



Casa abierta al tiempo

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA
UNIDAD IZTAPALAPA

División de Ciencias Biológicas y de la Salud
Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud

**“IMPLICACIONES TAXONÓMICAS Y ECOLÓGICAS DE LA MORFOANATOMÍA
EN EL GÉNERO *Mimosa* (LEGUMINOSAE)”**

TESIS

Que para obtener el grado de
DOCTOR EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

PRESENTA

M. en C. Manuel Alberto Ayala Ramos

Matrícula: 2211800370

Orcid: 0009-0007-2610-2426

manuelalbertoayalaramos@gmail.com

Director de Tesis:

Dra. Rosaura Grether González

Dra. Susana Adriana Montaña Arias

Jurado:

Presidente:

Dra. Rosaura Grether González

Secretaria:

Dra. Susana Adriana Montaña Arias

Vocal:

Dra. Teresa Margarita Terrazas Salgado

Vocal:

Dra. Sara Lucía Camargo Ricalde

Vocal:

Dra. Agustina Rosa Andrés Hernández

Iztapalapa, Ciudad de México a 30 de enero de 2026

El presente trabajo fue realizado en el Laboratorio de Biosistemática de Leguminosas del Departamento de Biología de la Universidad Autónoma Metropolitana – Unidad Iztapalapa, AS-016 y AS-114. Bajo la dirección de la Dra. Susana Adriana Montaña Arias y la Dra. Rosaura Grether González del Departamento de Biología. El asesoramiento del presente trabajo estuvo a cargo de la Dra. Teresa Margarita Terrazas Salgado.

El autor agradece a la Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación (SECIHTI) (antes CONAHCYT) por la beca otorgada para sus estudios de Doctorado, con el número de registro 742973, que comprendió el período del 01/04/2021 al 31/03/2025. El Doctorado de Ciencias Biológicas y de la Salud de la Universidad Autónoma Metropolitana pertenece al Sistema Nacional de Posgrados de la Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación (SECIHTI) con número de referencia 001480.



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

Declaración de originalidad

El que suscribe Manuel Alberto Ayala Ramos, alumno del Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud, de la División de Ciencias Biológicas y de la Salud, de la Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, y autor de la tesis o titulada: "IMPLICACIONES TAXONÓMICAS Y ECOLÓGICAS DE LA MORFOANATOMÍA EN EL GÉNERO *Mimosa* (LEGUMINOSAE)",

Declaro que:

1. La tesis que presento ante el Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud, para lo obtención del grado de Doctor es de mi autoría y original creación, producto del resultado de mi trabajo de investigación personal e individual; el cual cuenta con las correspondientes citas textuales del material bibliográfico utilizado y con el debido otorgamiento de los créditos autorales.
2. En la tesis no he reproducido párrafos completos; ilustraciones, fotografías, diagramas, cuadros y tablas, sin otorgamiento del crédito autoral y/o fuente correspondiente.
3. En consecuencia, relevo de toda responsabilidad a la Universidad Autónoma Metropolitana de cualquier demanda o reclamación que llegara a formular alguna persona física o moral que se considere con derecho sobre la tesis o idónea comunicación de resultados, respondiendo por la autoría y originalidad de la misma, asumiendo todas las consecuencias económicas y jurídicas si ésta no fuese de mi creación.

La presente declaración de originalidad se firma en la Ciudad de México el 28 de noviembre del 2025.

Atentamente

Manuel Alberto Ayala Ramos

Este documento debe ser firmado con tinta azul y debe anexarse copia en la tesis o idónea comunicación de resultados (tesina, reporte, etc.), el documento original será conservado por el Coordinador del Posgrado.



UNIDAD CUAJIMALPA
Av. Vasco de Quiroga 4871
Col. Santa Fe
Cuajimalpa de Morelos
C.P. 05300, Cd. México
55 5014 6500 ext. 6534

DOCTORADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

UNIDAD IZTAPALAPA
Av. Ferrocarril San Rafael
Aéreo 186, Col. Leyes de
Reforma 1ª Sección, Iztapalapa
C.P. 09310, Cd. México
55 5604 4600 ext. 3461

UNIDAD LERMA
Av. De las Garzas 10
Col. El Panleón,
Lerma de Villada
C.P. 52005, Edo. de México
72 6262 7002 ext. 2002

UNIDAD XOCHIMILCO
Calz. del Hueso 1100,
Col. Villa Guadalupe,
Coyoacán
C.P. 04960, Cd. México
55 5483 7000 ext. 7504

doctoradocbs@correo.uam.mx

<http://posgradocbs.uam.mx>



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

Carta de Cesión de Derechos

En la Ciudad de México, el día 28 de noviembre del año 2025, quien suscribe Manuel Alberto Ayala Ramos, alumno del Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud de la Universidad Autónoma Metropolitana, manifiesta que es autor intelectual de la tesis titulada "IMPLICACIONES TAXONÓMICAS Y ECOLÓGICAS DE LA MORFOANATOMÍA EN EL GÉNERO *Mimosa* (LEGUMINOSAE)", bajo la dirección del Comité Tutorial conformado por la Dra. Susana Adriana Montañó Arias, la Dra. Rosaura Grether González y de la Dra. Teresa Margarita Terrazas Salgado, cede los derechos del trabajo de tesis a la Universidad Autónoma Metropolitana para su difusión, con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin permiso expreso del autor o del Comité Tutorial del trabajo. Con el fin de solicitar autorización, los usuarios podrán escribir al correo electrónico manuelalbertoayalaramos@gmail.com; si el permiso es otorgado, el usuario deberá dar el seguimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

