos

Se examinaron 25 especímenes provenientes de recolectas de campo y ejemplares depositados en los herbarios

Cuadro 2: Caracteres morfológicos y anatómicos utilizados en los Análisis discriminante Canónico y sus acrónimos.

Acrónimo	Carácter
Morfológico	
LLAM	Largo de la lámina
ALAM	Ancho de la lámina
LPEC	Largo del peciolo
LESP	Largo de la estípula
NSEC	Número de pares de venas secundarias
NFL	Número de flores por inflorescencia
LPFL	Largo del pedicelo en flor
LBRAC	Largo de la bráctea
LHIP	Largo del hipantio
ALIM	Ancho del limbo
LSEP	Largo del sépalo
LPFR	Largo del pedicelo en el fruto
LFR	Largo del fruto
LEST	Largo del estilo en el fruto
Anatómicos	
GHJ	Grosor de la hoja
PCRIP	Profundidad de la cripta
CUT	Grosor de la cutícula
EPI	Alto de la epidermis
HIPO	Alto de la hipodermis
EMP	Alto del parénquima en empalizada
LOC	Largo de las células oclusivas
AOC	Ancho de las células oclusivas

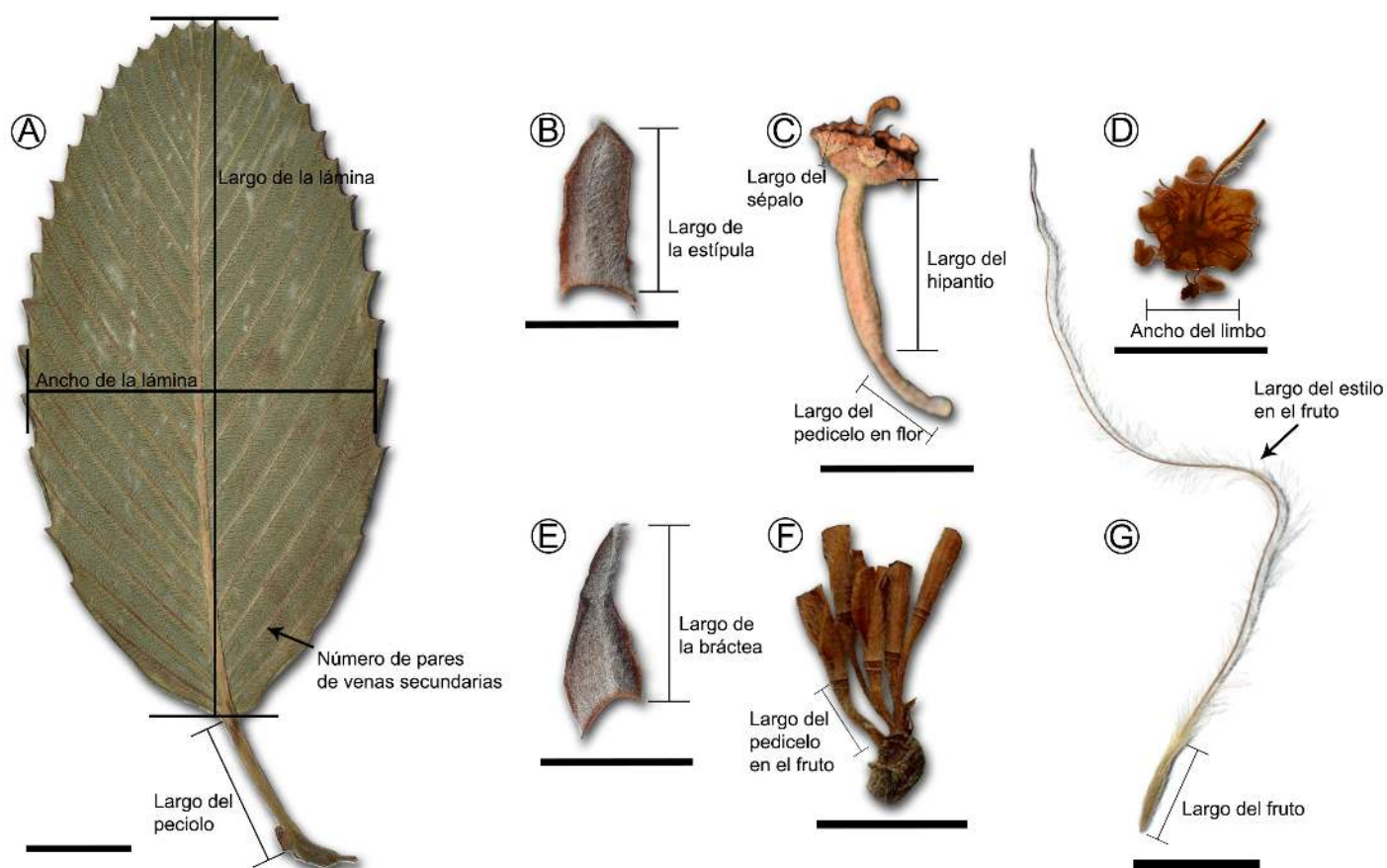


Figura 1: Algunos caracteres morfológicos cuantitativos incluidos en los Análisis Discriminantes Canónicos. Las flechas y líneas indican cómo se midió cada carácter. A. hoja de *Cercocarpus macrophyllus* C.K. Schneid.; B. estípula de *Cercocarpus* sp. 1; C. flor de *C. mojadensis* C.K. Schneid.; D. limbo de *Cercocarpus* sp. 1; E. bráctea de *Cercocarpus* sp. 1; F. inflorescencia de *Cercocarpus* sp. 2; G. fruto de *C. macrophyllus* C.K. Schneid. Escala: 1 cm en A, F, G y 0.5 cm en B-E.

FCME, IBUG y MEXU (Apéndice 2). Se tomando muestras de hoja de los ejemplares se hirvieron durante 10-20 min en una parrilla eléctrica (AR-300 Fabricantes Feligneo, Zapopan, México) con agua corriente. Una vez hidratadas, se cortaron y se utilizó solamente el tercio medio de la lámina. Estos pedazos se colocaron en NaOH al 20% hasta obtener una coloración uniforme. Posteriormente, fueron colocados en etilendiamina al 50% durante 72 h.

Los fragmentos de hojas se insertaron en una zanaforia para darles soporte y poder realizar los cortes a 50 μ m en un micrótopo de rotación (RM2125 Leica, Wetzlar, Alemania). La mitad de los cortes fueron aclarados con cloro al 50%. La tinción se realizó con safranina-verde rápido y el montaje en resina sintética (Ruzin, 1999).

Las fotografías de los cortes se obtuvieron con un microscopio (BX51 Olympus, Tokio, Japón) y las mediciones fueron realizadas con el programa Image Pro-plus v. 7.1 (Image Pro-plus, 2019). Al final, se analizaron ocho caracteres (Cuadro 2, Fig. 2).

Caracteres cualitativos

Se construyó una matriz de caracteres morfológicos foliares y florales, anatómicos y de arquitectura foliar con base en la revisión de los ejemplares de herbario que están sintetizados en el Cuadro 3. El análisis de la arquitectura foliar implicó identificar y describir los patrones de venación. Se utilizó el segundo tercio de la hoja con la vena media, una región intercostal y el margen (Martínez-Cabrera et al., 2007). Las hojas se colocaron en NaOH



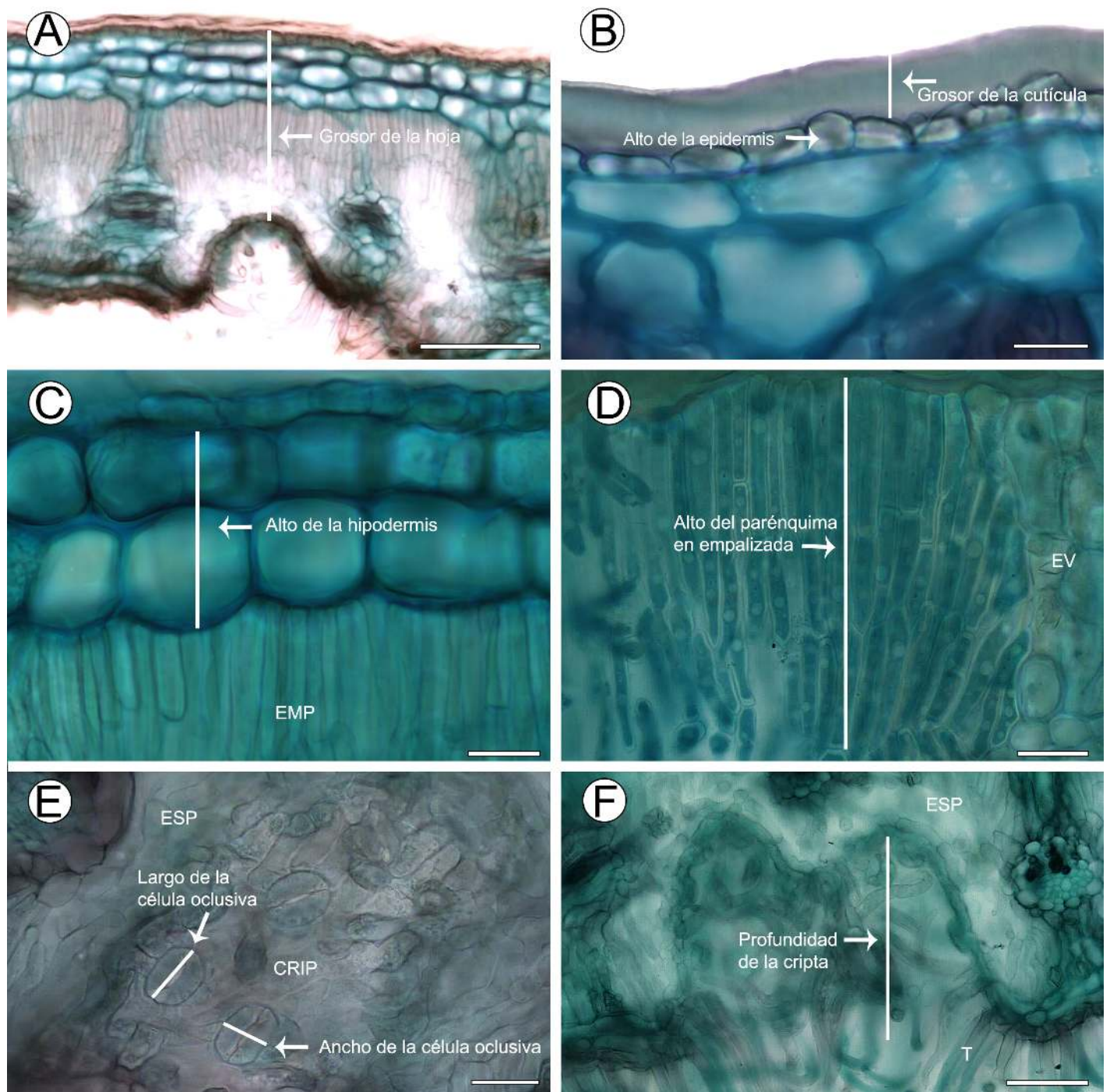


Figura 2: Caracteres anatómicos cuantitativos incluidos en los Análisis Discriminantes Canónicos. Las flechas y líneas indican cómo medimos cada carácter. A. hoja de *Cercocarpus macrophyllus* C.K. Schneid.; B. detalle de la cutícula y epidermis de *Cercocarpus pringlei* (C.K. Schneid.) Rydb.; C. hipodermis de *C. mojadensis* C.K. Schneid.; D. parénquima en empalizada de *C. macrophyllus* C.K. Schneid.; E. aparatos estomáticos de *C. fothergilloides* Kunth; F. cripta de *C. fothergilloides*. Abreviaciones. EMP=parénquima en empalizada. ESP=parénquima esponjoso. EV=extensión de la vaina. CRIP=cripta. T=tricomos. Escala: 100 μ m en A, 20 μ m en B-E, 50 μ m en F.

al 20% durante 24 h a temperatura ambiente y 1 h en la estufa (ED26 Binder, Tuttlingen, Alemania) a 60 °C. Posteriormente, se aclararon en cloro al 50% hasta que tuvieron una coloración uniforme para después enjuagar con agua corriente.

La deshidratación del tejido se hizo con diferentes concentraciones de alcohol (50%, 70%, 96%), cada uno por 24 h. Después, se dejaron en solución aclaradora durante 72-94 h (Martínez-Cabrera et al., 2007). Pasado ese tiempo, se



lavarón en alcohol al 96% por 30 min, posteriormente, fueron colocadas en alcohol al 96% durante 24 h. La tinción se realizó con safranina por 1 h. Por último, las muestras estuvieron en xilol durante 24 h para finalmente montarlas en resina sintética (Ruzin, 1999).

Análisis estadísticos

Se realizaron dos Análisis Discriminantes Canónicos (ADCs) con los programas R (R Core Team, 2018) y SAS® v. 2.8 (SAS Institute Inc., 2018). El primer ADC analizó los caracteres morfológicos vegetativos y florales; el segundo los caracteres anatómicos. Las variables dependientes fueron las cuatro especies del complejo *C. fothergilloides* y las tres morfoespecies. Las variables independientes fueron los caracteres cuantitativos.

Los caracteres morfológicos y anatómicos se analizaron por separado para determinar la capacidad de cada uno para discriminar a las especies. Los gráficos se generaron en el programa RStudio v. 1.2.5033 (RStudio Team, 2019) mediante la paquetería ggplot2. Los datos se transformaron con logaritmo natural para cumplir con los supuestos paramétricos (Hair et al., 1999). Se incluyó el análisis de distancias cuadradas de Mahalanobis para determinar si había diferencias significativas entre los centroides de los grupos (especies). Con base en los ADCs, el programa SAS realizó un Análisis Discriminante Clasificadorio (ACC). Para clasificar las variables cuantitativas a partir de grupos conocidos, las observaciones se catalogan en los grupos ya establecidos con base en la similitud de sus características (Sánchez et al., 2013; 2020). Del ACC se obtiene un porcentaje de clasificación que indica cuántas observaciones se ubicaron en cada grupo.

El análisis de agrupamiento se realizó en el programa STATISTICA v. 7.0 (StaSoft, 2004). Este incluyó a los 25 individuos analizados con anatomía foliar, que representan los grupos recuperados por los análisis discriminantes. Para ello, se hizo una matriz de datos con el promedio de los caracteres cuantitativos con mayor aporte en la discriminación de grupos en los ADCs. Además, se incluyeron diez caracteres cualitativos (Cuadro 3). La matriz de similitud se realizó con base en Distancias Euclidianas. El dendograma se construyó con el Método de Agrupamiento en Pares no

Cuadro 3: Caracteres cualitativos incluidos en el UPGMA, sus acrónimos y los estados de carácter. Entre paréntesis se muestra la codificación de los estados de cada carácter.

Acrónimo	Carácter	Estado de carácter
FLAM	Forma de la lámina	estrechamente elíptica (0); elíptica (1); ampliamente elíptica (2); estrechamente ovada (3); ovada (4); obovada (5)
MAR	Tipo de margen	aserrado (0); crenado (1)
REV	Margen revoluto	ausente (0); presente (1)
PUB	Tipo de pubescencia en el envés de la hoja	serícea (0); tomentosa (1); tomentulosa (2); tomentosa/vilosa o pilosa (3); glabra (4)
VMAD	Forma de la vena media adaxialmente	plana (0); con una depresión (1)
VMAB	Forma de la vena media abaxialmente	ligeramente convexa (0); convexa-redonda (1)
VSEC	Tipo de venación secundaria	craspedódroma (0); eucamptódroma (1)
VENU	Vénulas	ausentes (0); sin ramificar (1); una vez ramificadas (2)
VMAR	Venación marginal	ausente (0); abierta (1); arco (2)
PUBHIP	Tipo de pubescencia en el hipantio	serícea (0); vilosa (1); tomentosa-pilosa (2)

Ponderados utilizando Promedios Aritméticos (UPGMA) y se buscó la distancia mínima en la cual se pudieran recuperar las descritas del complejo *C. fothergilloides* (Sánchez et al., 2020).

Se ejecutó un análisis de correlación de Pearson entre los caracteres cuantitativos con mayor contribución en los ADCs con respecto a la latitud y la longitud, ya que ambas distancias se han utilizado para explicar la variación morfo-anatómica con respecto a la distribución geográfica (Terrazas et al., 2008; Ramírez-Díaz, 2016). Los registros que carecían de latitud y longitud fueron georreferenciados con Google Earth Pro v. 7.3 (Google Inc., 2020). Los análisis de correlación se realizaron en el programa PAST v. 3.16 (Hammer et al., 2001). El coeficiente de correlación estimó el grado de covariación lineal entre las variables cuantitativas. Una correlación alta tuvo coeficientes >0.7.



Descripción de la morfología, arquitectura y anatomía foliar

La descripción morfológica de la hoja, su arquitectura y anatomía se realizaron con base en la terminología de Metcalfe y Chalk (1950), Hickey (1973), Cutler et al. (2008) y Ellis et al. (2009). Las descripciones de la arquitectura y anatomía fueron hechas con base en la lista de caracteres utilizada por Mortenson (1973) y Lis (1992).

Resultados

Con base en la información de los trabajos consultados y la revisión de ejemplares, reconocimos siete taxones: *C. fothergilloides*, *C. macrophyllus*, *C. mojadensis*, *C. pringlei*, *Cercocarpus* sp. 1, *Cercocarpus* sp. 2 y *Cercocarpus* sp. 3. La revisión de literatura y de los ejemplares de herbario permitió generar la lista de caracteres cuantitativos y la matriz cualitativa (Cuadros 2, 3). Estos caracteres se evaluaron con los análisis estadísticos.

Análisis discriminante con caracteres morfológicos

La tres primeras funciones del ADC explicaron 67.3%, 18.4% y 9.6% de la variación (95.3%) (lambda de Wilks $p < 0.05$). La variación de las dos primeras funciones se muestra en la figura 3A y fue posible reconocer cinco grupos con los extremos de la variación traslapados entre ellos.

Los coeficientes canónicos mostraron que, en la primera función el número de pares de venas secundarias (NSEC) y largo de la lámina (LLAM) fueron los caracteres con mayor contribución (Cuadro 4). *Cercocarpus macrophyllus*, *Cercocarpus* sp. 1 y *C. pringlei* se separaron en los valores positivos de la primera función al presentar hojas más largas y mayor número de pares de venas secundarias (Figs. 3A, 4A, B). Por su parte, en los valores negativos se encontraron *C. fothergilloides*, *C. mojadensis*, *Cercocarpus* sp. 2 y *Cercocarpus* sp. 3, ya que estas tienen hojas de menor tamaño y menos número de venas secundarias.

En la segunda función, la longitud del pedicelo en el fruto (LPFR) y el estilo en el fruto (LEST) tuvieron la mayor contribución (Cuadro 4). *Cercocarpus macrophyllus* se agrupó en los valores negativos de la segunda función por presentar pedicelos más largos en el fruto, mientras que *C. fothergilloides* y *Cercocarpus* sp. 3 estuvieron en los valores

negativos de la segunda función por tener pedicelos de al menos 1 mm en los frutos (Fig. 4C). Entre los valores negativos y positivos se agruparon *C. mojadensis*, *C. pringlei* y *Cercocarpus* sp. 2, las cuales presentan estilos de mayor longitud en los frutos maduros.

Por último, en la tercera función, largo del fruto (LFR) y ancho de la lámina (ALAM) fueron los caracteres con mayor aporte para discriminar grupos (Cuadro 4, Apéndice 3). *Cercocarpus mojadensis*, *C. pringlei* y *Cercocarpus* sp. 2 se traslaparon en los extremos de variación (Fig. 3A).

Las distancias cuadradas de Mahalanobis (D2) mostraron diferencias significativas ($p < 0.05$) entre los siete taxones. Las especies menos distantes fueron *C. mojadensis* y *Cercocarpus* sp. 2. En contraste, las más alejadas fueron *C. macrophyllus* y *Cercocarpus* sp. 3 (Cuadro 5). El porcentaje de clasificación de *C. macrophyllus*, *Cercocarpus* sp. 2, *C. fothergilloides* y *Cercocarpus* sp. 1 superó el 85% (Cuadro 6). Por el contrario, *C. mojadensis*, *C. pringlei* y *Cercocarpus* sp. 3 presentaron bajos porcentajes de clasificación.

Análisis discriminante con caracteres anatómicos

La tres primeras funciones del ADC explicaron 56.09%, 29.58% y 8.13% de la variación, que en total sumó 93.8% (lambda de Wilks $p < 0.05$). El gráfico de las dos primeras

Cuadro 4: Coeficientes canónicos de los Análisis Discriminantes Canónicos de los caracteres morfológicos. En negritas se indican los caracteres que mejor discriminan a los grupos. Los acrónimos corresponden a los que están citados en el Cuadro 2.

Caracteres	Can1	Can2	Can3
LLAM	0.302	0.146	0.191
ALAM	0.163	0.271	-0.318
LPEC	0.135	0.158	-0.135
LESP	0.121	0.219	-0.296
NSEC	0.558	-0.215	0.387
NFL	0.234	0.057	-0.234
LPFL	0.223	-0.299	-0.040
LBRAC	0.082	0.022	0.064
LHIP	-0.11	0.122	0.212
ALIM	0.161	-0.073	0.271
LSEP	0.034	-0.046	0.201
LPFR	0.121	-0.904	-0.294
LFR	0.001	0.129	0.491
LEST	0.021	0.391	-0.558

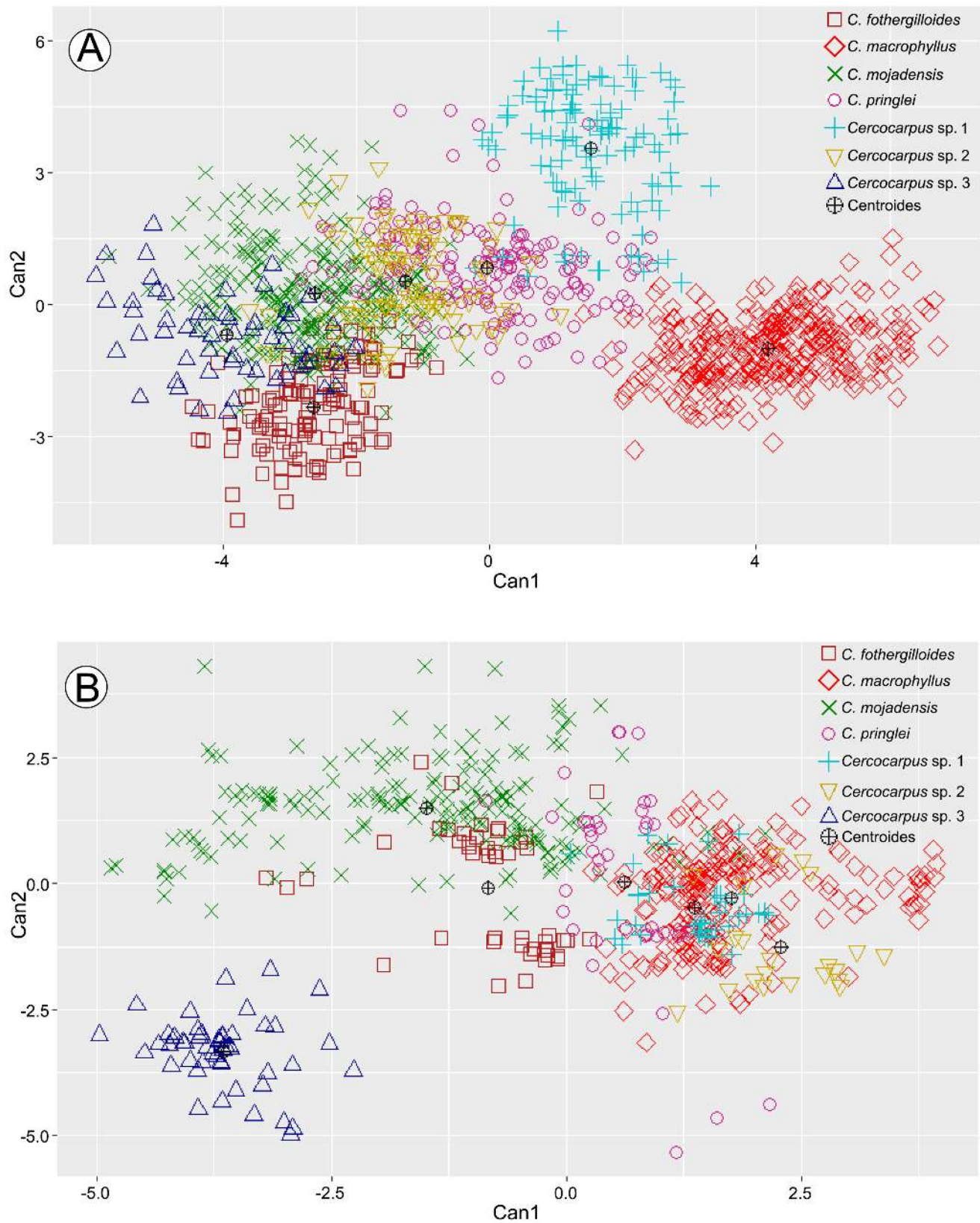


Figura 3: Gráficas de los Análisis Discriminantes Canónicos. A. dos primeras funciones del ADC de los caracteres morfológicos; B. dos primeras funciones del ADC de los caracteres anatómicos. Abreviaciones. Can1=primera función canónica. Can2=segunda función canónica.



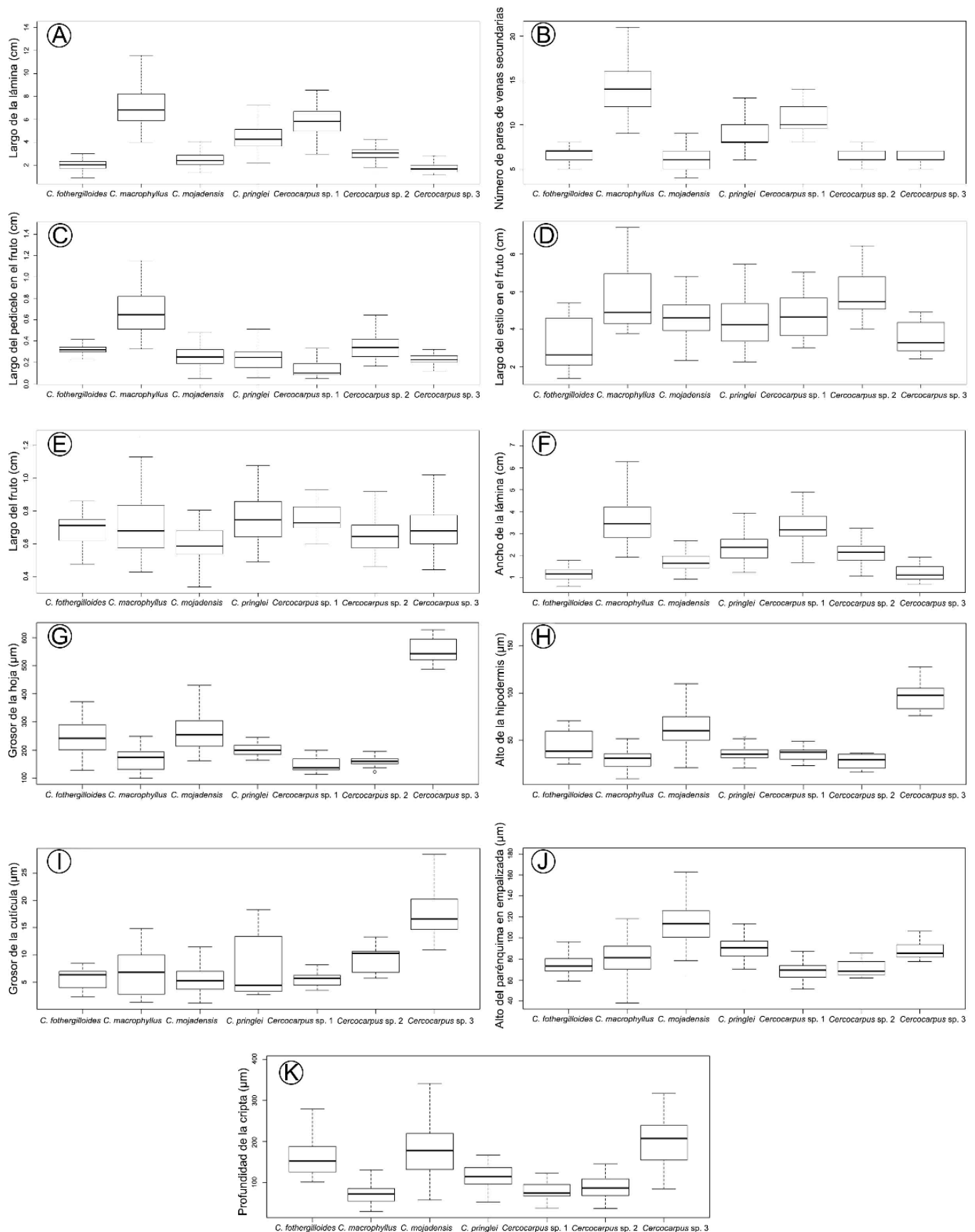


Figura 4: Diagramas de caja y bigotes de los once caracteres con mayor carga en los Análisis Discriminantes Canónicos. El primer y tercer cuartil se representan por la caja. La mediana se indica por la línea adentro de la caja. Los bigotes indican los valores mínimos y máximos de cada variable.



funciones (Fig. 3B) separó cuatro grupos con amplia variación.

Los coeficientes canónicos mostraron que en la primera función el grosor de la hoja (GHJ) y alto de la hipodermis (HIPO) mostraron la mayor contribución (Cua-

dro 7). En los valores negativos de la primera función canónica se agruparon *Cercocarpus* sp. 3, *C. mojadensis* y *C. fothergilloides* estas presentaron hojas más gruesas e hipodermis más altas (Fig. 4G-H), mientras que *C. macrophyllus*, *C. pringlei*, *Cercocarpus* sp. 1 y *Cercocarpus*

Cuadro 5: Distancias cuadradas de Mahalanobis en los Análisis Discriminantes Canónicos de los caracteres morfológicos p<0.05.

Especies	<i>Cercocarpus fothergilloides</i> Kunth	<i>Cercocarpus macrophyllus</i> C.K. Schneid.	<i>Cercocarpus mojadensis</i> C.K. Schneid.	<i>Cercocarpus pringlei</i> (C.K. Schneid.) Rydb.	<i>Cercocarpus</i> sp. 1	<i>Cercocarpus</i> sp. 2	<i>Cercocarpus</i> sp. 3
<i>C. fothergilloides</i> Kunth	0						
<i>C. macrophyllus</i> C.K. Schneid.	52.69	0					
<i>C. mojadensis</i> C.K. Schneid.	14.20	48.54	0				
<i>C. pringlei</i> (C.K. Schneid.) Rydb.	19.56	24.35	12.24	0			
<i>Cercocarpus</i> sp. 1	52.70	30.35	33.19	12.63	0		
<i>Cercocarpus</i> sp. 2	22.42	35.89	4.56	13.84	26.39	0	
<i>Cercocarpus</i> sp. 3	11.47	70.73	10.06	22.99	52.28	22.40	0

Cuadro 6: Porcentaje de clasificación de las observaciones en los Análisis Discriminantes Clasificatorios de los caracteres morfológicos. El primer número indica el número de observaciones y el segundo, el porcentaje al que equivale el primero con respecto al total de observaciones.

Especies	<i>Cercocarpus fothergilloides</i> Kunth	<i>Cercocarpus macrophyllus</i> C.K. Schneid.	<i>Cercocarpus mojadensis</i> C.K. Schneid.	<i>Cercocarpus pringlei</i> (C.K. Schneid.) Rydb.	<i>Cercocarpus</i> sp. 1	<i>Cercocarpus</i> sp. 2	<i>Cercocarpus</i> sp. 3	Total
<i>C. fothergilloides</i> Kunth	116/87.22		11/8.27				6/4.51	133
<i>C. macrophyllus</i> C.K. Schneid.		307/98.40		4/1.28		1/0.32		312
<i>C. mojadensis</i> C.K. Schneid.	3/1.04		212/73.36	9/3.11		52/17.99	13/4.50	289
<i>C. pringlei</i> (C.K. Schneid.) Rydb.	3/1.67	5/2.78	6/3.33	147/81.67	12/6.67	6/3.33	1/0.56	180
<i>Cercocarpus</i> sp. 1		5/4.50		7/6.31	97/87.39	2/1.80		111
<i>Cercocarpus</i> sp. 2			5/5.15			92/94.85		97
<i>Cercocarpus</i> sp. 3	4/6.90		5/8.62				49/84.48	58

sp. 2 se agruparon en los valores positivos, al tener hojas más delgadas (Fig. 4G).

En la segunda función, grosor de la cutícula (CUT) y alto del parénquima en empalizada (EMP) fueron los caracteres con mayor importancia (Cuadro 7). En los valores negativos de la segunda función canónica se separó *Cercocarpus* sp. 3, taxón que presentó las cutículas más gruesas (Fig. 4I). En los valores positivos se discriminó *C. mojadensis* por tener el parénquima en empalizada más alto.

Cuadro 7: Coeficientes canónicos de los Análisis Discriminantes Canónicos de los caracteres anatómicos. En negritas se indican los caracteres que mejor discriminan a los grupos en cada función canónica. Los acrónimos corresponden a los que están citados en el Cuadro 2.

Caracteres	Can1	Can2	Can3
GHJ	-0.774	-0.644	-0.262
PCRIP	-0.132	0.584	1.062
CUT	0.481	-0.682	0.054
EPI	0.151	-0.262	-0.365
HIPO	-0.652	-0.078	-0.283
EMP	0.193	0.892	-0.725
LOC	0.097	-0.039	-0.407
AOC	-0.097	-0.029	0.272

Mientras que, en la tercera función, la profundidad de la cripta (PCRIP) fue el carácter con mayor contribución (Cuadro 7, Apéndice 3). *Cercocarpus fothergilloides* y *C. mojadensis* se traslaparon en los extremos de variación. En los valores negativos y positivos de la segunda función canónica fueron incapaces de distinguir entre *C. macrophyllus*, *C. pringlei*, *Cercocarpus* sp. 1 y *Cercocarpus* sp. 2.

No obstante, las distancias cuadradas de Mahalanobis (D2) resultaron significativas ($p<0.05$) entre todas. *Cercocarpus pringlei* y *Cercocarpus* sp. 1 fueron las menos distantes. En el otro extremo, las más alejadas fueron *Cercocarpus* sp. 3 y *Cercocarpus* sp. 2. (Cuadro 8). *Cercocarpus fothergilloides* y *Cercocarpus* sp. 2 tuvieron un porcentaje de clasificación mayor del 85% (Cuadro 9) y *Cercocarpus* sp. 3 registro una clasificación correcta de 100%. En *C. macrophyllus*, *C. mojadensis*, *C. pringlei* y *Cercocarpus* sp. 1, el porcentaje de clasificación fue bajo (Cuadro 9).