Manuel Alberto Ayala Ramos
Matrícula: 2211800370



DOCTORADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

UNIDAD CUAJIMALPA

Av. Vasco de Quiroga 4871
Col. Santa Fe
Cuajimalpa de Morelos
C.P. 05300, Cd. México
55 5014 6500 ext. 6534

doctoradocbs@correo.uam.mx

UNIDAD IZTAPALAPA

Av. Ferrocarril San Rafael
Aislco 186, Col. Leyes de
Reforma 1ª Sección, Iztapalapa
C.P. 09310, Cd. México
55 5604 4600 ext. 3461

UNIDAD LERMA

Av. De las Garzas 10
Col. El Panleón,
Lerma de Villada
C.P. 52005, Edo. de México
72 6262 7002 ext. 2002

<http://posgradocbs.uam.mx>

UNIDAD XOCHIMILCO

Calz. del Hueso 1100,
Col. Villa Guilebud,
Coyoacán
C.P. 04360, Cd. México
55 5483 7000 ext. 7504

DEDICATORIAS Y AGRADECIMIENTOS

A mi familia por todo su apoyo, las vivencias y los buenos y desafortunados momentos que compartimos a lo largo de estos cuatro años y toda una vida juntos.

A mi comité tutorial, la Dra. Susana Adriana Montaña Arias, la Dra. Rosaura Grether y la Dra. Teresa Terrazas por ser los pilares que sostuvieron este proyecto, además, de ser una fuente inagotable de conocimiento, paciencia y comprensión. Sin su participación activa esta tesis no existiría.

A mis amigos de siempre, esa familia extendida donde nunca falta una frase, una sonrisa, o un buen gesto para no bajar los brazos y seguir adelante.

A mis amigos, compañeros de laboratorio, profesores y demás personas con las que tuve la fortuna de coincidir y que ahora son parte de mi vida, no pude haber conseguido mejor compañía para llevar este proceso.

Agradezco al Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud de la Universidad Autónoma Metropolitana por permitirme ser parte del programa y llevar a cabo mis estudios de Doctorado.

Agradezco a la Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa y al Herbario Metropolitano (UAMIZ) por las facilidades otorgadas durante la elaboración de esta tesis de Doctorado.

Agradezco al personal de apoyo administrativo de la Jefatura del Departamento de Biología por todas las facilidades brindadas y la gestión de diferentes trámites a lo largo del proceso de elaboración de esta tesis.

Agradezco a las personas que me acompañaron durante la recolección del material biológico en campo en las diferentes localidades del país.

ÍNDICE GENERAL

DEDICATORIAS Y AGRADECIMIENTOS	I
ÍNDICE GENERAL	II
ÍNDICE DE CUADROS	V
ÍNDICE DE FIGURAS	VII
RESUMEN	1
ABSTRACT	4
1. INTRODUCCIÓN	6
2. ANTECEDENTES	10
2.1 Taxonomía del género <i>Mimosa</i>	10
2.1.1 Relevancia de la morfoanatomía en la taxonomía de <i>Mimosa</i>	11
2.2 Relevancia biológica y ecológica de <i>Mimosa</i>	14
2.2.1 La morfoanatomía de <i>Mimosa</i> y su relación con el ambiente	15
3. PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN	19
4. HIPÓTESIS.....	19
5. OBJETIVO GENERAL.....	19
5.1 Objetivos específicos	20
6. MÉTODOS.....	20
6.1 Selección de especies	20
6.2 Recolecta del material vegetal en el campo	20
6.2.1 Recolecta de hojas para el estudio morfoanatómico de los folíolos y de sus características estomáticas	20

6.2.2 <i>Recolecta de semillas</i>	22
6.3 Caracterización y germinación de las semillas para la obtención de raíces principales	22
6.3.1 <i>Cosecha de plantas jóvenes</i>	24
6.4 Tratamiento del material vegetal para el estudio de la morfo-anatomía	24
6.4.1 <i>Análisis morfoanatómico de los folíolos</i>	24
6.4.2 <i>Análisis de las características estomáticas de los folíolos</i>	26
6.4.3 <i>Análisis morfoanatómico de la raíz principal</i>	27
6.5 Análisis estadísticos	30
6.5.1 <i>Comparación de las características morfoanatómicas entre especies</i>	30
6.5.2 <i>Similitud de las características morfoanatómicas de los folíolos</i>	30
6.5.3 <i>Asociación de las características morfoanatómicas de los folíolos con el ambiente</i>	31
6.5.4 <i>Asociación de las características estomáticas con el ambiente</i>	33
6.5.5 <i>Relación de las características de las semillas con la morfología de las raíces principales</i>	33
7. RESULTADOS	35
7.1 Morfoanatomía de los folíolos de <i>Mimosa</i>	35
7.1.1 <i>Arquitectura de los folíolos</i>	35
7.1.2 <i>Anatomía de los folíolos</i>	39
7.1.3 <i>Análisis de similitud</i>	49
7.1.4 <i>Correspondencia entre variables</i>	52

7.2 Densidad e índice estomáticos de siete especies de <i>Mimosa</i>	54
7.2.1 Densidad estomática y densidad de las células epidérmicas	54
7.2.2 Índice estomático	56
7.2.3 Longitud de las células oclusivas	57
7.2.4 Correspondencia entre variables	58
7.3 Características de las semillas y morfoanatomía de las raíces en plantas jóvenes de <i>Mimosa</i>	60
7.3.1 Caracterización de las semillas	60
7.3.2 Morfología de la raíz principal	60
7.3.3 Anatomía de la raíz principal	64
8. DISCUSIÓN	74
8.1 Implicaciones taxonómicas de la morfoanatomía de los folíolos de <i>Mimosa</i>	74
8.2 Implicaciones ecológicas de la morfoanatomía de los folíolos de <i>Mimosa</i>	78
8.3 Implicaciones ecológicas de la densidad e índice estomático en <i>Mimosa</i>	81
8.4 Implicaciones ecológicas de la morfoanatomía de la raíz en plantas jóvenes de <i>Mimosa</i>	85
9. CONCLUSIONES	90
10. REFERENCIAS	92
ANEXO 1	113
ANEXO 2	118
ANEXO 3	119
ANEXO 4	120
ANEXO 5. Artículos publicados	122