Análisis de agrupamiento

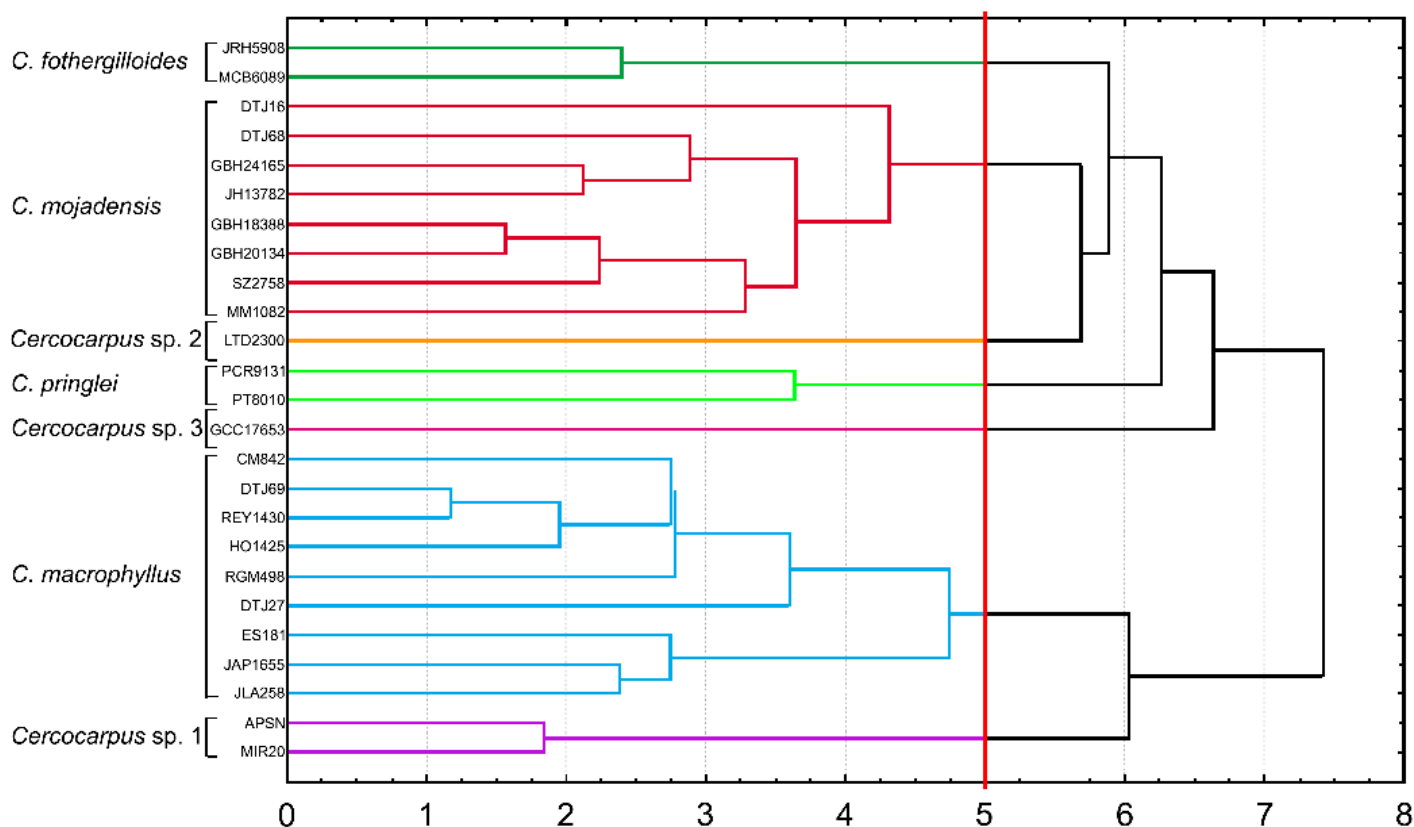
Establecimos un umbral en la distancia mínima en la que se separaron las cuatro especies descritas del complejo *C. fothergilloides*. De esta forma, a cinco unidades de Distancia Euclidiana (Fig. 5) recuperamos siete grupos que corresponden a

Cuadro 8: Distancias cuadradas de Mahalanobis en los Análisis Discriminantes Canónicos de los caracteres anatómicos $p<0.05$.

Especies	<i>Cercocarpus fothergilloides</i> Kunth	<i>Cercocarpus macrophyllus</i> C.K. Schneid.	<i>Cercocarpus mojadensis</i> C.K. Schneid.	<i>Cercocarpus pringlei</i> (C.K. Schneid.) Rydb.	<i>Cercocarpus</i> sp. 1	<i>Cercocarpus</i> sp. 2	<i>Cercocarpus</i> sp. 3
<i>C. fothergilloides</i> Kunth	0						
<i>C. macrophyllus</i> C.K. Schneid.	12.96	0					
<i>C. mojadensis</i> C.K. Schneid.	8.98	14.02	0				
<i>C. pringlei</i> (C.K. Schneid.) Rydb.	7.57	3.10	7.38	0			
<i>Cercocarpus</i> sp. 1	10.55	3.71	14.28	2.59	0		
<i>Cercocarpus</i> sp. 2	18.59	6.18	24.99	5.88	5.01	0	
<i>Cercocarpus</i> sp. 3	25.50	38.57	28.04	30.58	36.05	43.44	0

Cuadro 9: Porcentaje de clasificación de las observaciones de los Análisis Discriminantes Clasificatorios con caracteres anatómicos. El primer número indica el número de observaciones y segundo, el porcentaje al que equivale el primero con respecto al total de observaciones.

Especies	<i>Cercocarpus fothergilloides</i> Kunth	<i>Cercocarpus macrophyllus</i> C.K. Schneid.	<i>Cercocarpus mojadensis</i> C.K. Schneid.	<i>Cercocarpus pringlei</i> (C.K. Schneid.) Rydb.	<i>Cercocarpus</i> sp. 1	<i>Cercocarpus</i> sp. 2	<i>Cercocarpus</i> sp. 3	Total
<i>C. fothergilloides</i> Kunth	43/93.48		1/2.17	2/4.35				46
<i>C. macrophyllus</i> C.K. Schneid.	1/0.49	145/71.43		13/6.40	39/19.21	5/2.46		203
<i>C. mojadensis</i> C.K. Schneid.	7/3.87	3/1.66	150/82.87	16/8.84		3/1.66	2/1.10	181
<i>C. pringlei</i> (C.K. Schneid.) Rydb.	4/10.00	2/5.00	5/12.50	26/65.00		3/7.50		40
<i>Cercocarpus</i> sp. 1	1/2.38	2/4.76		5/11.90	29/69.05	5/11.90		42
<i>Cercocarpus</i> sp. 2					2/9.09	20/90.91		22
<i>Cercocarpus</i> sp. 3							49/100	49

**Figura 5:** Dendrograma obtenido mediante el UPGMA que combina los caracteres cuantitativos morfológicos y anatómicos, además de caracteres cualitativos del complejo *Cercocarpus fothergilloides* Kunth. El análisis distingue siete especies al hacer un corte de cinco Distancias Euclidianas (línea roja).

C. fothergilloides, *C. macrophyllus*, *C. mojadensis*, *C. pringlei*, *Cercocarpus* sp. 1, *Cercocarpus* sp. 2 y *Cercocarpus* sp. 3.

Análisis de correlación con variables geográficas

El análisis de correlación mostró que la profundidad de la cripta (PCRIP) y grosor de la cutícula (CUT) tuvieron altos coeficientes de correlación con la latitud y longitud en *C. fothergilloides*. Mientras que en *C. pringlei* fueron el grosor de la hoja (GHJ) y CUT. Por último, el GHJ tuvo correlación positiva con la latitud y negativa con la longitud en *Cercocarpus* sp. 1 (Cuadro 10).

Descripciones de arquitectura y anatomía foliar

Cercocarpus Kunth, Nov. Gen. Sp. 6: 233-234, pl. 559. 1823.

TIPO: *Cercocarpus fothergilloides* Kunth.

Hojas simples, alternas o en braquiblastos; pecioladas, láminas nanofilas, microfilas, notofilas y mesofilas, suborbiculares, elípticas, ovadas u obovadas; margen dentado, rara vez entero, crenado, aserrado, frecuentemente revoluto; vena primaria recta, venación secundaria pinna-da, craspedódroma, a veces eucamptódroma, venación

terciaria percurrente, con venas de cuarto y quinto orden, aréolas bien desarrolladas y vénulas presentes o ausentes; dientes con venación secundaria; hojas hipostomáticas, estomas en criptas, isolaterales, en vista superficial células epidérmicas no isodiamétricas, con paredes anticlinales y periclinales rectas, con tricomas en la superficie abaxial, especialmente en las criptas, tricomas unicelulares, estomas anomocíticos; en sección transversal, hojas 100-630 µm de grosor, adaxial y abaxialmente con cutícula lisa, epidermis simple, la adaxial de menor altura, estomas por encima del nivel de la epidermis, hipodermis adaxial 2-3 estratos, con menor número de estratos y discontinua en la superficie abaxial; mesofilo heterogéneo, parénquima en empalizada ocupando la mayor parte de la lámina, empalizada adaxial 2-3 estratos, continuo, empalizada abaxial 1 estrato, de menor grosor, discontinuo, con células más pequeñas, esponjoso con células braciformes, con amplios espacios intercelulares, especialmente cerca de las criptas, haces vasculares colaterales o anficribales, con vainas de parénquima, en las venas secundarias extensiones de la vaina proyectadas hacia la hipodermis adaxial, en las venas de órdenes superiores extensiones de la vaina orientadas hacia la superficie adaxial y abaxial, a veces colenquimatosas hacia la superficie abaxial; vena media plana o con una depresión adaxialmente, ligeramente proyectada a cóncava abaxialmente, cutícula de

Cuadro 10: Coeficientes de correlación de Pearson entre los caracteres con mayor aporte en la discriminación de grupos en los ADCs y la latitud (LAT) y longitud (LONG). El * indica los valores de p<0.05. En negritas se muestran los valores altos de correlación. Los acrónimos corresponden a los que están citados en el Cuadro 2.

	<i>Cercocarpus fothergilloides</i> Kunth		<i>Cercocarpus macrophyllus</i> C.K. Schneid.		<i>Cercocarpus mojadensis</i> C.K. Schneid.		<i>Cercocarpus pringlei</i> (C.K. Schneid.) Rydb.		<i>Cercocarpus</i> sp. 1		<i>Cercocarpus</i> sp. 2		<i>Cercocarpus</i> sp. 3	
	LAT	LONG	LAT	LONG	LAT	LONG	LAT	LONG	LAT	LONG	LAT	LONG	LAT	LONG
LLAM	0.4*	0.22*	-0.4*	-0.32*	-0.51*	-0.34*	-0.44*	0.11	-0.35*	0.26*	-0.24*	-0.15	-0.06	0.27*
ALAM	0.35*	0.26*	-0.22*	-0.21*	-0.23*	-0.02	-0.33*	0.21*	-0.17	0.28*	-0.2*	-0.13	0.15	0.01
NSEC	-0.2*	0.04*	-0.35*	-0.43*	-0.5*	-0.48*	-0.26*	-0.09	0.2*	0.67*	-0.21*	-0.5*	0.37*	-0.2
LPFR	0.03	-0.04	-0.05	0.23*	-0.52*	-0.23*	-0.61*	-0.11	0.07	0.09	0.07*	-0.4*	0.35*	-0.26*
LFR	0.1	-0.02	-0.02	0.23*	-0.2*	-0.01	0.04	-0.75*	0.05	-0.24*	0.08	-0.3*	0.44*	-0.5*
LEST	0.28*	0.08	-0.16*	0.17*	-0.22*	-0.25*	-0.41*	-0.28*	0.15	-0.15	0.02	-0.1	0.15	-0.25*
GHJ	-0.63*	-0.63*	0.2*	-0.2*	-0.5*	-0.4*	0.7*	0.7*	0.8*	-0.8*	0	0	0	0
PCRIP	0.7*	0.7*	0.2*	-0.2*	-0.2*	-0.4*	0.01	0.01	0.5*	-0.5*	0	0	0	0
CUT	-0.7*	-0.7*	0.2*	-0.4*	0.4*	-0.2*	0.9*	0.9*	0.6*	-0.6*	0	0	0	0
HIPO	0.6*	0.6*	0.1	-0.4*	-0.07	-0.2*	0.1*	0.1*	-0.5*	0.5*	0	0	0	0
EMP	0.2	0.2	0.03	-0.3*	-0.3*	-0.4*	-0.3*	-0.3*	0.6*	-0.6*	0	0	0	0

mayor grosor que en la lámina, epidermis abaxial con células papilosas, epidermis adaxial sin papilas, colénquima anular por debajo de la epidermis abaxial, con parénquima rodeando el haz, haz en forma de arco o cerrado, xilema y floema con crecimiento secundario, xilema con vasos solitarios o en grupos 2-3, radios de paredes primarias o secundarias, a veces con fibras de paredes gruesas, floema conductor con tubos cribosos y células acompañantes turgentes, floema no conductor frecuentemente con cristales y sobre éste algunas fibras; taninos en epidermis, hipodermis, mesofilo, haces vasculares o en toda la hoja, cristales prismáticos o drusas, principalmente en las extensiones de la vaina, floema, mesofilo y colénquima.

Cercocarpus fothergilloides Kunth, Nov. Gen. Sp. 6: 233-234 pl. 559. 1824.

TIPO: MÉXICO. Crescit prope urbem Mexici, alt. 2106 m, Floret Aprili, F. W. H. A. von Humboldt y A. J. A. Bonpland s.n. (holotipo: P-00135175!).

Hojas con estípulas, 2.1-5.1 mm de largo, angostamente deltadas, ápice atenuado, glabras en ambas superficies; peciolos 2.3-6.1 mm de largo, seríceos, glabrescentes; láminas nanofilas a microfilas, 0.9-3.1 cm × 0.5-1.8 cm, estrechamente elípticas, a veces obovadas (Figs. 6A, B), ápice agudo u obtuso, base cuneada, margen aserrado, no revoluto, haz lustroso, seríceo en hojas jóvenes, glabrescente con la edad, envés más claro que el haz, seríceo en hojas jóvenes y maduras, venación secundaria craspedódroma, con 5-7(-9) pares de venas, venación de tercer orden percurrente mixta, con venas de cuarto orden, aréolas bien desarrolladas, vénulas sin ramificar, a veces ausentes (Figs. 7A, B), venación marginal ausente, a veces en arcos o incompleta; hojas en sección transversal, 129-371 µm de grosor, criptas 100-278 µm de profundidad, cutícula 2-8.4 µm, epidermis adaxial 5-10 µm de alto, hipodermis adaxial con 2-3 estratos, 24-70 µm de altura, hipodermis abaxial con 1-2 estratos, parénquima en empalizada adaxial con 2 estratos (Fig. 8A), 58-96 µm de alto, esponjoso desarrollado, con espacios intercelulares, haces vasculares colaterales; vena media plana a ligeramente cóncava adaxialmente, ligeramente proyectada abaxialmente (Fig.

9A), colénquima 3-4 estratos, tejido vascular en un haz con xilema arreglado en semicírculos, con vasos solitarios, a veces en grupos de 2, fibras de paredes gruesas, con 8-13 radios de parénquima, rara vez lignificados, floema conductor con tubos cribosos y células acompañantes turgentes, floema no conductor de pocos estratos de células colapsadas; taninos en epidermis, hipodermis, mesofilo, haces vasculares y colénquima; cristales prismáticos o drusas abundantes en extensiones de la vaina y parénquima en vena media escasos o ausentes en mesofilo.

Distribución: Oaxaca, Puebla, Tlaxcala y Veracruz.

Notas taxonómicas: Lis (1992) reportó que *Cercocarpus fothergilloides* tiene hojas rómbicas. Sin embargo, no observamos individuos con esa característica. Hasta ahora, *C. fothergilloides* ha sido mal entendida y esto se ve reflejado en los ejemplares herborizados. Observamos que el material de *C. mojadensis* y *Cercocarpus* sp. 3 estaba bajo el nombre de *C. fothergilloides*. Martin (1950) reportó que esta especie se distribuye en Puebla y probablemente en Oaxaca. Rzedowski y Calderón de Rzedowski (2005) registraron a *C. fothergilloides* en Coahuila y Nuevo León; no obstante, esas recolectas corresponden a *C. mojadensis*.

Cercocarpus macrophyllus C.K. Schneid., Ill. Handb. Laubholz. 1: 530 (1905). 1905.

TIPO: MÉXICO. Veracruz, Orizaba, 11.I.1892, J. G. Smith 199 (holotipo: MO-1940029 foto!).