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Lista de las especies de <i>Mimosa</i> seleccionadas, información taxonómica, distribución geográfica, tipos de vegetación, rango de altitud de cada especie e información de los sitios de recolecta de folíolos y semillas. Tipos de vegetación de acuerdo con Rzedowsky (1978). BTC = Bosque tropical caducifolio.	22
Cuadro 2. Pruebas estadísticas aplicadas para determinar la existencia de diferencias entre las siete especies estudiadas o entre superficies de los folíolos (*). Valor de significancia de todas las pruebas = $p < 0.05$	32
Cuadro 3. Abreviaturas de hábito, número cromosómico, altitud, radiación solar y de las 19 variables bioclimáticas para México utilizadas en los análisis de correlación de Pearson y el análisis de correspondencia canónica. Variables bioclimáticas de acuerdo con Cuervo-Robayo et al. (2014).	34
Cuadro 4. Grosor de la cutícula y de la epidermis registrado en las especies de <i>Mimosa</i> estudiadas. Se presentan los promedios, el signo \pm indica la desviación estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas entre especies (mayúsculas) y entre superficies (minúsculas) ($p < 0.05$).	45
Cuadro 5. Resultados del BDAV para el análisis del grosor de la cutícula y la epidermis de las siete especies de <i>Mimosa</i> estudiadas.	45
Cuadro 6. Principales características en los grupos y subgrupos obtenidos en el análisis de conglomerados y características exclusivas de las especies estudiadas.	51

Cuadro 7. Características morfométricas de las semillas en las siete especies de *Mimosa* estudiadas. Se presentan los promedios, el signo \pm indica la desviación estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas entre las especies ($p < 0.05$).61

Cuadro 8. Características morfoanatómicas de la raíz principal en las siete especies de *Mimosa* estudiadas. Se presentan los promedios, el signo \pm indica la desviación estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas entre las especies ($p < 0.05$).63

Cuadro 9. Cuadro de correlaciones entre las características morfométricas de las semillas y las características de la raíz de siete especies de *Mimosa*. Debajo de la diagonal se ubica el valor de la correlación, por arriba de la diagonal la significancia ($p < 0.05$).69

Cuadro 10. Área y porcentaje que ocupa cada uno de los tejidos que conforman el cilindro vascular de la raíz principal. Se presentan los promedios, el signo \pm indica la desviación estándar. % = Porcentaje del área total del cilindro vascular que puede ocupar cada tejido. Letras diferentes indican diferencias significativas entre las especies ($p < 0.05$).71

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1.** Corte transversal de raíz de *M. biuncifera* mostrando los tejidos donde se llevaron a cabo las mediciones. Flecha doble = mediciones en la corteza primaria; línea azul continua = área total del cilindro vascular; de la línea azul a la línea discontinua morada = área que ocupa el floema; de la línea discontinua morada a la línea discontinua roja = área que ocupa la región cambial; de la línea discontinua roja a la línea discontinua amarilla = área que ocupa el xilema; línea discontinua amarilla = área que ocupa el centro parenquimatoso. co = corteza primaria; cp = centro parenquimatoso; cv = cambium vascular; en = endodermis; ep = epidermis; f = fibras; fl = floema; pe = peridermis. Escala = 50 μm**29**
- Figura 2.** *Mimosa similis*. Venas que forman la arquitectura de los folíolos. a. Hoja bipinnada. b. Partes del folíolo.**35**
- Figura 3.** Anchura de la vena principal y de los folíolos en las siete especies de *Mimosa* estudiadas. a. Anchura de la vena principal ($F = 16.48, p = 0.013$). b. Anchura de los folíolos ($F = 5.6, p = 0.003$). Letras diferentes indican diferencias significativas entre las especies ($p < 0.05$).**37**
- Figura 4.** Características de la venación en las siete especies de *Mimosa* estudiadas. a. Folíolos aclarados de *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa*, b. *M. biuncifera*, c. *M. benthamii* var. *benthamii*, d. *M. monancistra*, e. *M. similis*, f. *M. affinis*, g. *M. pigra* var. *pigra*. h. Vena principal terminando en el ápice del folíolo de *M. pigra* var. *pigra*. i. Vena principal terminando antes del ápice del folíolo de *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa*, las flechas indican las ramificaciones en el ápice de la vena principal. j. Base del folíolo de *M. benthamii* var. *benthamii* con una vena basal lateral en el lado basiscópico (b) del folíolo. k. Base del

folíolo de *M. pigra* var. *pigra* con tres venas basales laterales en el lado basiscópico (b) y una en el lado acroscópico (a) del folíolo. l. Venación terciaria en *M. similis* con patrón reticulado y areolas imperfectas. m. Traqueoblastos en la venación terciaria cerca del ápice del folíolo de *M. pigra* var. *pigra* (flecha). n. Areolas con vénulas una vez ramificadas en *M. affinis* (flecha). o. Areolas con vénulas dos veces ramificadas en *M. similis* (flecha). p. Vénula simple en *M. monancistra*, traqueidas terminales con punteaduras reticuladas (flecha) y escaleriformes. q. Venación última marginal incompleta en *M. similis*, con vénulas lineares hacia el margen (flecha). r. Venación última marginal incompleta en el lado acroscópico (flecha) y formando arcos en el lado basiscópico del folíolo en *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa*. s. Venación última marginal fimbriada en *M. pigra* var. *pigra* (flecha). vp = vena principal; * = venas basales laterales (b = basiscópicas; a = acroscópica). Escalas: a-g = 1mm; h-o, q-s = 50 μ m, y p = 25 μ m.41