Hojas con estípulas, 2.2-10 mm de largo, angostamente deltadas, ápice atenuado, glabras en el haz, pilosas o seríceas en el envés; peciolos (4.6-)7-25 mm de largo; láminas microfilas, notofilas a mesofilas, (4.1-)5.2-14 × (2-)2.5-7.4 cm, estrechamente ovadas, elípticas o ampliamente elípticas (Fig. 6C-F), ápice agudo u obtuso, base cuneada u obtusa, margen aserrado, no revoluto, haz lustroso, piloso en las hojas jóvenes, glabrescente con la edad, envés más claro, en hojas jóvenes tomentuloso en la porción intercostal y seríceo sobre las venas, glabres-



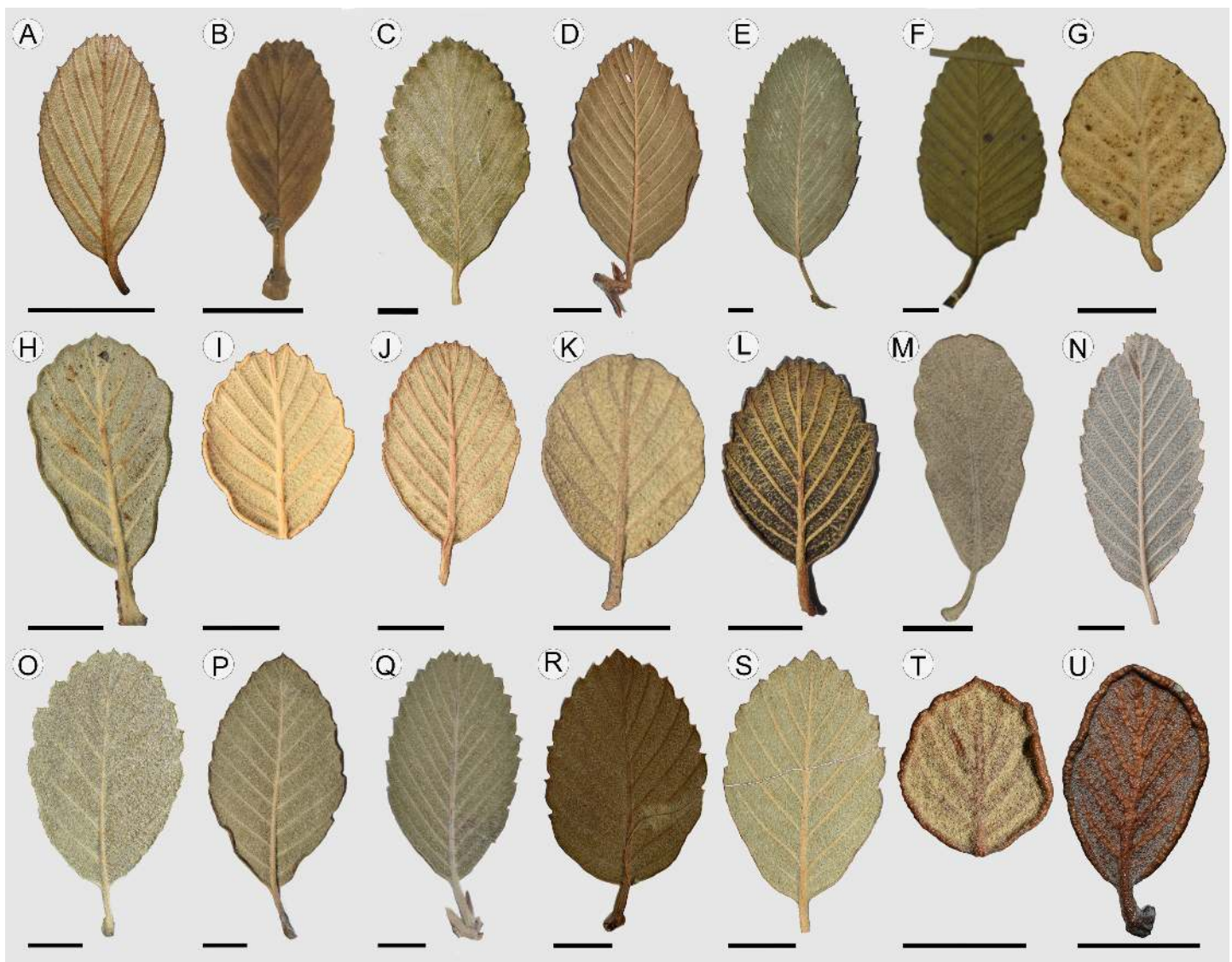


Figura 6: Variación foliar del complejo *Cercocarpus fothergilloides*. A-B. *Cercocarpus fothergilloides* Kunth; C-F. *C. macrophyllus* C.K. Schneid.; G-L. *C. mojadensis* C.K. Schneid.; M-O. *C. pringlei* (C.K. Schneid.) Rydb.; P-Q. *Cercocarpus* sp. 1.; R-S. *Cercocarpus* sp. 2.; T-U. *Cercocarpus* sp. 3. Escala: 1 cm.

cente con la edad, rara vez tomentuloso; venación secundaria craspedódroma, con (9-)10-18(-21) pares de venas, venación de tercer orden percurrente mixta, con venas de cuarto y quinto orden, aréolas bien desarrolladas, vénulas sin ramificar, a veces ausentes (Fig. 7C-D), venación marginal en arcos, incompleta o ausente; hojas en sección transversal, 100-242 μm de grosor, criptas 29-151 μm de profundidad, cutícula 1-14 μm , epidermis adaxial 4-12 μm de alto, hipodermis adaxial 1-2 estratos, 9-51 μm de alto, hipodermis abaxial 2-3 estratos, parénquima en empalizada adaxial con 2-3 estratos (Fig. 8C-D), 38-118 μm de alto, esponjoso poco desarrollado, con espacios intercelulares,

haces vasculares colaterales o anficribales; vena media con una ligera a una marcada depresión adaxialmente, convexa-redondeada abaxialmente (Fig. 9B-C), colénquima 3-7 estratos, el tejido vascular en un haz con el xilema arreglado en forma de omega u ovalado, vasos solitarios o en grupos de 2, fibras de paredes gruesas, abundantes radios (30-43), lignificados o de parénquima, floema conductor con tubos cribosos y células acompañantes turgentes, floema no conductor de pocos estratos de células colapsadas, frecuentemente con pocas fibras sobre el floema; taninos en epidermis, hipodermis, parénquima en empalizada, haces vasculares y colénquima; cristales

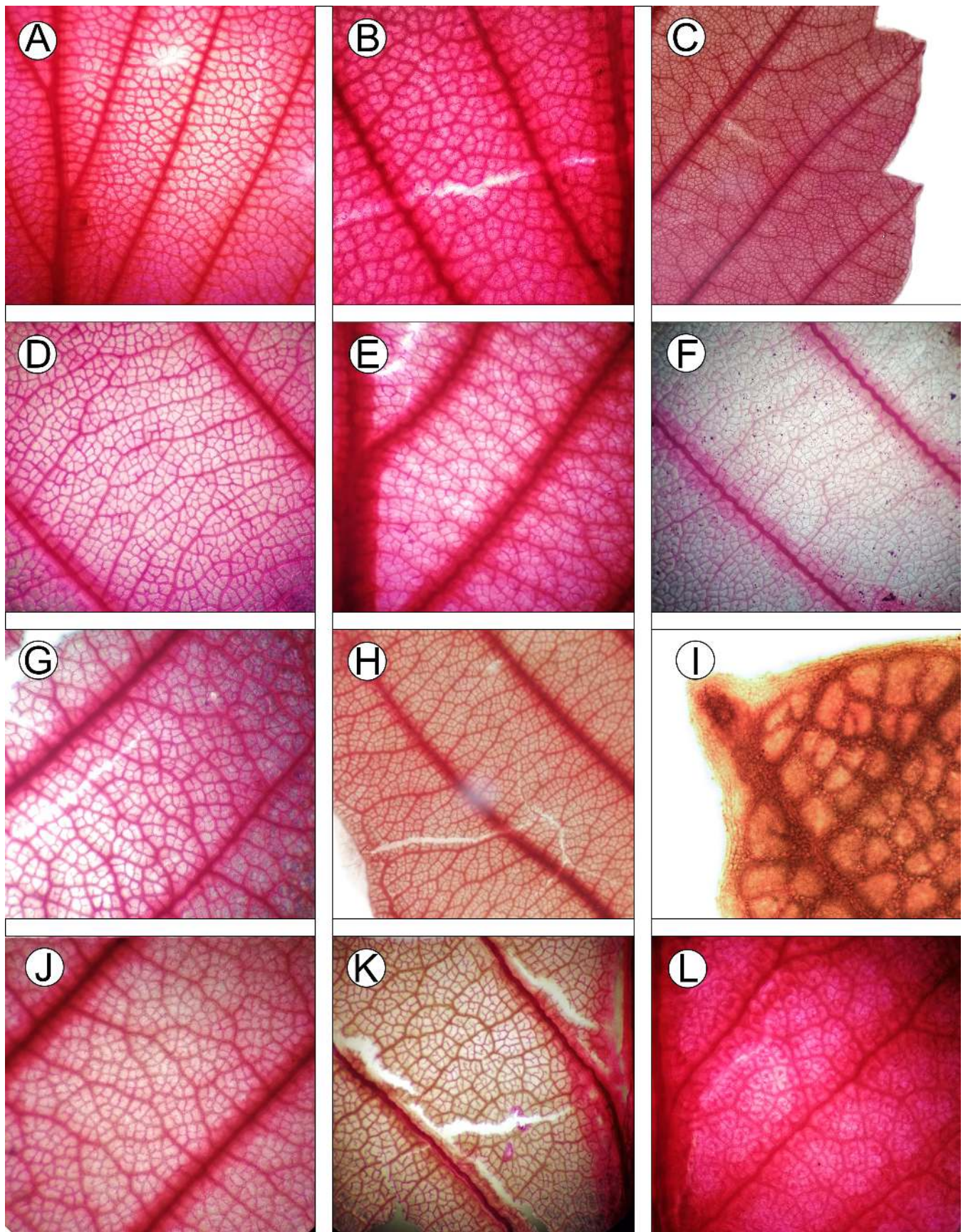


Figura 7: Fragmentos de hojas aclaradas mostrando las características de la arquitectura foliar del complejo *C. fothergilloides*. A-B. *C. fothergilloides* Kunth; C-D. *C. macrophyllus* C.K. Schneid.; E-F. *C. mojadensis* C.K. Schneid.; G-H. *C. pringlei* (C.K. Schneid.) Rydb.; I-J. *Cercocarpus* sp. 1; K. *Cercocarpus* sp. 2; L. *Cercocarpus* sp. 3.



prismáticos o drusas en extensiones de la vaina, mesofilo, colénquima, parénquima, radios y floema no conductor en vena media, escasos o ausentes.

Distribución: Aguascalientes, Ciudad de México, Coahuila, Colima, Durango, Estado de México, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Nayarit, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Sinaloa, Tamaulipas, Veracruz y Zacatecas.

Notas taxonómicas: Lis (1992) mencionó que *C. macrophyllus* tiene venación semicaspedródroma, aunque no observamos este carácter en ningún individuo.

Cercocarpus mojadensis C.K. Schneid., Mitt. Deutsch. Dendrol. Ges. 14: 126. 1905.

TIPO: MÉXICO. Coahuila, Sierra Mojada, 19.IV.1892, M. E. Jones 134 (holotipo: MO-1940032!).

Hojas con estípulas, 1.4-8.3 mm de largo, angostamente deltadas, ápice atenuado, glabras en el haz, pilosovillosas en el envés, peciolo 2.2-9.9 mm de largo, piloso y tomentoso; láminas nanofilas a microfilas, 1.3-4.9 cm × 0.9-2.9 cm, obovadas, ovadas, a veces elípticas hasta anchamente elípticas, rara vez suborbiculares (Fig. 6G-L), margen crenado, crenado-aserrado, revoluto, ápice obtuso, base cuneada, obtusa, haz lustroso, piloso en hojas jóvenes, glabrescente con la edad, envés blanquecino, tomentoso a tomentuloso, a veces viloso en las venas, en hojas jóvenes y maduras, venación secundaria craspedódroma, con 4-8(-9) pares de venas, venación de tercer orden percurrente mixta, a veces percurrente alterna, con venas de cuarto y quinto orden, aréolas bien desarrolladas, vénulas sin ramificar, rara vez con una ramificación o ausentes (Fig. 7E, F), venación marginal en arcos, incompleta o ausente; hojas en sección transversal, 162-555 µm de grosor, criptas 56-397 µm de profundidad, cutícula 1-13 µm, epidermis adaxial 5-16 µm de alto, hipodermis 1-3 estratos, 21-140 µm de alto, hipodermis abaxial 2-3 estratos, parénquima en empalizada adaxial 2-3 estratos (Fig. 8E, F), 62-179 µm de alto, esponjoso desarrollado, con espacios intercelulares, haces vasculares colaterales; vena media plana adaxialmente, convexa-redonda, convexa-

alargada abaxialmente (Fig. 9D, E), epidermis abaxial con células papilosas, colénquima 3-6 estratos, el tejido vascular en un haz con el xilema arreglado en forma de U, poco profunda, con vasos solitarios o en grupos de 2-3, fibras de paredes gruesas, radios abundantes (13-24), de parénquima o lignificados, floema conductor con tubos cribosos y células acompañantes turgentes, floema no conductor de varios estratos de células colapsadas; taninos en epidermis, hipodermis, mesofilo, haces vasculares y colénquima; cristales prismáticos y drusas en extensiones de la vaina, mesofilo, colénquima y parénquima en vena media, rara vez ausentes en el mesofilo.

Distribución: Chihuahua, Coahuila, Durango, Hidalgo, Nuevo León, Querétaro, San Luis Potosí, Tamaulipas y Zacatecas.

Notas taxonómicas: Lis (1992) reportó que *C. mojadensis* tiene hojas con margen aserrado, aunque en el presente trabajo también observamos que es crenado. Además, mencionó que las vénulas están ausentes, pero en este estudio reportamos vénulas.

Cercocarpus pringlei (C.K. Schneid.) Rydb., N. Amer. Fl. 22(5): 420. 1913.

TIPO: MÉXICO. Oaxaca, La Hoya Canyon, 2.XI.1894, 1676 m, C. G. Pringle 6140 (lectotipo: MO-1940037! (designado por Martin, 1950); isoelectotipos: GH, NY, RM, UC, US).

Hojas con estípulas, 1.7-8.2 mm de largo, oblongo-deltadas, ápice atenuado, glabras en el haz, vilosas en el envés; peciolo 1.6-19 mm de largo, piloso y tomentoso; láminas microfilas a notofilas, 2.1-7.1(-8.4) × 1.2-4.1 cm, obovadas, a veces elípticas (Fig. 6M, O), ápice obtuso, base cuneada, a veces obtusa, margen crenado, crenado-aserrado hacia el ápice, revoluto, haz lustroso, piloso en hojas jóvenes, glabrescente en las maduras, envés blanquecino, tomentoso en la porción intercostal, viloso sobre las venas en hojas jóvenes y maduras, venación secundaria craspedródroma hacia el ápice, eucamptódroma en la base (Fig. 7H), con 6-12(-13) pares de venas, venación de tercer orden percurrente mixta, con venas de cuarto y quinto orden, aréolas bien desarrolladas,



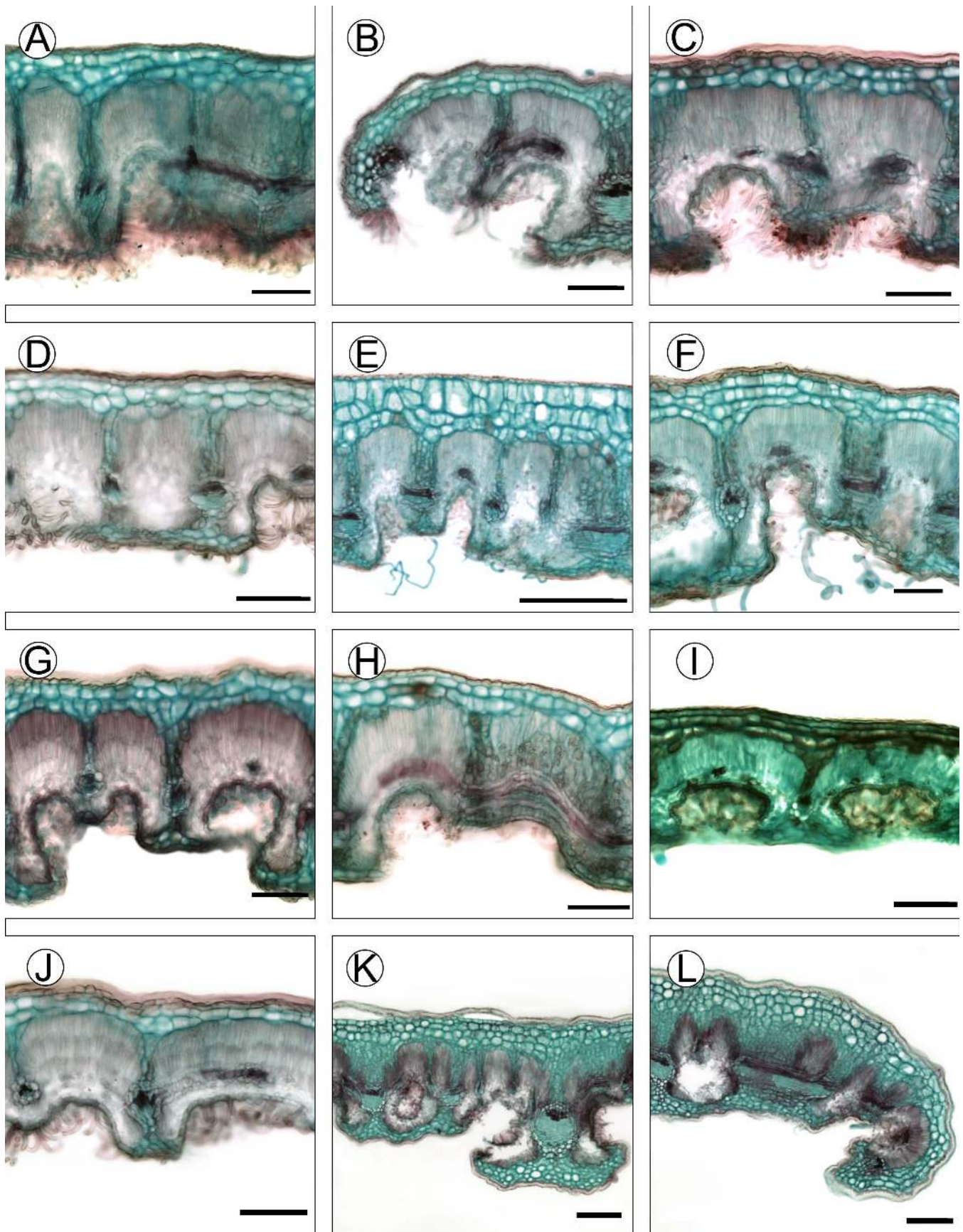


Figura 8: Características anatómicas de la lámina de las especies del complejo *C. fothergilloides*. A-B. *C. fothergilloides* Kunth; C-D. *C. macrophyllus* C.K. Schneid.; E-F. *C. mojadensis* C.K. Schneid.; G-H. *C. pringlei* (C.K. Schneid.) Rydb.; I. *Cercocarpus* sp. 1; J. *Cercocarpus* sp. 2; K-L. *Cercocarpus* sp. 3. Escalas: 100 µm en A-D y F-J; 200 µm en K-L.