Figura 5. Características epidérmicas y tipos de tricomas observados en los folíolos de las especies de *Mimosa* estudiadas. a. Forma de las células epidérmicas observadas en *M. affinis*: tetragonal (t), tetragonal alargada (te) y poligonal (p). b. Complejos estomáticos paracíticos (pa) en *M. similis*. c. Complejos estomáticos anisocíticos (ani) en *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa*. d. Complejos estomáticos anomocíticos (ano) en *M. benthamii* var. *benthamii*. e. Tricomas simples, no glandulares, unicelulares en *M. benthamii* var. *benthamii*. f. Tricoma simple micropapilado en *M. biuncifera*. g. Tricoma simple, glandular, con una cabeza multicelular, en el margen del folíolo de *M. affinis*. h. Tricoma simple, multicelular, multiseriado, en el margen del folíolo de *M. affinis*. i. Tricoma simple, multicelular, uniseriado, en el margen del folíolo de *M. pigra* var. *pigra*. j. Tricoma simple multicelular,

multiseriado, en el margen del folíolo de *M. pigra* var. *pigra*. es = estoma. Escalas: a, e, h-j = 50 μ m, y b-d, f = 25 μ m.44

Figura 6. Características anatómicas observadas en las secciones transversales de los folíolos de las especies de *Mimosa* estudiadas. a. Epidermis adaxial de *M. affinis* con cutícula lisa y células epidérmicas sin depósitos orgánicos. b. Epidermis abaxial de *M. benthamii* var. *benthamii* con cutícula lisa y células epidérmicas con depósitos orgánicos; estoma ligeramente hundido. c. Folíolo de *M. biuncifera* mostrando mesofilo isobilateral. d. Folíolo de *M. similis* mostrando mesofilo isobilateral, nótese los depósitos orgánicos solo en el parénquima en empalizada. e. Folíolo de *M. affinis* mostrando mesofilo dorsiventral. f. Folíolo de *M. benthamii* var. *benthamii* mostrando cristales en el mesofilo adyacente a la epidermis adaxial (flecha). g. Vena principal de *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa*. h. Vena principal de *M. similis* mostrando la extensión de la vaina parenquimatosa hacia la superficie abaxial del folíolo. ce = células epidérmicas; cu = cutícula; ep = epidermis; es = estoma; ev = extensión de la vaina del haz vascular de la vena principal; fl = floema; pe = parénquima en empalizada; ps = parénquima esponjoso; v = vaina del haz vascular; vp = vena principal; vs = vena secundaria; x = xilema; triángulo = fibras. Escalas: c = 100 μ m, h = 50 μ m y a, b, d-g = 25 μ m.48

Figura 7. Grosor del mesofilo y de los folíolos registrado en las siete especies de *Mimosa* estudiadas. a. Grosor del mesofilo ($F = 6.1, p = 0.002$). b. Grosor de los folíolos ($F = 5.66, p = 0.003$). Letras diferentes indican diferencias significativas entre las especies ($p < 0.05$)......49

Figura 8. Análisis de conglomerados (ANOSIM) mostrando el agrupamiento de las especies de *Mimosa* basado en el grado de similitud de todas sus características.....50

Figura 9. Análisis de correspondencia canónica (CCA) mostrando la relación entre las características morfoanatómicas de los folíolos de las siete especies de <i>Mimosa</i> (ver lista en Anexo 1) y las variables bioclimáticas (abreviaturas en Cuadro 3).	53
Figura 10. Densidad estomática registrada en las siete especies de <i>Mimosa</i> estudiadas. Letras diferentes indican diferencias significativas, mayúsculas entre las especies, minúsculas entre las superficies ($p < 0.05$).	55
Figura 11. Densidad de las células epidérmicas registrada en las siete especies de <i>Mimosa</i> estudiadas. Letras diferentes indican diferencias significativas entre las especies ($p < 0.05$). .	55
Figura 12. Índice estomático registrado en las siete especies de <i>Mimosa</i> estudiadas. Letras diferentes indican diferencias significativas, mayúsculas entre las especies, minúsculas entre las superficies ($p < 0.05$).	56
Figura 13. Longitud de las células guarda registrada en las siete especies de <i>Mimosa</i> estudiadas. Letras diferentes indican diferencias significativas, mayúsculas entre las especies, minúsculas entre las superficies ($p < 0.05$).	57
Figura 14. Análisis de correspondencia canónica (CCA) mostrando las relaciones entre las variables bioclimáticas (abreviaturas en Cuadro 3) y las características estomáticas de las siete especies de <i>Mimosa</i> . DE = densidad estomática; DCE = densidad de células epidérmicas; IE = índice estomático; LCO = longitud de las células oclusivas.	59
Figura 15. Sistema radical axonomorfo en plantas de 25 días de edad de las siete especies de <i>Mimosa</i> estudiadas. a. <i>Mimosa aculeaticarpa</i> var. <i>aculeaticarpa</i> ; b. <i>M. affinis</i> ; c. <i>M. benthamii</i> var. <i>benthamii</i> ; d. <i>M. biuncifera</i> ; e. <i>M. monancistra</i> ; f. <i>M. pigra</i> var. <i>pigra</i> ; g. <i>M. similis</i> .	

asteriscos = cotiledones; cuadro verde = zona de donde se obtuvieron los cortes del estudio anatómico; flecha azul = segunda raíz lateral; flecha negra = cuello; flecha morada = cicatriz de los cotiledones; flecha roja = primera raíz lateral. Escala = 1 cm.63

Figura 16. Cortes transversales de la raíz en las siete especies de *Mimosa* estudiadas mostrando la disposición de los tejidos internos. a. *Mimosa aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa*; b. *M. affinis*; c. *M. benthamii* var. *benthamii*; d. *M. biuncifera*; e. *M. monancistra*; f. *M. pigra* var. *pigra*; g. *M. similis*. co = corteza primaria; cp = centro parenquimatoso;; fl = floema; f = fibras; x = xilema. Línea punteada = cambium vascular. Escala = 50 μ m.66

Figura 17. Características anatómicas registradas en los cortes transversales de las raíces principales en las siete especies estudiadas. a. Epidermis uniseriada de *M. benthamii* var. *benthamii*; b. Corteza primaria de *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa*; c. Corteza primaria de *M. monancistra*. d. Endodermis en *M. pigra* var. *pigra*; e. Endodermis en *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa*. f. Endodermis observada mediante el uso de Sudan IV en *M. affinis* y en g. *M. similis*. h. Casquetes de fibras en *M. biuncifera*; i. Fibras en *M. benthamii* var. *benthamii*. j. Cilindro vascular con cuatro polos de xilema en *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa*; k. Centro parenquimatoso de la raíz con gránulos de almidón y cilindro vascular con cuatro polos de xilema en *M. benthamii* var. *benthamii*. l. Cilindro vascular con cinco polos de xilema en *M. similis*. co = corteza primaria; cp = centro parenquimatoso; cv = cambium vascular; en = endodermis; ep = epidermis; f = fibras; fl = floema; p = parénquima; pe = peridermis; v = vaso; flechas negras = engrosamientos de la endodermis. Escala = 50 μ m.69

Figura 18. Características anatómicas registradas en los cortes transversales de las raíces en las siete especies estudiadas. Peridermis en sus primeras etapas de desarrollo en a. *M. affinis*,

b. *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa*, c. *M. benthamii* var. *benthamii* y d. *M. similis*, nótese la tinción de las paredes celulares en *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa* y los cristales prismáticos en *M. similis*. Floema secundario en e. *M. monancistra*, f. *M. benthamii* var. *benthamii*, g. *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa* y h. *M. similis*, nótese los cristales prismáticos en el floema de *M. benthamii* var. *benthamii* y las fibras en el floema y el xilema de *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa*. Vasos con contorno angulado en el xilema de i. *M. pigra* var. *pigra*. Gránulos de almidón en el parénquima de la raíz de j. *M. benthamii* var. *benthamii* y k. *M. biuncifera*. Parénquima de l. *M. affinis*, sin gránulos de almidón; co = corteza primaria; cp = centro parenquimatoso; cv = cambium vascular; en = endodermis; f = fibras; fl = floema; p = parénquima; pe = peridermis; v = vasos; x = xilema; flechas rojas = elementos de tubo criboso; flechas amarillas = cristales. Escala: a-i = 50 μ m, j-l = 25 μ m.73

RESUMEN

La morfo-anatomía comparada permite la delimitación de especies y aporta información sobre los mecanismos adaptativos de las mismas a los ambientes donde se distribuyen. Debido a que el género *Mimosa* (615 spp.) presenta problemas para el reconocimiento de sus especies, las cuales se distribuye en prácticamente todos los ecosistemas y son consideradas uno de los elementos dominantes dentro de sus ambientes, se consideró que un estudio morfoanatómico permitiría el reconocimiento de sus especies y la obtención de información ecológica de las mismas. El objetivo de este trabajo fue determinar las características morfo-anatómicas de la hoja y de la raíz principal con relevancia taxonómica y aquellas con implicaciones ecológicas de siete especies de *Mimosa*. La selección de especies se basó en criterios taxonómicos y ecológicos. Se recolectaron las pinnas de tres individuos por especie, éstas se fijaron y posteriormente, se seleccionaron 15 folíolos que fueron aclarados y teñidos con safranina O para la observación de su arquitectura foliar. Quince folíolos más se incluyeron en parafina, estos se seccionaron transversalmente (10 µm de grosor) con un micrótopo de rotación; los cortes se tiñeron con safranina O-verde rápido (FCF), y se elaboraron laminillas para la observación de su anatomía. Adicionalmente, 15 folíolos de cinco individuos por especie se aclararon con cloro comercial y se tiñeron con safranina O, registrándose la densidad estomática y de células epidérmicas y el índice estomático, así como el tamaño de las células guarda en ambas superficies del folíolo. Para la obtención de raíces se caracterizaron 200 semillas por especie, se seleccionaron aquellas que eran similares, las cuales se sembraron y germinaron en invernadero. Después de 25 días desde su germinación se cosecharon cinco plantas jóvenes por especie para describir la morfología de sus raíces. La raíz principal de tres individuos se fijó, incluyó en parafina y cortó transversalmente (10 µm de grosor) con un

micrótopo de rotación; los cortes se tiñeron con safranina O-verde rápido (FCF) y se elaboraron laminillas para la observación de la anatomía. Los datos de cada carácter morfo-anatómico se evaluaron para determinar diferencias interespecíficas (ANOVA, Balanced Design Analysis of Variance Test, Kruskal-Wallis) y se realizaron otros análisis para determinar la asociación de las características con distintas variables ambientales (CCA, Correlación de Spearman, Correlación de Pearson, Análisis de conglomerados (UPGMA), NMDS). Los resultados indican que la forma del folíolo, el tipo de venación, de complejos estomáticos, de mesofilo, así como la presencia de pliegues cuticulares y de vénulas dos veces ramificadas permiten la diferenciación de especies. Además, las características morfo-anatómicas de los folíolos y las estomáticas se asociaron con la precipitación, la temperatura, la radiación solar y la altitud. Cabe señalar que las características morfo-anatómicas radicales no tienen relevancia taxonómica, pero las morfométricas de las semillas sí permiten la delimitación de especies. Las características como la longitud de la raíz principal y la presencia de parénquima en el centro de la raíz se consideran con implicación ecológica, ya que permiten la búsqueda y transporte del agua, y el almacenamiento de sustancias de reserva; además, se observa la presencia de tejidos secundarios, característica asociada a un rápido desarrollo. *Mimosa affinis* y *M. pigra* var. *pigra*, ambas de zonas cálido-húmedas, presentan estomas pequeños y abundantes que podrían eficientizar su control estomático, junto con *M. similis*, una especie de zonas áridas, presentan traqueoblastos que mejoran el transporte de agua en el folíolo, así como raíces de mayor longitud, siempre con un centro de parénquima. Por lo anterior, concluimos que las especies de *Mimosa* presentan características que les permitirían afrontar las condiciones del medio. No obstante, las inferencias ecológicas

realizadas, se basaron en la información disponible y en el conocimiento general de las especies, por lo que aún faltan otros estudios por realizarse.