vénulas sin ramificar (Fig. 7G, H), venación marginal en arcos, a veces ausente; hojas en sección transversal, 163-246 µm de grosor, criptas 52-167 µm de profundidad, cutícula 2-18 µm, epidermis adaxial 6-14 µm de alto, hipodermis adaxial 1-2 estratos, 20-55 µm de alto, hipodermis abaxial con 1-2 estratos, parénquima en empalizada adaxial 3 estratos (Fig. 8G, H), 49-113 µm de alto, esponjoso desarrollado, con espacios intercelulares, haces vasculares colaterales; vena media plana o con una depresión adaxialmente, cóncava-redondeada abaxialmente (Fig. 9F), colénquima 5-7 estratos, tejido vascular en un haz con el xilema arreglado en forma de omega poco profundo, vasos solitarios, fibras de paredes gruesas, radios abundantes (~26), de parénquima o lignificados, floema conductor con tubos cribosos y células acompañantes turgentes, floema no conductor con varios estratos; taninos en epidermis, hipodermis, mesofilo, haces vasculares y colénquima; cristales prismáticos en extensiones de la vaina y parénquima en vena media, ausentes en mesofilo, rara vez con drusas.

Distribución: Oaxaca y Puebla.

Notas: Lis (1992) reportó que *C. pringlei* presenta venación secundaria craspedódroma y eucamptódroma, la cual observamos en los individuos examinados. De acuerdo con el mismo autor, el orden de venación superior es de cuarto orden. No obstante, también encontramos venas de quinto orden.

***Cercocarpus* sp. 1**

Hojas con estípulas, 3.5-13.8 mm de largo, oblongo-deltadas, ápice atenuado, glabras en el haz, vilosas en el envés; peciolo 4.7-15 mm de largo, pilosos y tomentosos; láminas microfilas a notofilas, (2.9-)3.9-8.5 × (1.6-)2.1-5.3 cm, elípticas, ovadas, estrechamente ovadas (Fig. 6P, Q), ápice obtuso, a veces agudo, base obtusa, margen aserrado, revoluta, haz lustroso, piloso en hojas jóvenes, glabrescente en las maduras, envés blanquecino, en hojas jóvenes y maduras tomentoso en porción intercostal, piloso sobre las venas, venación secundaria craspedódroma (Fig. 7I), con 8-14 pares de venas, venación de tercer orden percurrente mixta, con venas de cuarto y quinto orden, aréolas bien desarrolladas,

vénulas sin ramificar, rara vez con una ramificación o ausentes (Fig. 7J), venación marginal ausente o en arcos, a veces incompleta; hojas en sección transversal, 113-200 µm de grosor, criptas 38-123 µm de profundidad, cutícula 3-8 µm, epidermis adaxial 7-14 µm, hipodermis adaxial 2 estratos, 23-49 µm de alto, hipodermis abaxial 2 estratos, parénquima en empalizada adaxial 2 estratos (Fig. 8I), 51-108 µm de alto, esponjoso desarrollado, con espacios intercelulares, haces vasculares colaterales; vena media con una depresión en la superficie adaxial, convexa-redondeada abaxialmente (Fig. 9G), cutícula mayor que en la lámina, epidermis abaxial con células papilosas, colénquima 3-6 estratos el tejido vascular en un haz con el xilema en forma de omega, vasos solitarios o en grupos de 2, fibras de paredes gruesas, radios abundantes (~20), de parénquima o lignificados, floema conductor con tubos cribosos y células acompañantes turgentes, floema no conductor de pocos estratos de células colapsadas; taninos en epidermis, hipodermis, mesofilo, haces vasculares y colénquima; cristales prismáticos y drusas en extensiones de la vaina, mesofilo, parénquima y floema colapsado en vena media, abundantes o escasos.

Distribución: Guerrero y Oaxaca.

Notas taxonómicas: El material de *Cercocarpus* sp. 1 fue identificado como *Cercocarpus macrophyllus*; pero, a diferencia de esta especie *Cercocarpus* sp. 1 presentó hojas tomentosas en el envés y pedicelos de hasta 5 mm de largo. *Cercocarpus* sp. 1 también fue confundida con *C. pringlei*. Ambas especies presentan distribución geográfica parapátrica en los límites entre Oaxaca y Guerrero. Las hojas de *Cercocarpus* sp. 1 son ovadas, obtusas y agudas; su rango de distribución se extiende hacia el noroeste de Guerrero. En contraste, las hojas en *C. pringlei* son obovadas, cuneadas y obtusas. Su distribución es opuesta, en dirección hacia el sur y sureste de Oaxaca y Puebla. Además, *Cercocarpus* sp. 1 no presentó venación eucamptódroma en la base de las hojas.

***Cercocarpus* sp. 2**

Hojas con estípulas, 3.4-8.9 mm de largo, oblongo-deltadas, ápice atenuado, glabras en el haz y envés; peciolo 2.4-8.9 mm de largo, pilosos y tomentosos; láminas mi-



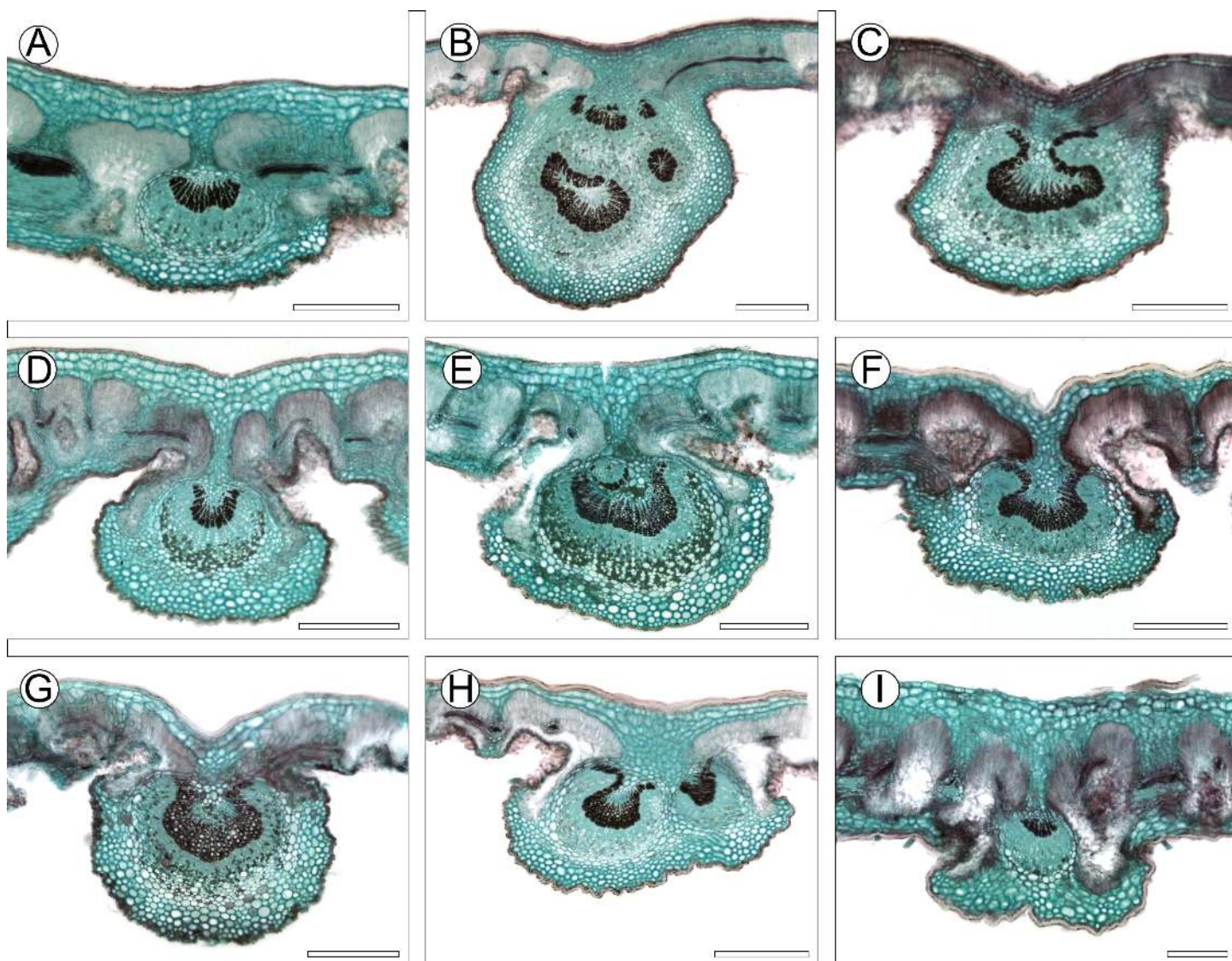


Figura 9: Características anatómicas de la vena media de las especies del complejo *C. fothergilloides*. A. *C. fothergilloides* Kunth; B-C. *C. macrophyllus* C.K. Schneid.; D-E. *C. mojadensis* C.K. Schneid.; F. *C. pringlei* (C.K. Schneid.) Rydb.; G. *Cercocarpus* sp. 1; H. *Cercocarpus* sp. 2; I. *Cercocarpus* sp. 3. Escalas: 300 μ m en A-H y 200 μ m en I.

crofilas, $1.4-4.6 \times 1.0-3.1$ cm, elípticas, obovadas (Fig. 6R, S), ápice obtuso, a veces agudo, base obtusa, a veces cuneada, margen aserrado, revuelto, haz lustroso, piloso en hojas jóvenes, glabrescente en las maduras, en hojas jóvenes y maduras envés blanquecino, tomentoso en la porción intercostal, viloso sobre las venas, venación secundaria craspedódroma, con 5-9 pares venas, venación de tercer orden percurrente mixta, con venas de cuarto y quinto orden, aréolas bien desarrolladas, vénulas ramificadas una vez, a veces sin ramificar (Fig. 7K), venación marginal incompleta, en arcos o ausente; hojas en sección transversal,

123-195 μ m de grosor, criptas 36-145 μ m de profundidad, cutícula 5-13 μ m, epidermis adaxial 9-14 μ m de alto, hipodermis 1-2 estratos, 16-36 μ m de alto, hipodermis abaxial 2 estratos, parénquima en empalizada adaxial 2-3 estratos (Fig. 8J), 61-85 μ m de alto, esponjoso desarrollado, con espacios intercelulares, haces vasculares colaterales; vena media plana adaxialmente, convexa-redonda abaxialmente (Fig. 9H), colénquima 3-4 estratos, tejido vascular en un haz con el xilema arreglado en forma de omega, vasos solitarios o en grupos de 2, radios abundantes (~ 20), de parénquima o lignificados, floema conductor con tubos cribosos y

células acompañantes turgentes, floema no conductor de varios estratos de células colapsadas; taninos en epidermis, hipodermis, mesofilo, haces vasculares y colénquima; cristales prismáticos o drusas, escasos en extensiones de la vaina, mesofilo y parénquima en vena media.

Distribución: Coahuila y Nuevo León.

Notas taxonómicas: Las variantes morfológicas de *Cercocarpus mojadensis* del material herborizado procedente de Coahuila y Nuevo León tuvieron hojas ovadas a elípticas con el envés viloso en las venas y tomentoso entre ellas. Además, presentaron vénulas una vez ramificadas y pedicelos de hasta 7 mm de largo; estos especímenes correspondieron a *Cercocarpus* sp. 2.

***Cercocarpus* sp. 3**

Hojas con estípulas, 1.3-3.5 mm de largo, deltadas, ápice atenuado, glabras en el haz, hirtulas en el envés, con tricomas en el margen; peciolo 2.7-8.5 mm de largo, tomentoso e hirtulo; láminas nanofilas a microfilas, 1.1-3.3 × 0.6-1.9 cm, elípticas, algunas veces suborbiculares (Fig. 6T, U), ápice obtuso, redondeado, a veces mucronado, base obtusa, rara vez cuneada, margen crenado o entero, revuelto (Fig. 8L), haz lustroso, densamente piloso en hojas jóvenes, glabrescente en las maduras, envés blanquecino, densamente tomentoso en hojas jóvenes, tomentoso en hojas maduras, venación secundaria craspedódroma, con 5-7 pares de venas, venación de tercer orden percurrente alterna, con venas de cuarto y quinto orden, aréolas bien desarrolladas, vénulas ausentes (Fig. 7L), venación marginal en arcos, incompleta o ausente; hojas en sección transversal, 487-630 µm de grosor, criptas 84-371 µm de profundidad, cutícula 10-28 µm, epidermis 7-19 µm de alto, hipodermis adaxial 3-4 estratos (Fig. 8K), 76-167 µm de alto, hipodermis abaxial 2 estratos, parénquima en empalizada adaxial 2 estratos, 77-106 µm de alto, esponjoso desarrollado, con espacios intercelulares, haces vasculares colaterales; vena media plana adaxialmente, convexa-alargada abaxialmente (Fig. 9I), colénquima 5-6 estratos, tejido vascular en un haz con el xilema en forma de semicírculo, vasos solitarios, con 5-6 radios de parénquima, floema conductor con tubos

cribosos y células acompañantes turgentes, floema no conductor de pocos estratos de células colapsadas, fibras sobre el floema; taninos en epidermis, hipodermis, mesofilo, haces vasculares y colénquima; cristales prismáticos o drusas en extensiones de la vaina, parénquima y floema colapsado en vena media, rara vez con drusas en mesófilo.

Distribución: Puebla y Veracruz.

Notas taxonómicas: *Cercocarpus* sp. 3 se distingue de *C. fothergilloides* por sus hojas ovadas a suborbiculares con el envés viloso, además de tener margen entero o crenado vs. serrado.

Discusión

Caracteres morfológicos cuantitativos

Por sí solos, los caracteres cuantitativos tuvieron una capacidad limitada para distinguir a todas las especies del complejo *Cercocarpus fothergilloides* (Fig. 3); reflejo de esto es que el porcentaje de clasificación fue bajo en *C. mojadensis* (Cuadro 6). No obstante, las distancias cuadradas de Mahalanobis fueron significativas (Cuadro 5).

En Rosaceae y en otras angiospermas, los caracteres cuantitativos han permitido delimitar taxones (Eriksen, 1997; Sosa et al., 2012; Vásquez-Cruz et al., 2017). Sin embargo, en el complejo *C. fothergilloides* las especies presentaron una gran variación y hubo traslape de estos caracteres en los individuos. Nuestros resultados corroboran lo que Martin (1950) mencionó; los caracteres de un taxón ocasionalmente aparecen en otros. Aunque las características cuantitativas presentan variación, la combinación de estas con los caracteres cualitativos permiten distinguir las especies.

El ADC de la variación morfológica recuperó cinco grupos (Fig. 3A). El número de venas secundarias y el largo de la lámina formaron dos grupos. *Cercocarpus fothergilloides*, *C. mojadensis*, *Cercocarpus* sp. 2 y *Cercocarpus* sp. 3 tuvieron láminas de menos de 4 cm de largo, con menos de 10 pares de venas secundarias (Fig. 4A, B). Por el contrario, en *C. macrophyllus*, *C. pringlei* y *Cercocarpus* sp. 1, las hojas midieron más de 4 cm de largo y al menos en una hoja por individuo, hubo más de 10 pares de venas secundarias (Fig. 4A, B). Martin (1950) señaló la importancia taxonómica del



número de venas secundarias y este estudio muestra que la longitud de la lámina también lo tiene.