Palabras clave: *Mimosa*; Taxonomía; Ecología; Morfología; Anatomía; Folíolo; Raíz.

ABSTRACT

Comparative morphoanatomy allows for species delimitation and provides information on their adaptive mechanisms to the environments in which they are distributed. Given that the genus *Mimosa* (615 spp.) presents challenges in species identification, as these plants are distributed across virtually all ecosystems and are considered dominant elements within their environments, a morphoanatomical study was deemed beneficial for species identification and the acquisition of ecological information. Therefore, the objective of this study was to determine the taxonomically relevant morphoanatomical characteristics of the leaves and roots, as well as those with ecological implications, of seven *Mimosa* species. Species selection was based on various taxonomic and ecological criteria. Subsequently, pinnae were collected from three individuals per species, fixed in FAA (Formalin-Alcohol-Acetic Acid), and then 15 leaflets were selected, cleared, and stained with safranin for observation of their foliar architecture. Fifteen more leaflets were embedded in paraffin and sectioned transversely (10 μm thick) using a rotary microtome. The sections were stained with safranin-fast green, and permanent slides were prepared for observation of their anatomy. Then, 15 leaflets from five individuals per species were cleared with commercial bleach and stained with safranin. Stomatal and epidermal cell density, stomatal index, and guard cell size on both leaflet surfaces were recorded. To obtain roots, 200 seeds per species were characterized. Similar seeds were selected, sown, and germinated in a greenhouse. After 25 days, five young plants per species were harvested to observe their root morphology. The main roots of three individuals were fixed, embedded in paraffin, and sectioned transversely (10 μm thick) using a rotary microtome. The sections were stained with safranin-fast green, and permanent slides were prepared from them for anatomical observation. Data for each morphoanatomical

character were evaluated to determine interspecific differences (ANOVA, Balanced Analysis of Variance Test, Kruskal-Wallis test), and other analyses were performed to determine the association of the characters with different environmental variables (PCA, Spearman's rank correlation coefficient, Pearson correlation coefficient, cluster analysis (UPGMA), NMDS). The results indicate that leaflet shape, venation type, stomatal complexes, mesophyll, as well as the presence of cuticular folds and twice-branched venules, allow for species differentiation. Furthermore, the morphoanatomical characteristics of the leaflets and stomata were associated with precipitation, temperature, solar radiation, and altitude. It should be noted that root morpho-anatomical characteristics are not taxonomically relevant, but seed morphometrics do allow for species delimitation. Characteristics such as root length and the presence of parenchyma in the root center are considered to have ecological implications, as they facilitate water search and transport, as well as the storage of reserve substances. Furthermore, the presence of secondary tissues, a characteristic associated with rapid development, is observed. Additionally, *M. affinis* and *M. pigra* var. *pigra*, both from warm-humid areas, have small and abundant stomata that could improve their stomatal control. Moreover, along with *M. similis*, a species from arid zones, they possess tracheoblasts that enhance water transport in the leaflet, as well as longer roots, always with a parenchymatous center. Therefore, we conclude that *Mimosa* species possess characteristics that would allow them to cope with environmental conditions. However, the ecological inferences made were based on the available information and general knowledge of the species, so further studies are still needed.

Keywords: *Mimosa*; Taxonomy; Ecology; Morphology; Anatomy; Leaflet; Root.

1. INTRODUCCIÓN

El género *Mimosa* L. pertenece a la familia Leguminosae Juss., y se ubica en la subfamilia Caesalpinioideae DC., tribu Mimoseae Bronn. (Queiroz et al. 2024).

La familia Leguminosae es una de las seis familias de angiospermas más diversas que existen, junto con las familias Compositae Giseke, Orchidaceae Juss., Gramineae Juss., Cactaceae Juss. y Rubiaceae Juss., (Grether et al. 1996; Martínez-Bernal et al. 2008; LPWG 2017; Bruneau et al. 2024) y debido a su variación morfológica, fisiológica y ecológica, se considera excepcionalmente diversa (LPWG 2017). En ella se concentran aproximadamente 800 géneros y más de 23000 especies a nivel mundial (LPWG 2025). En México, se encuentran alrededor de 1893 especies, de las cuales, ca. del 40% son endémicas (Delgado-Salinas et al. 2021).

Leguminosae, tradicionalmente, se ha dividido en tres subfamilias: Papilionoideae DC., Caesalpinioideae DC. y Mimosoideae DC. (Lewis et al. 2005). Sin embargo, de acuerdo con los resultados del LPWG (2017) basados en información molecular, la familia ha quedado dividida en seis subfamilias: Cercidoideae LPWG, Detarioideae Burmeist., Dialioideae LPWG y Duparquetioideae LPWG, las cuales, anteriormente formaban parte de Caesalpinioideae; Papilionoideae se mantiene sin cambios, mientras que se incluye a Mimosoideae dentro de la subfamilia Caesalpinioideae. Esta nueva clasificación es ahora ampliamente aceptada, y ha sido confirmada por medio de diferentes análisis filogenómicos (Bruneau et al. 2024).

Las mimosoideas, tribu Mimoseae, son el grupo más numeroso dentro de la subfamilia con ca. de 3510 especies y 100 géneros (Queiroz et al. 2024). Éstas se caracterizan por presentar hojas bipinnadas, flores con estivación valvada, relativamente pequeñas, con perianto reducido y androceo vistoso, mayormente reunidas en inflorescencias capitadas o

espigadas y, las semillas usualmente poseen pleurograma y tienen una distribución pantropical (Bruneau et al. 2024; Queiroz et al. 2024). En México, se distribuyen alrededor de 32 géneros con 386 especies, creciendo en diversos tipos de vegetación, principalmente en regiones tropicales, subtropicales, áridas, y semiáridas; son escasas en las zonas templadas (Martínez-Bernal et al. 2008).

Como parte de Mimoseae destaca el género *Mimosa* por ser uno de los más diversos en la tribu, de acuerdo con Borges et al. (2024) cuenta con 615 especies (17.5% del total de la tribu), además, se considera como un género ecológicamente adaptable y bien representado. Asimismo, presenta diversos hábitos de crecimiento como árboles, arbustos erectos, trepadores y decumbentes, bejucos, lianas, sufruticasas y hierbas anuales, sus tallos pueden estar armados o ser inermes y se presentan diferentes tipos de indumento; las hojas son generalmente bipinnadas, con uno a varios pares de pinnas y folíolos uno a varios pares por pinna; las flores se agrupan en capítulos globosos o subglobosos, en espigas o en inflorescencias más complejas; la legumbre puede tener valvas enteras o articuladas, el margen persistente es característico del género; las semillas tienen forma lenticular, elipsoide, rómbica o esferoidal (Barneby 1991; Grether et al. 1996, 2015; Grether 2023; Borges et al. 2024).

La mayor diversidad del género se localiza en zonas tropicales, desde el nivel del mar hasta 3300 m.s.n.m., unas cuantas especies se distribuyen en zonas templadas. Algunas (40 especies) ocurren en África, Madagascar y sur de Asia, el resto (93% o 575 especies) se distribuyen a lo largo del continente americano, al norte, hasta la zona centro sur de Estados Unidos de América, y al sur, hasta Argentina (Barneby 1991; Simon et al. 2011; Grether 2023; Grether et al. 2015; Borges et al. 2024). Las especies de *Mimosa* crecen a lo largo de un

gradiente de precipitaciones, en una amplia gama de hábitats que incluyen bosques tropicales de tierras bajas, sabanas, bosques secos tropicales y subtropicales, bosques templados, matorrales espinosos, bosques subtropicales de elevación media, desiertos, pastizales, humedales, raramente en dunas, a menudo en ambientes perturbados abiertos (Barneby 1991; Simon et al. 2011; Grether 2023; Borges et al. 2024), y son elementos dominantes o codominantes en matorrales de zonas áridas y bosques tropicales caducifolios en México, Estados Unidos de América y Centroamérica (Grether et al. 2015; Grether 2023).

Debido a que Brasil y México concentran el mayor número de especies, se les considera los centros primarios de diversificación (Barneby 1991; Simon et al. 2011; Grether y Steinmann 2015; Grether et al. 2015). En México, se distribuyen 105 especies de *Mimosa*, de estas, ca. del 60% son endémicas (Velázquez-Castañeda, 2019), lo que representa ca. del 17% del género. Se les encuentra desde el nivel del mar, hasta 2250 m.s.n.m., aunque algunas especies crecen hasta 2850 m.s.n.m. (Grether y Steinmann 2015).

La clasificación infragenérica de *Mimosa* se basa en características morfológicas, lo que ha generado diferentes propuestas. El género fue descrito en 1753 por Linneo, en dicha descripción se incluían elementos de los géneros *Inga* Mill., *Calliandra* Benth., *Entada* Adans., *Acacia* Mill. (= *Vachellia* Wight & Arn.; = *Senegalia* Raf.), *Intsia* Thouars, *Pithecellobium* Mart. (s. lat.) y *Leucaena* Benth. (Barneby 1991), además de *Albizia* Durazz. y *Archidendron* F. Muell. Posteriormente, en 1806 Willdenow indica que solo las especies con flores octandras, que producen frutos lomentiformes estarían en *Mimosa* (Barneby 1991).

Bentham (1875) propone que *Mimosa* se compone por dos secciones con base en el número de estambres y pétalos. *M. sect. Eumimosa* Benth. y *M. sect. Habbasia* DC. La clasificación más reciente la propuso Barneby (1991), quien reconoce a *M. sect. Mimadenia*

Barneby, *M. sect. Batocaulon* DC., *M. sect. Habbasia*, *M. sect. Calothamnos* Barneby y *M. sect. Mimosa*, distinguiéndolas por la presencia de nectarios, por el número de estambres y pétalos y por características de sus tricomas.

Por otra parte, los estudios moleculares indican que *Mimosa* es monofilético, mientras que las secciones propuestas por Barneby (1991) no constituyen grupos monofiléticos, con excepción de *M. sect. Mimadenia*, ya que las especies de las secciones *M. sect. Batocaulon* y *M. sect. Habbasia* aparecen en diversas posiciones en la filogenia y las especies de *M. sect. Calothamnos* se anidan dentro de *M. sect. Mimosa*, constituyendo un clado único (Bessega et al. 2008; Bessega y Fortunato 2011; Simon et al. 2011). Pese a las diferencias con la clasificación de secciones de Barneby (1991), varias de las series y subseries que propuso se recuperan como monofiléticas (Simon et al. 2011); por lo que, se recomiendan estudios adicionales, que consideren características morfológicas y anatómicas, en conjunto con la información molecular (Bessega y Fortunato 2011).