Los caracteres florales con mayor peso fueron la longitud del pedicelo en el fruto y del estilo. Históricamente, las características de la flor no han sido la principal fuente de información en la delimitación de especies de *Cercocarpus* (Rydberg, 1913; Martin, 1950). Con hasta 1.2 cm, *C. macrophyllus* registró los pedicelos más largos en fruto (Fig. 4C). *Cercocarpus* sp. 2 tuvo un valor de hasta 0.7 cm, mientras que *C. mojadensis* presentó flores sésiles y pedicelos en fruto de hasta 0.5 cm. Por otro lado, el largo del estilo formó dos grupos. *Cercocarpus macrophyllus*, *Cercocarpus* sp. 2, *C. pringlei* y *C. mojadensis* presentaron estilos de más de 6 cm de largo. En contraste, *Cercocarpus* sp. 1, *C. fothergilloides* y *Cercocarpus* sp. 3 tuvieron estilos ≥ 6 cm (Fig. 4D).

Los resultados obtenidos en el presente estudio resaltan la importancia de la morfología floral como evidencia para delimitar las especies. Martin (1950) indicó que el número de flores es útil para delimitar al complejo *C. fothergilloides* porque tiene el mayor número de flores por inflorescencia (hasta 11) en comparación con los otros grupos. Sin embargo, dicho carácter carece de valor entre las especies de *Cercocarpus*. Por el contrario, en otros grupos de Rosaceae se han utilizado caracteres florales como el largo del estilo, número de flores y estambres para delimitar especies (Boza Espinoza et al., 2019). De igual forma, este trabajo mostró que los caracteres florales pueden aportar información.

Caracteres anatómicos cuantitativos

El análisis de los caracteres anatómicos cuantitativos resolvió cuatro grupos (Fig. 3B). Los coeficientes canónicos del grosor de la hoja y la hipodermis fueron los más altos (Cuadro 7). *Cercocarpus* sp. 3, *C. mojadensis* y *C. fothergilloides* tuvieron las hojas más gruesas. En el otro extremo, *C. macrophyllus*, *C. pringlei*, *Cercocarpus* sp. 1 y *Cercocarpus* sp. 2 presentaron hojas más delgadas (Fig. 4G). En *C. mojadensis* y *Cercocarpus* sp. 3 se encontraron las hipodermis más gruesas, mientras que *C. fothergilloides*, *C. macrophyllus*, *C. pringlei* y *Cercocarpus* sp. 1 tuvieron hipodermis más delgadas y con altura similar (Fig. 4H). El extremo inferior de este carácter fue observado en *Cercocarpus*

sp. 2 que presentó la hipodermis más delgada de todas las especies (16-36 μm). En Rosaceae, particularmente en *Polylepis* Ruiz & Pav., se ha reportado que la anatomía foliar presenta mucha variación y sobreposición de caracteres entre especies (Simpson, 1979). No obstante, el grosor de la cutícula y del parénquima en empalizada ha proporcionado información taxonómica en *Potentilla* L. (Faghir et al., 2011). Aunque no tuvieron los coeficientes más altos, esos caracteres también resultaron importantes en el complejo *C. fothergilloides*.

Por último, la morfología y la anatomía discriminaron a *Cercocarpus* sp. 2 (Fig. 3), pero hubo diferencia en la agrupación: la morfología la asoció con *C. mojadensis*, mientras que la anatomía la relacionó con el grupo de *C. macrophyllus*, *C. pringlei* y *Cercocarpus* sp. 1. Ambas fuentes de evidencia nos permitieron reconocer a *Cercocarpus* sp. 2 como una especie diferente.

Análisis de agrupamiento

La combinación de caracteres cuantitativos y cualitativos separó siete grupos que representan a las cuatro especies conocidas del complejo *C. fothergilloides* y tres grupos que constituyen el mismo número de morfoespecies (Fig. 5). Este trabajo, al igual que en otras familias, muestra que los análisis de similitud son una herramienta útil para separar y delimitar especies (Chitchak et al., 2018; Finot et al. 2018; Sánchez et al. 2020).

El tipo de indumento en el envés de las hojas maduras fue distintivo entre todas las especies analizadas. Abaxialmente las hojas seríceas son características de *C. fothergilloides* (Fig. 6A), mientras que *C. mojadensis* presenta hojas tomentosas. En contraste, *C. macrophyllus* tiene envés glabro (Fig. 6D, E). En *Cercocarpus pringlei* (Fig. 6M, O), *Cercocarpus* sp. 1 (Fig. 6P, Q) y *Cercocarpus* sp. 2 (Fig. 6R, S) observamos pubescencia mixta, es decir que sus hojas son tomentosas entre las venas y vilosas o pilosas sobre ellas. La venación secundaria permitió distinguir a *C. pringlei*, al ser eucamptódroma en la base de las hojas (Fig. 7H).

Las vénulas también contribuyeron en el reconocimiento taxonómico; por ejemplo, *Cercocarpus* sp. 2 presentó vénulas con una ramificación (Fig. 7K). Resultados similares se han encontrado en otros grupos de angiospermas en



los que el patrón de venación contribuye a delimitar especies (Andrés-Hernández y Terrazas, 2009; Martínez-Cabrera et al., 2011; de Souza Lima et al., 2019; Vila Nova de Lima et al., 2019). La importancia de los tipos de venación concuerda con lo registrado por Lis (1992), ya que este carácter ayudó a separar especies en el complejo *C. fothergilloides*.

Los caracteres anatómicos cualitativos también fueron informativos. El contorno de la vena media ayudó a distinguir algunas especies. La vena media de *C. fothergilloides* y *Cercocarpus* sp. 3 fue plana adaxialmente y ligeramente convexa abaxialmente (Fig. 9A, I). Mientras que en *C. macrophyllus* hubo una depresión ligera a marcada adaxialmente, abaxialmente fue convexo-redonda (Fig. 9B, C). Este carácter también se ha utilizado para delimitar especies de *Eriosema* (DC.) Desv. (Pacheco Seixas et al., 2019). La evidencia encontrada en el presente estudio mostró que la forma de la vena media puede contribuir a separar algunas especies del complejo *C. fothergilloides*.

Análisis de correlación con variables geográficas

Ninguno de los caracteres morfológicos se correlacionó significativamente con la latitud y longitud. No obstante, algunas características anatómicas tuvieron correlación con las variables de distribución geográfica. El grosor de la hoja y la cutícula, así como la profundidad de la cripta fueron los caracteres más correlacionados con la latitud y longitud (Cuadro 10). Se ha descrito que los caracteres anatómicos varían en diferentes condiciones climáticas (Mortenson, 1973). Las cutículas gruesas se han atribuido a ambientes xerófitos con poca disponibilidad de agua. Asimismo, criptas más profundas podrían asociarse con hojas más gruesas (op. pers.). Se ha propuesto que las criptas más profundas facilitan la difusión de CO₂ en hojas gruesas (Hassiotou et al., 2009).

Cercocarpus mojadensis y *Cercocarpus* sp. 2 habitan en ambientes similares, por lo que esperaríamos que tuvieran características similares en la cutícula y altura del parénquima en empalizada. *Cercocarpus mojadensis* presentó parénquima en empalizada grueso (Fig. 4J), característico de zonas con alta luminosidad (Mortenson, 1973; Cutler et al., 2008). No obstante, en *Cercocarpus* sp. 2 el parénquima en empalizada fue de menor altura (Fig. 4J). Estos resultados sugieren que no toda la variación presente

en las especies del complejo *C. fothergilloides* está relacionada con su distribución geográfica.

Conclusiones

El complejo *Cercocarpus fothergilloides* incluye cuatro especies descritas y tres morfoespecies que presentan diferencias significativas en su morfología y anatomía. El número de venas secundarias, longitud de la lámina, los pedicelos en fruto, del estilo y el fruto fueron los caracteres morfológicos que permitieron diferenciar a las especies. Las características anatómicas importantes para separar taxones del complejo *C. fothergilloides* son: el grosor de la hoja y la cutícula, alto del parénquima en empalizada y la epidermis. La combinación de estos con los atributos cualitativos en el análisis de agrupamiento, que incluyó arquitectura foliar, permitió distinguir a *C. fothergilloides*, *C. macrophyllus*, *C. mojadensis*, *C. pringlei*, *Cercocarpus* sp. 1, *Cercocarpus* sp. 2 y *Cercocarpus* sp. 3.

Contribución de autores

DITJ realizó las mediciones de los ejemplares. DITJ y TT identificaron las estructuras anatómicas, de arquitectura foliar y realizaron las descripciones. DITJ, DS y TT realizaron los análisis estadísticos. DITJ y AR redactaron el manuscrito. GML ayudó en la redacción del manuscrito, corrigió y revisó la redacción. Todos los autores leyeron, corrigieron y aprobaron el manuscrito final.

Financiamiento

El Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías de México apoyó con una beca (número de beca 926811) a DITJ.

Agradecimientos

Agradecemos a los curadores de los siguientes herbarios: ENCB, FCME, IBUG, IEB, MEXU y UAMIZ por las facilidades otorgadas para consultar sus colecciones. Se agradece especialmente a María del Rosario García y Laura Calvillo por la ayuda en la extracción de hojas de los ejemplares de MEXU. Alicia Rojas brindó apoyo técnico para obtener los cortes anatómicos y las hojas aclaradas. Arturo Castro y Gerald Matús Hernández Barón ayudaron en la recolección de hojas en campo. Rosa María Fonseca y Pablo Carrillo proporcionaron



hojas de *Cercocarpus* sp. 1. y *C. pringlei*, respectivamente. Agradecemos a los dos revisores anónimos por sus comentarios que ayudaron a mejorar el manuscrito.

Literatura citada

- Abbramoff, M. D., P. J. Magalhães y S. J. Ram. 2004. Image processing with ImageJ. *Biophotonics International* 11: 36-42.
- Andrés-Hernández, A. R. y T. Terrazas. 2009. Leaf architecture of *Rhus* s.str. (Anacardiaceae). *Feddes Repertorium* 120(5-6): 293-306. DOI: <https://doi.org/10.1002/fedr.200911109>
- Boza Espinoza, T. E., H. R. Quispe-Melgar y M. Kessler. 2019. Taxonomic reevaluation of the *Polylepis sericea* complex (Rosaceae), with the description of a new species. *Systematic Botany* 44(2): 324-334. DOI: <https://doi.org/10.1600/036364419X15562052252225>
- Ceja-Romero, J., A. Espejo-Serna y A. R. López-Ferrari. 2009. Una nueva especie de *Sisyrinchium* (Iridaceae) del estado de Guanajuato, México. *Acta Botanica Mexicana* 87: 83-90. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm87.2009.1083>
- Chitchak, N., P. Traiperm, G. Staples, P. Rattanakrajang y P. Sumanon. 2018. Species delimitation of some *Argyreia* (Convolvulaceae) using phenetic analyses: insights from leaf anatomical data reveal a new species. *Botany* 96(4): 217-233. DOI: <https://doi.org/10.1139/cjb-2017-0108>
- Cutler, D. F., T. Botha y D. W. Stevenson. 2008. *Plant anatomy and applied approach*. Blackwell Publishing. Malden, USA. 312 pp.
- de Queiroz, K. 2005. A unified concept of species and its consequences for the future of taxonomy. *Proceedings of the California Academy of Sciences* 56(18): 196-215.
- de Souza Lima, M. P., A. Soares, J. L. Ribeiro de Sousa, M. Santos Carvalho, J. M. Padovani Porto y F. Tavares Braga. 2019. Leaf architecture of Rubiaceae Juss. from caatinga vegetation in Brazil. *Biota Neotropica* 19(1): e20170473. DOI: <https://doi.org/10.1590/1676-0611-BN-2017-0473>
- Duminil, J. y M. Di Michele. 2009. Plant species delimitation: a comparison of morphological and molecular markers. *Plant Biosystems* 143(3): 528-542. DOI: <https://doi.org/10.1080/11263500902722964>
- Ellis, B., D. C. Daly, L. J. Hickey, K. R. Johnson, J. D. Mitchell, P. Wilf y S. L. Wing. 2009. *Manual of leaf architecture*. Cornell University Press. Ithaca, USA. 190 pp.
- Eriksen, B. 1997. Morphometric analysis of Alaskan members of the genus *Potentilla* sect. *Niveae* (Rosaceae). *Nordic Journal of Botany* 17(6): 621-630. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1997.tb00358.x>
- Faghir, M. B., F. Attar y B. Ertter. 2011. Foliar anatomy of the genus *Potentilla* L. (Rosaceae) in Iran and its taxonomic implication. *Iranian Journal of Science & Technology* 35(3): 243-256. DOI: <https://doi.org/10.22099/IJSTS.2011.2149>
- Finot, V. L., R. J. Soreng, L. M. Giussani y R. G. Muñoz. 2018. A multivariate morphometric delimitation of species boundaries in the South American genus *Nicoraepoa* (Poaceae: Pooideae: Poeae). *Plant Systematics and Evolution* 304: 679-697. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00606-018-1499-y>
- Freudenstein, J. V., M. B. Broe, R. A. Folk y B. T. Sinn. 2017. Biodiversity and the species concept-lineages are not enough. *Systematic Biology* 66(4): 644-656. DOI: <https://doi.org/10.1093/sysbio/syw098>
- Google Inc. 2020. Google Earth Pro v. 7.3. <https://www.google.com/intl/es-419/earth/> (consultado enero de 2020).
- Hair, J. F., R. E. Anderson, R. L. Tatham y W. C. Black. 1999. *Análisis multivariante*. Pearson Prentice Hall. Madrid, España. 832 pp.
- Hammer, Ø., D. A. T. Harper y P. D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4: 1-9. https://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm (consultado marzo de 2020).
- Hassiotou, F., J. R. Evans, M. Ludwig y E. J. Veneklaas. 2009. Stomatal crypts may facilitate diffusion of CO₂ to adaxial mesophyll cells in thick sclerophylls. *Plant, Cell & Environment* 32(11): 1596-1611. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.02024.x>
- Henrickson, J. y B. D. Vanden Heuvel. 2014. *Cercocarpus* Kunth. In: Comité Editorial de Flora of North America (eds.). *Flora of North America, Magnoliophyta: Picramniaceae to Rosaceae*, vol. 9. Oxford University Press. New York, USA. <http://floranorthamerica.org/Cercocarpus> (consultado mayo de 2022).
- Hickey, L. J. 1973. Classification of the Architecture of Dicotyledonous Leaves. *American Journal of Botany* 60(1): 17-33. DOI: <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1973.tb10192.x>



- Image Pro-plus. 2019. Image Pro-plus ver. 7.1. Media Cybernetics. Inc. Bethesda, EUA. <https://www.mediacy.com/78-products/image-pro-plus> (consultado agosto de 2019).
- INEGI. 2020. Catálogo Único de Claves de Áreas Geoestadísticas Estatales, Municipales y Localidades. Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI) <https://www.inegi.org.mx/app/ageeml/#> (consultado enero de 2024).
- JSTOR. 2022. JSTOR Global Plants. <https://plants.jstor.org/> (consultado mayo de 2022).
- Lis, R. A. 1992. Leaf architectural survey of *Cercocarpus* (Rosaceae) and its systematic significance. *International Journal of Plant Sciences* 153(2): 258-272. DOI: <https://doi.org/10.1086/297030>
- Mallet, J. 1995. A species definition for the modern synthesis. *Trends in Ecology & Evolution* 10(7): 294-299. DOI: [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(95\)90031-4](https://doi.org/10.1016/0169-5347(95)90031-4)
- Martin, F. L. 1950. A revision of *Cercocarpus*. *Brittonia* 7: 91-111. DOI: <https://doi.org/10.2307/2804932>
- Martínez-Cabrera, D., T. Terrazas y H. Ochoterena. 2007. Leaf architecture of Hamelieae (Rubiaceae). *Feddes Repertorium* 118(7-8): 286-310. DOI: <https://doi.org/10.1002/fedr.200711140>
- Martínez-Cabrera, D., F. Zavala-Chávez y T. Terrazas. 2011. Estudio morfométrico de *Quercus sartorii* y *Q. xalapensis* (Fagaceae). *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82(2): 551-568. DOI: <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2011.2.459>
- Metcalfe, C. R. y L. Chalk. 1950. *Anatomy of the dicotyledons: leaves, stem and wood in relation to taxonomy, with notes on economic uses*, Vol. I. Oxford University Press. Londres, UK. 724 pp.
- Mortenson, T. H. 1973. Ecological variations in the leaf anatomy of selected species of *Cercocarpus*. *Aliso* 8(1): 19-48. DOI: <https://doi.org/10.5642/aliso.19730801.14>
- Pacheco Seixas, D., A. P. Fortuna-Perez y T. M. Rodrigues. 2019. Leaf anatomical features of the *Eriosema campestre* Benth. (Leguminosae, Papilionoideae, Phaseoleae) complex and potential taxonomic implications. *Flora* 253: 107-115. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.flora.2019.03.011>
- Pinheiro, F., M. V. Dantas-Queiroz y C. Palma-Silva. 2018. Plant species complexes as models to understand speciation and evolution: a review of South American studies. *Critical Reviews in Plant Sciences* 37(1): 1-27. DOI: <https://doi.org/10.1080/07352689.2018.1471565>
- Ramírez-Díaz, C. M. 2016. Anatomía y arquitectura foliar del género *Tilia* en México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Cd. Mx., México. 51 pp.
- Rasband, W. S. 2019. ImageJ ver. 1.52a. U. S. National Institutes of Health. Bethesda, EUA. <https://imagej.nih.gov/ij/index.html> (consultado agosto de 2019).
- R Core Team. 2018. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/> (consultado enero de 2020).
- RStudio Team. 2019. RStudio: Integrated Development for R. RStudio, PBC. Boston, EUA. <https://www.rstudio.com/products/rstudio/> (consultado enero de 2023).
- Ruzin, S. E. 1999. *Plant Microtechnique and Microscopy*. Oxford University Press. New York, USA. 322 pp.
- Rydberg, P. A. 1913. Rosaceae. In: Glenson, H. A., H. W. Rickett, D. P. Rogers, F. W. Pennell y E. P. Killip (eds.). *North American Flora*, vol. 22, part. 5. The New York Botanical Garden. New York, USA. Pp. 389-480.
- Rzedowski, J. y G. Calderón de Rzedowski. 2005. Rosaceae. In: Rzedowski, J. y G. Calderón de Rzedowski (eds.). *Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes* 135. Instituto de Ecología, A.C., Pátzcuaro, México. 157 pp. DOI: <https://doi.org/10.21829/fb.113.2005.135>
- Sánchez, D., S. Arias y T. Terrazas. 2013. Análisis morfométrico de las especies de *Echinocereus* sección *Triglochidiati* (Cactaceae) en México. *Brittonia* 65: 368-385. DOI: <https://doi.org/10.1007/s12228-012-9285-6>
- Sánchez, D., D. Gómez-Quintero, O. Vargas-Ponce, P. Carillo-Reyes y P. Dávila-Aranda. 2020. Species delimitation in the *Echinocereus pulchellus* complex (Cactaceae). *Brittonia* 72(4): 433-452. DOI: <https://doi.org/10.1007/s12228-020-09632-x>
- SAS Institute Inc. 2018. SAS Studio 3.8: User's Guide. Cary: SAS Institute Inc. <https://support.sas.com/downloads/package.htm?pid=1924> (consultado enero de 2020).
- Schneider, C. K. 1905a. Gattung *Cercocarpus* Kunth. *Illustriertes Handbuch der Laubholzkunde* 14: 125-129.
- Schneider, C. K. 1905b. Beitrag zur Kenntnis der Arten und Formen der Gattung *Cercocarpus* Kunth. *Mitteilungen der Deutschen Dendrologischen Gesellschaft* 14: 125-129.



- Simpson, B. B. 1979. A revision of the genus *Polylepis* (Rosaceae: Sanguisorbeae). *Smithsonian Contributions to Botany* 43: 1-62. DOI: <https://doi.org/10.5479/si.0081024X.43.1>
- Sosa, M., A. Panseri y M. Dematteis. 2012. Morphometric analysis of *Stemodia hyptoides* and *S. stricta* (Plantaginaceae). *Plant Systematics and Evolution* 298: 1315-1323. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00606-012-0638-0>
- StaSoft Inc. 2004. STATISTICA (Data analysis software system) ver. 7.0. StaSoft Inc. Oklahoma, USA. <https://www.statistica.com/en/> (consultado marzo de 2020).
- Terrazas, T., S. Aguilar-Rodríguez y L. López-Mata. 2008. Wood anatomy and its relation to plant size and latitude in *Buddleja* L. (Buddlejaceae). *Interciencia* 33(1): 46-50.
- Thiers, B. 2022+. Index Herbariorum: a global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/> (consultado mayo de 2022).
- Vanden Heuvel, B. D. 2002. Molecular systematics of *Cercocarpus* H.B.K. (Rosaceae). Tesis de doctorado. Faculty of the Graduate School, The University of Texas at Austin. Austin, USA. 256 pp.
- Vanden Heuvel, B. D. y C. R. Linder. 2001. A molecular phylogeny for *Cercocarpus* H.B.K. (Rosaceae) using the external transcribed spacer of the nuclear ribosomal repeat. In: McArthur, E. D. y D. J. Fairbanks (comps.). *Shrubland ecosystem genetics and biodiversity: proceedings*. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station. Colorado, USA. Pp. 89-94.
- Vásquez-Cruz, M., A. P. Vovides y V. Sosa. 2017. Disentangling species limits in the *Vauquelinia corymbosa* complex (Pyreae, Rosaceae). *Systematic Botany* 42(4): 835-847. DOI: <https://doi.org/10.1600/036364417X696519>
- Vila Nova de Lima, R. G., L. Ferreira Lima, A. Cândida Ferreira, J. Silva Araújo y C. Silvia Zickel. 2019. Leaf morphoanatomy of *Diploon* Cronquist (Sapotaceae Juss.). *Biota Neotropica* 19(1): e20180600. DOI: <https://doi.org/10.1590/1676-0611-BN-2018-0600>
- 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>
- 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/10.22201/ib.20078706e.2012.83.3269>



Apéndice 1: Ejemplares representativos de *Cercocarpus* Kunth en los que examinamos la morfología. Las coordenadas entre paréntesis indican que fueron calculadas.

Cercocarpus fothergilloides Kunth

MÉXICO. Oaxaca, Distrito Coixtlahuaca, municipio Villa Tepelmeme de Morelos, cerro Paraje Ladrón, 18°6'39.82"N, 97°18'26.68"W, 2100 m, 17.IX.1994, A. Salinas y E. Martínez-Correa 7903 (MEXU). Puebla, municipio Caltepec, cerro Yeltepec, al NE de la Compañía, (18°13'42.7"N, 97°30'24.02"W), 2070 m, 1.VIII.1984, P. Tenorio y C. Romero 6753 (IEB, MEXU); cerro Viejo, (18°8'44.4"N, 97°20'53.27"W), 1900 m, 7.VI.1991, A. Valiente-Banuet et al. 857 (MEXU). Municipio Chalchicomula de Sesma, 9.93 km al ESE de Santiago Tenango, 18°58'49.8"N, 97°33'10.1"W, 2859 m, 10.VI.2011, C. H. Ramos et al. 2894 (MEXU). Municipio de Chapulco, 7 km antes de llegar a Nicolás Bravo, carretera Azumbilla - Lagunas de San Bernardino, (18°35'40.03"N, 97°16'32.76"W), 2570 m, 28.IX.1989, M. Cházaro et al. 6089 (MEXU). Municipio Nicolás Bravo, 5 mi NE of Chapulco, (18°39'52.3"N, 97°22'7"W), 2270 m, 21.VIII.1975, G. Holstein et al. 20049 (MEXU). Municipio Palmar de Bravo, cerro Tepoxitla de San Miguel Esperilla, (18°42'42.3"N, 97°31'11.3"W), 2580 m, 28.XI.1991, P. Tenorio 18248 (MEXU). Municipio Zapotitlán, lado NE en la cima del cerro Canocua, al NE de San Francisco Xochiltepec, 18°16'16.4"N, 97°27'0.1"W, 2419 m, 28.V.2007, I. Rosas et al. 3060 (MEXU); San Francisco Xochiltepec, (18°15'14.9"N, 97°27'3.5"W), 2270 m, 13.VII.1991, A. Valiente-Banuet et al. 989 (MEXU). Veracruz de Ignacio de la Llave, municipio Acultzingo, Ojo de Agua de Arriba, (18°44'32.5"N, 97°19'3.9"W), 2400 m, 15.VI.2013, J. E. Rivera-Hernández et al. 5908 (MEXU).

Cercocarpus macrophyllus C.K. Schneid.

MÉXICO. Aguascalientes, municipio Calvillo, 6 km al N del Temazcal, (22°2'15.87"N, 102°44'17.85"W), 2250 m, 31.X.1987, G. García 3242 (IEB); barranca El Pilar (Sierra Fría), 22°4'49"N, 102°43'48"W, 2442 m, 23.X.2008, J. Martínez-Ramírez 1316 (IEB); parte alta de barranca Los Pilares, 22°3'57.82"N, 102°44'10.33"W, 2560 m, 21.V.2010, J. Martínez-Ramírez 1667 (IEB); sierra del Laurel, ca. 10 mi SE of Calvillo (2-3 hours by horse from Rancho de Los Adobes), (21°45'16"N, 102°43'34.2"W), 2000 m, 4.XI.1959, R. McVaugh y W. N. Koelz 165 (ENCB). Ciudad de México, Coyoacán, Ciudad Universitaria, UNAM, Jardín Botánico Exterior, (19°19'0"N, 99°11'5"W), 2330 m, 14.IV.1995, R. Bye 19536 (MEXU). Coahuila de Zaragoza, municipio Arteaga, Sierra de las Vigas, cañón de Jamé, Rancho El Tirol, aprox. 12 km al NE de Jamé, (25°23'7.62"N, 100°34'24.49"W), 2400-2600 m, 8.V.1995, M. A. Carranza y J. Encinas 2158 (IEB, MEXU). Municipio Saltillo, Sierra Catana, 40 km SW de Saltillo, (25°19'1.75"N, 101°11'50.65"W), 1582 m, 29.VII.1992, J. A. Villarreal et al. 6494 (MEXU). Colima, municipio Minatitlán, Lagunitas, 5 km antes de El Terrero, entre el límite con el estado de Jalisco, (22°19'33.51"N, 103°54'38.81"W), 2000 m, 9.V.1986, F. J. Santana-Michel 2953 (IBUG, IEB). Durango, municipio Pueblo Nuevo, alrededor de 75 km al S de El Salto, 23°39'8.1"N, 105°44'33.1"W, 2505 m, 4.VII.2019, D. Trujillo-Juárez et al. 69 (IBUG). Municipio San Dimas, 4 km al NE de Revocaderos, (23°37'52.55"N, 105°50'9.64"W), 1900 m, 26.VI.1982, P. Tenorio et al. 634 (ENCB, MEXU). Hidalgo, municipio Zimapán, al NE de Las Trancas, 2 km NE por la desviación a Nicolás Flores, 20°48'2.3"N, 99°15'14"W, 2189 m, 19.IV.2014, D. Trujillo-Juárez et al. 27 (MEXU). Jalisco, municipio Tolimán, km 12 camino El Sauz - Lagunillas, cerca del límite con Colima, (19°28'54.61"N, 103°58'40.92"W), 2100 m, 29.XII.1988, J. A. Pérez de la Rosa et al. 1655 (IBUG, MEXU); Lagunitas, (19°32'12.46"N, 103°58'41.11"W), 1800-1900 m, 15.I.1991, E. Salcedo et al. 181 (IBUG, IEB). Municipio Yahualica de González Gallo, La Yesca - La Tinaja, (21°13'27.48"N, 102°59'30.13"W), 1800-1900 m, 24.I.1993, L. J. Arellano 258 (IBUG). Nuevo León, municipio General Zaragoza, San Antonio Peña Nevada, (23°50'4.76"N, 99°53'39.91"W), 2800 m, 18.V.1978, G. B. Hinton et al. 17339 (ENCB, IEB). Oaxaca, provincia de Oaxaca, Mixteca Alta Javejía, II.1840, H. Galeotti 3070 (MEXU). Distrito Etla, municipio San Felipe Tejalápam, Salinas del Puente León, 17°2'54.2"N, 96°55'12.1"W, 2215 m, 17.I.2012, C. Cervantes-Morales 842 (MEXU). Distrito Juxtahuaca, municipio San Juan Mixtepec, Tierra Blanca, a 4 km de San Juan Mixtepec, (17°16'12.55"N, 97°50'32.35"W), 2300 m, 6.I.1989, J. Reyes 1430 (MEXU). Municipio San Pedro Nodón, 4 km de San Pedro Nodón, (17°46'40.5"N, 97°5'58.9"W), 1887 m, 17.XI.2004, O. Téllez et al. 17912 (FCME). Querétaro, municipio Peñamiller, Molinitos de Orozco, (21°10'33.94"N, 99°59'10.41"W), 2280 m, 13.XII.1977, S. Zamudio 2603 (ENCB, IEB, MEXU). Tamaulipas, municipio Hidalgo, Los Caballos, (24°0'2.64"N, 99°28'12.3"W, 1700 m), V.1984, F. González-Medrano et al. 14046 (MEXU). Veracruz de Ignacio de la Llave, municipio Camerino Z. Mendoza, predio San Tila, paraje La Cuesta, 18°48'5.4"N, 97°9'25.9"W, 1968 m, 6.III.2013, J. L. Flores-Nicanor 100 (MEXU). Municipio Huayacocotla, camino al Tine, cerca de Huayacocotla, (20°33'26.31"N, 98°29'18.23"W), 2000 m, 10.III.1972, R. Hernández 1590 (ENCB, MEXU). Municipio de Orizaba, Orizaba, mountain side, 11.I.1982, J. G. Smith 199 (MO). Municipio Papantla, Tenixtepec, (19°0'47.63"N, 97°8'26.99"W), 1900 m, 2.XI.1992, H. Oliva y H. García 1425 (IBUG). Municipio Zongolica, cerca de Apanga y de la carretera en construcción a Xochitla, 18°38'0"N, 96°58'22"W, 1582 m, 8.IV.2000, A. Rincón y C. Durán 1343 (MEXU). Zacatecas, municipio Tlaltenango de Sánchez Román, al NW de Jalpa sobre la brecha a Sánchez-Román, ca. del km 37, (21°42'48.72"N, 103°9'38.42"W), 2450 m, 1.XI.1976, R. Guzmán-Mejía 498 (ENCB, IBUG).



Apéndice 1: Continuación.***Cercocarpus mojadensis*** C.K. Schneid.

MÉXICO. Chihuahua, municipio Jiménez, ca. 20 (air) km ENE of Cd. Jiménez, upper slopes of Sierra de Chupaderos, (27°11'53.36"N, 104°42'58.8"W), 1677 m, 2.X.1973, *J. Henrickson 13782* (MEXU). Coahuila de Zaragoza, municipio Arteaga, sierra de Las Vigas, cañón de Jamé, rancho El Tirol, aprox. 12 km al NE de Jamé, (25°23'7.62"N, 100°34'24.49"W), 2400 m, 8.V.1995, *M. A. Carranza y J. Encinas 2153* (MEXU). Municipio Ocampo, minas San Francisco, 160 km al NW de Múzquiz, (28°22'35.42"N, 102°34'32.06"W), 1600 m, 8.III.1971, *F. Brizuela 754* (ENCB). Municipio Parras, Sierra de Parras, (25°23'55.28"N, 102°13'3.42"W, 1972 m, 14.V.1973, *M. C. Johnston et al. 11000* (MEXU). Municipio Sierra Mojada, Sierra Mojada, 19.IV.1892, *M. E. Jones 134* (MO). Municipio Villa de Acuña, serranías del Burro, Rancho El Bonito, on slope between canyons El Bonito and La Pantera in shrub woodland, 29°1'30"N, 102°7'30"W, 1722 m, 19.IX.1977, *D. H. Riskind et al. 2193* (MEXU). Durango, municipio Nombre de Dios, San José de La Parilla, (23°44'3.58"N, 104°6'29.4"W), 2258 m, 12.II.1987, *J. C. Sánchez 465-b* (IEB, MEXU); 2 km al O de San José de La Parilla, 23°44'12.3"N, 104°8'13.08"W, 2274 m, 2.VII.2019, *D. Trujillo-Juárez et al. 68* (IBUG). Hidalgo, municipio Cardonal, 26 km al NE de Ixmiquilpan, pasando el Cardonal hacia la barranca de Tolantongo, 1 km al E de la localidad de El Cubo, 20°37'6.4"N, 99°1'42.6"W, 2074 m, 17.III.2014, *D. Trujillo-Juárez et al. 16* (MEXU). Municipio Zimapán, twenty mi N of Zimapán, (20°51'28.49"N, 99°14'5.06"W, 2383 m), 14.IV.1947, *F. A. Barkley 1330* (ENCB). Nuevo León, municipio Galeana, cerro El Gallo, (24°51'57.28"N, 100°4'56.4"W), 1900 m, 21.II.1990, *G. B. Hinton et al. 20134* (IEB, MEXU); Santa Clara de González, Santa Clara, 9 km al S del entronque Galeana - San Roberto, rumbo a Dr. Arroyo, (24°39'28"N, 100°2'16"W), 1900 m, 15.V.1985, *F. González-Medrano et al. 14627* (IEB, MEXU), *14663* (MEXU); Santa Clara, (24°38'39.25"N, 100°2'32.79"W), 2050 m, 20.III.1983, *G. B. Hinton et al. 18388* (ENCB, IBUG, IEB, MEXU). Municipio Rayones, E of road leading from Rayones to Galeana, 13.6 mi from middle of bridge across Río Pilon, 24°55'45"N, 100°3'45"W, 1500 m, 9.IV.1994, *T. F. Patterson et al. 7476* (MEXU). Municipio Santiago, near San Isidro, (25°21'28.28"N, 100°17'51.55"W), 1800 m, 12.V.1994, *G. B. Hinton et al. 24165* (IEB, MEXU). Querétaro, municipio Cadereyta de Montes, 10 km al E de Maconí, (20°50'30.05"N, 99°29'55.5"W), 2000 m, 26.III.1985, *R. Fernández 2862* (ENCB, IEB); ladera NE de la Sierra Peña Azul, 6.5 km al SW de Vizarrón, (20°47'17.26"N, 99°44'16.85"W), 2410 m, 30.IV.1978, *S. Zamudio 2758* (IBUG, IEB, MEXU). Municipio Querétaro, 6 km al NW de La Luz, en terrenos de la hacienda Raspiño, (20°53'40.21"N, 100°28'10.21"W), 2300 m, 23.IX.1994, *J. Rzedowski 52517* (IEB). Municipio Toluca, 14 km al NW de Toluca, sobre el camino a El Derramadero, (20°58'0.5"N, 100°1'1.7"W), 2200 m, 9.IX.1990, *J. Rzedowski 50137* (IEB). Tamaulipas, municipio Miquihuana, 15 km al N de La Perdida, (23°37'42.16"N, 99°52'21.63"W), 1700 m, 18.IV.1976, *F. González-Medrano et al. 8769* (ENCB, MEXU); camino al cañón del Soldado por la brecha a la Marcela, (23°38'50.96"N, 99°51'33.72"W), 1900 m, 16.V.1986, *M. Martínez 1082* (MEXU). Zacatecas, municipio Concepción del Oro, al sureste de Mazapil, 26.6 km al este de San Tiburcio, 24°8'27"N, 101°13'47"W, 2133 m, 10.IV.2014, *J. A. Encina et al. 3774* (MEXU).

Cercocarpus pringlei (C.K. Schneid) Rydb.

MÉXICO. Oaxaca, La Hoya canyon, 1676 m, 2.XI.1894, *C. G. Pringle 6140* (MEXU); Oaxaca, II.1934, *J. R. Bruff 1257* (MEXU). Municipio San Juan Achiutla, 1.5 km al N de San Juan Achiutla por el camino a Santa María Nduayaco, 17°22'33"N, 97°30'30"W, 1840 m, 31.X.2018, *P. Carillo-Reyes et al. 9131* (IBUG). Municipio San Pedro y San Pablo Teposcolula, 500 m al S del juego de pelota del cerro de Pueblo Viejo, (17°29'58.33"N, 97°28'17.37"W), 2348 m, 4.II.2006, *A. García-Mendoza y S. Franco 8292* (MEXU). Distrito Teposcolula, municipio San Pedro y San Pablo Tequixtepec, 1.6 km E of highway 125 on the road to Guadalupe Cuauhtepac at km 85 from Tehuacán on highway 125, (18°3'23.4"N, 97°41'42.06"W), 1960 m, 18.X.1985, *B. Bartholomew et al. 3069* (MEXU). Distrito de Teposcolula, municipio San Pedro Yucunama, Mixteca Alta, 3 km al E de Yucunama, (17°34'13.14"N, 97°27'37.43"W), 2630 m, 17.II.1982, *A. García-Mendoza 857* (FCME, MEXU). Distrito Juxtlahuaca, municipio San Sebastián Tecomaxtlahuaca, solo 5 km de la desviación a San Sebastián Tecomaxtlahuaca, (17°19'19"N, 98°3'24.26"W, 1900 m), 24.IV.1996, *J. I. Calzada 20983* (MEXU); Sabino Solo, a 4.5 km de San Sebastián Tecomaxtlahuaca, carretera hacia San Martín Duraznos, 17°19'30.2"N, 98°3'28.7"W, 1595 m, 9.III.1997, *J. I. Calzada 21787* (IBUG, MEXU); a 5 km de San Sebastián Tecomaxtlahuaca, laderas de Sabino Solo, (17°19'35.02"N, 98°3'10.28"W), 1800 m, 21.III.1998, *J. I. Calzada 22491* (MEXU). Municipio Santa Catarina Ixtepeji, between Oaxaca and Valle Nacional 19 km N of highway 190, (17°11'16.16"N, 96°36'8.5"W), 2560 m, 22.X.1985, *B. Bartholomew et al. 3274* (MEXU). Distrito Cuicatlán, municipio Santiago Nacaltepec, 2 km al NO de Cieneguilla, brecha a Santa María Tejotepec, (17°28'33"N, 96°57'18"W), 2075 m, 25.I.1995, *A. Salinas y E. Martínez-Correa 8089* (MEXU); 158.3 km de la carretera Tehuacán - Cuicatlán, 17°33'44.7"N, 96°56'47.3"W, 1787 m, 15.XI.2004, *O. Téllez et al. 17618* (FCME). Distrito Santiago Juxtlahuaca, municipio Santos Reyes Tepejillo, 8 km al N de Santos Reyes Tepejillo, entrada por La Cruz Río Boquerón, (17°28'49.96"N, 97°54'1.49"W, 1824 m), 14.II.1995, *J. I. Calzada 19698* (MEXU). Distrito de Huajuapán, municipio Zapotitlán Palmas, 10 km al NO de Huajuapán, (17°51'22.39"N, 97°49'9.42"W), 2000 m, 16.II.1988, *A. García-Mendoza et al. 3610* (MEXU). Puebla, municipio Caltepec, cerro El Capulín, SW de Los Membrillos, (18°9'12.17"N, 97°30'45.95"W), 2000 m, 8.XI.1984, *P. Tenorio y C. Romero 8010* (IEB, MEXU). Municipio Molcaxac, cañada de Mamacla, (18°44'55.25"N, 97°58'39.73"W), 1900 m, 20.XII.1982, *R. Medina y A. Valiente 419* (ENCB, MEXU, UAMIZ).



Apéndice 1: Continuación.***Cercocarpus* sp. 1**

MÉXICO. Guerrero, municipio Chilapa de Álvarez, a 16 km de Tixtla por la carretera a Tlapa, (17°35'49.39"N, 99°18'21.24"W), 1790 m, 6.II.1981, *J. L. Contreras* 779 (FCME). Municipio Chilpancingo de Los Bravo, 6.5 mi W of Chilpancingo on road above and SW of village of Amojileca, (17°33'43.55"N, 100°46'22.48"W), 1850 m, 3.XII.1966, *W. R. Anderson* y *C. W. Laskowski* 4343 (ENCB); along road from Chilpancingo W toward Omilte 10.4 mi W of Chilpancingo, (17°34'9.96"N, 99°36'21.93"W), 1840 m, 27-28.VII.1968, *W. R. Anderson* y *C. Anderson* 4953 (ENCB); Colonia México, 1250 m, 19.I.2014, *R. Castro* 17993 (FCME); cañada de Atzizintla, al N de Chilpancingo, 1200 m, 28.XII.1967, *J. Chavelas-Polito* 2888 (ENCB); aprox. 1 km al SW de Ixtamalco por el camino Chilpancingo - San Vicente, (17°30'59.93"N, 99°36'1.04"W), 2100 m, 8.I.1984, *A. Peláez s.n.* (FCME, IBUG). Municipio Eduardo Neri, Tlapangalapa, (17°43'36.6"N, 99°27'33.6"W), 1582 m, 21.II.2010, *DIAAPROY S.A. de C.V.* 70469 (MEXU). Municipio Taxco de Alarcón, Tlamacazapa, 3 km antes del poblado, entrando vía Taxco, (18°29'39.93"N, 99°31'18.69"W), 1900 m, 28.I.1998, *F. Terán* y *P. Lara* 406 (FCME, MEXU); Palo de Chicharrón, carretera Juliantla - Tlamacazapa (0.5 km de la carretera Juliantla - Tlamacazapa), (18°30'52.75"N, 99°33'40.51"W), 1800 m, 26.VII.1988, *F. Terán et al.* 444 (FCME, MEXU). Municipio Zitlala, Topiltepec (reserva campesina), (17°39'16.84"N, 99°14'10.9"W, 1700 m), 14.II.1996, *C. Miranda* 20 (FCME). Oaxaca, distrito de Huajuapán, municipio San Pedro y San Pablo Tequixtepec, paraje Horno de Pan, 200 m al este de la desviación de Cuauhtepic, 2022 m, 30.XI.1999, *E. Cruz-Cruz* 419 (MEXU).

***Cercocarpus* sp. 2**

MÉXICO. Coahuila de Zaragoza, municipio Arteaga, ca. 25 mi southeast of Saltillo above Rancho Chapultepec, ca. 4 mi N of Huachichil, (25°17'19.18"N, 100°46'22.48"W), 2200 m, 16.V.1949, *R. McVaugh* 10551 (ENCB, MEXU). Municipio General Cepeda, Sierra de la Concordia, 10 km al N de ejido la Casita, 25°13'55"N, 101°25'27"W, 2150 m, 23.X.1996, *J. A. Encina* y *J. Zavala* 373 (MEXU). Municipio Saltillo, Sierra Zapalinamé, Las Vacas, 2100 m, VI.1942, *E. Lyonnet* 3543 (IEB, MEXU); cañón de San Lorenzo, 5-6 mi southeast of Saltillo, (25°19'59.25"N, 100°59'26.39"W), 2200 m, 28.V.1951, *R. McVaugh* 12349 (ENCB). Nuevo León, municipio Aramberri, El Salitre, 1465 m, 26.III.1994, *G. B. Hinton et al.* 24060 (MEXU). Municipio Galeana, road to summit of cerro Potosí, ca. 3.6 mi from Dieciocho de Marzo, (24°52'50.05"N, 100°11'47.19"W, 2430 m), 18.V.1982, *L. J. Dorr* y *T. L. Atkins* 2300 (MEXU); Cerro Potosí, 15 km al NW de Galeana, (24°52'10.61"N, 100°13'49.06"W), 2600 m, 23.V.1982, *R. Sánchez-Silva* 100 (MEXU). Municipio Iturbide, about 3 mi above Iturbide, on road to Galeana, (24°43'57.47"N, 99°55'51.33"W), 2600 m, 18.V.1949, *R. McVaugh* y *R. L. Wilbur* 10574 (MEXU). Municipio Santiago, San Isidro, (25°21'28.28"N, 100°17'51.55"W), 1800 m, 12.V. 1994, *G. B. Hinton et al.* 24164 (MEXU).

***Cercocarpus* sp. 3**

MÉXICO. Puebla, municipio Aljojuca, cerro al E de Aljojuca, (19°5'32.17"N, 97°30'46.6"W), 2650 m, 21.IV.2005, *J. L. Contreras* 8272 (MEXU). Municipio Guadalupe Victoria, en el cerro de la Derrumbada Roja, (19°17'49.1"N, 97°27'13"W), 2700 m, 6.XI.1977, *M. Cházaro* 721 (ENCB). Veracruz de Ignacio de la Llave, municipio Perote, cerro de Tenextepec, 19°28'3"N, 97°16'33"W, 2660 m, 19.XI.1997, *G. Castillo-Campos et al.* 16583 (IEB, MEXU); loc. cit., 28.IV.1998, *G. Castillo-Campos* y *S. Avendaño* 17653 (IEB, MEXU).



Apéndice 2: Ejemplares representativos de *Cercocarpus* Kunth en los cuales examinamos las características anatómicas y de arquitectura foliar. Las coordenadas entre paréntesis indican que fueron calculadas. Los códigos entre paréntesis son los mostrados en la [Figura 5](#).

Cercocarpus fothergilloides Kunth

MÉXICO. Oaxaca, municipio de Chapulco, 7 km antes de llegar a Nicolás Bravo, carretera Azumbilla - Lagunas de San Bernardino, (18°35'40.03"N, 97°16'32.76"W), 2570 m, 28.IX.1989, *M. Cházaro et al.* 6089 (MEXU) (MCB6089). Veracruz de Ignacio de la Llave, municipio Acultzingo, Ojo de Agua de Arriba, 15.VI.2013, *J. E. Rivera-Hernández et al.* 5908 (MEXU) (JRH5908).

Cercocarpus macrophyllus C.K. Schneid.

MÉXICO. Durango, municipio Pueblo Nuevo, alrededor de 75 km al S de El Salto, 23°39'8.1"N, 105°44'33.1"W, 2505 m, 4.VII.2019, *D. Trujillo-Juárez et al.* 69 (IBUG) (DTJ69). Hidalgo, municipio Zimapán, al NE de Las Trancas, 2 km NE por la desviación a Nicolás Flores, 20°48'2.3"N, 99°15'14"W, 2189 m, 19.IV.2014, *D. Trujillo-Juárez et al.* 27 (MEXU) (DTJ27). Jalisco, municipio Tolimán, km 12 camino El Sauz - Lagunillas, cerca del límite con Colima, (19°28'54.61"N, 103°58'40.92"W), 2100 m, 29.XII.1988, *J. A. Pérez de la Rosa et al.* 1655 (IBUG) (JAP1655); Lagunitas, (19°32'12.46"N, 103°58'41.11"W), 1800-1900 m, 15.I.1991, *E. Salcedo et al.* 181 (IBUG) (ES181). Municipio Yahualica de González Gallo, La Yesca - La Tinaja, (21°13'27.48"N, 102°59'30.13"W), 1800-1900 m, 24.I.1993, *L. J. Arellano* 258 (IBUG) (JLA258). Oaxaca, distrito Etlá, municipio San Felipe Tejalapam, Salinas del puente León, 17°2'54.2"N, 96°55'12.1"W, 2215 m, 17.I.2012, *C. Cervantes-Morales* 842 (MEXU) (CM843). Distrito Juxtlahuaca, municipio San Juan Mixtepec, Tierra Blanca, a 4 km de San Juan Mixtepec, (17°16'12.55"N, 97°50'32.35"W), 2300 m, 6.I.1989, *J. Reyes* 1430 (MEXU) (REY1430). Veracruz de Ignacio de la Llave, municipio Papantla, Tenixtepec, (19°0'47.63"N, 97°8'26.99"W), 1900 m, 2.XI.1992, *H. Oliva y H. García* 1425 (IBUG) (HO1425). Zacatecas, municipio Tlaltenango de Sánchez Román, al NW de Jalpa sobre la brecha a Sánchez-Román, ca. del km 37, (21°42'48.72"N, 103°9'38.42"W), 2450 m, 1.XI.1976, *R. Guzmán-Mejía* 498 (IBUG) (RGM498).

Cercocarpus mojadensis C.K. Schneid.

MÉXICO. Chihuahua, municipio Jiménez, ca. 20 (air) km ENE of Ciudad Jiménez, upper slopes of Sierra de Chupaderos, (27°11'53.36"N, 104°42'58.8"W), 1677 m, 2.X.1973, *J. Henrickson* 13782 (MEXU) (JH13782). Durango, municipio Nombre de Dios, 2 km al O de San José de La Parilla, 23°44'12.3"N, 104°8'13.08"W, 2274 m, 2.VII.2019, *D. Trujillo-Juárez et al.* 68 (IBUG) (DTJ68). Hidalgo, municipio Cardonal, 26 km al NE de Ixmiquilpan, pasando el Cardonal hacia la barranca de Tolantongo, 1 km al E de la localidad de El Cubo, 20°37'6.4"N, 99°1'42.6"W, 2074 m, 17.III.2014, *D. Trujillo-Juárez et al.* 16 (MEXU) (DTJ16). Nuevo León, municipio Galeana, Santa Clara, (24°38'39.25"N, 100°2'32.79"W), 2050 m, 20.III.1983, *G. B. Hinton et al.* 18388 (IBUG, MEXU) (GBH18388); cerro El Gallo, (24°51'57.28"N, 100°4'56.4"W), 21.II.1990, *G. B. Hinton et al.* 20134 (MEXU) (GBH20134). Municipio Santiago, near San Isidro, (25°21'28.28"N, 100°17'51.55"W), 1800 m, 12.V.1994, *G. B. Hinton et al.* 24165 (MEXU) (GBH24165). Querétaro, municipio Cadereyta de Montes, ladera NE de la Sierra Peña Azul, 6.5 km al SW de Vizarrón, (20°47'17.26"N, 99°44'16.85"W), 2410 m, 30.IV.1978, *S. Zamudio* 2758 (IBUG, MEXU) (SZ2758). Tamaulipas, municipio Miquihuana, camino al cañón del Soldado por la brecha a la Marcela, (23°38'50.96"N, 99°51'33.72"W), 1900 m, 16.V.1986, *M. Martínez* 1082 (MEXU) (MM1082).

Cercocarpus pringlei (C.K. Schneid) Rydb.

MÉXICO. Oaxaca, municipio San Juan Achiutla, 1.5 km al N de San Juan Achiutla por el camino a Santa María Nduayaco, 17°22'33"N, 97°30'30"W, 1840 m, 31.X.2018, *P. Carrillo-Reyes et al.* 9131 (IBUG) (PCR9131). Puebla, municipio Caltepec, Cerro El Capulín, SW de Los Membrillos, (18°9'12.17"N, 97°30'45.95"W), 2000 m, 8.XI.1984, *P. Tenorio y C. Romero* 8010 (MEXU) (PT8010).

Cercocarpus sp. 1

MÉXICO. Guerrero, municipio Chilpancingo de Los Bravo, aprox. a 1 km al SW de Ixtamalco por el camino Chilpancingo-San Vicente, (17°30'59.93"N, 99°36'1.04"W), 2100 m, 8.I.1984, *A. Peláez s.n.* (IBUG) (APSN). Municipio Zitlala, Topiltepec (reserva campesina), (17°39'16.84"N, 99°14'10.9"W, 1700 m), 14.II.1996, *C. Miranda* 20 (FCME) (MIR20).

Cercocarpus sp. 2

MÉXICO. Nuevo León, municipio Galeana, road to summit of cerro Potosí, ca. 3.6 mi from Dieciocho de Marzo, (24°52'50.05"N, 100°11'47.19"W, 2430 m), 18.V.1982, *L. J. Dorr y T. L. Atkins* 2300 (MEXU) (LTD2300).



Apéndice 2: Continuación.

***Cercocarpus* sp. 3**

MÉXICO. Veracruz de Ignacio de la Llave, municipio Perote, cerro de Tenextepec, 19°28'3"N, 97°16'33"W, 2660 m, 28.IV.1998, G. *Castillo-Campos* y S. *Avendaño* 17653 (MEXU) (GCC17653).



Apéndice 3: Figura que muestra las gráficas de los ADCs. A. primera y tercera función del ADC de los caracteres morfológicos; B. primera y tercera función del ADC de los caracteres anatómicos. Abreviaciones: Can1=primera función canónica, Can3=tercera función canónica.