Por otro lado, diferentes estudios previos muestran la importancia biológica y ecológica de las especies de *Mimosa* en los ambientes en que habitan. Se ha demostrado que tienen influencia en el ciclo del nitrógeno por las asociaciones que muestran sus raíces con las bacterias de los géneros *Rhizobium* Frank y *Ensifer* Casida (Bontemps et al. 2016; de Castro-Pires et al. 2018). Además, varias de sus especies forman islas de recursos que permiten el establecimiento de otros organismos como hongos micorrizógenos arbusculares y costras biológicas (Camargo-Ricalde y Dhillion 2003; Chimal-Sánchez 2015; Camargo-Ricalde et al. 2021). Por éstas y otras características se considera que tienen potencial para restaurar zonas perturbadas en sus áreas de distribución (Montaño-Arias et al. 2018).

Pese a que se reconoce la importancia biológica y ecológica, la taxonomía del género *Mimosa* es compleja, por lo que se considera necesario seguir en la búsqueda de características que aporten información en la taxonomía del género y de aquellas que contribuyan a conocer las estrategias que permiten el éxito ecológico de las especies de *Mimosa* en sus ambientes.

2. ANTECEDENTES

2.1 Taxonomía del género *Mimosa*

Debido a la gran diversidad morfológica, sumado a la adición de nuevas especies, la necesidad de recolectas en regiones y sitios poco accesibles y, a que no se han concluido los análisis en torno a complejos de especies, sinonimias nomenclaturales y cambios de estatus (Grether et al. 1996; Grether y Steinmann 2015; Grether y Simon 2018; Morales et al. 2019; Velázquez-Castañeda 2019), la taxonomía de *Mimosa* aún no está completamente resuelta.

La clasificación de *Mimosa* comprende una compleja jerarquía infragenérica e infraespecífica, consiste en cinco secciones, 41 series, 39 subseries, 18 subespecies y 268 variedades (Barneby 1991; Borges et al. 2024). Las especies de *Mimosa* que incluyen dos o más variedades, como *Mimosa tricephala* Schltdl. & Cham. y sus variedades *M. tricephala* var. *lignosa* (Micheli) Chehaibar & R. Grether, *M. tricephala* var. *nelsonii* (B.L. Rob.) Chehaibar & R. Grether, *M. tricephala* var. *xanti* (A. Gray) Chehaibar & R. Grether y *M. tricephala* var. *lagunensis* (M. E. Jones) León de la Luz & R. Grether, además de ser comunes, reflejan la gran variabilidad morfológica de diversos complejos de especies.

Esta variabilidad en sus características morfológicas ha originado discusiones en cuanto a la identidad de diferentes taxones, por ejemplo, en *M. sect. Batocaulon* serie *Acanthocarpae* Benth., la especie *M. biuncifera* Benth. es considerada como una variedad de

M. aculeaticarpa Ort. por Barneby (1991), mientras que, a *M. rhodocarpa* (Britton & Rose) R. Grether es considerada un sinónimo de *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa* (Martínez-Bernal y Grether 2006). De la misma manera, en *M. sect. Batocaulon* serie *Boreales* Barneby, Barneby (1991) considera a *M. similis* Britton & Rose un sinónimo de *M. monancistra* Benth. Por su parte, *M. texana* var. *filipes* (Britton & Rose) Barneby se distingue claramente de la variedad típica; sin embargo, *M. texana* (A. Gray) Small var. *texana* es difícil de distinguir en estado vegetativo de *M. biuncifera* debido a la existencia de individuos con características intermedias en cuanto al número de agujones, al indumento de las hojas y la nervación de los folíolos (Grether et al. 2007).

2.1.1 Relevancia de la morfoanatomía en la taxonomía de *Mimosa*

La clasificación infragenérica de *Mimosa* está basada en las características morfológicas de las especies (Barneby 1991; Grether 2000); sin embargo, aún existen problemas para su reconocimiento, sobre todo, en aquellas que forman complejos de especies, así como, para distinguir a las series en las secciones del género, por lo que la búsqueda de nuevas características con valor taxonómico es continua.

Una fuente que ha aportado información taxonómica en el género *Mimosa* es la anatomía de la madera. Se ha registrado que la porosidad, el diámetro de los vasos, la predominancia de un tipo de parénquima, el número de series en los radios, la composición de estos (Montaño-Arias et al. 2017; 2020), la presencia de cristales (Marchiori y Muñiz 1997; Montaño-Arias et al. 2020) y la ausencia de fibras septadas (Marchiori y Muñiz 1997) permiten el reconocimiento de las especies. Sin embargo, pese a la relevancia de la anatomía

de la madera en la taxonomía del género, se quedan fuera todas las especies que no forman madera.

Las características morfoanatómicas de los folíolos en las especies de *Mimosa* también han brindado información con valor taxonómico. Flores-Cruz et al. (2004), analizaron la morfoanatomía de los folíolos de *M. sect. Batocaulon* serie *Quadrivalves* Barneby, reportan que el tipo de ápice, el tamaño de las venas primarias y secundarias, el grado de fusión de la vena última marginal, el tipo de engrosamiento de las paredes secundarias en los elementos traqueoidales terminales, la presencia de osteoesclereidas, de cristales prismáticos y de idioblastos agrupados, permiten la distinción de especies y de grupos en la serie. De forma similar Morales et al. (2019) reportan que la venación secundaria de tipo “broquidódromo abierto” distingue a *M. schinini* M. Morales, Grohar & Fortunato del resto de las especies de *M. sect. Mimosa* serie *Brevipedes* Barneby.

Adicionalmente, Montaña-Arias et al. (2018) y Grohar et al. (2021) indican que los tipos de complejos estomáticos, sus combinaciones y su ubicación en las superficies de los folíolos son características con valor taxonómico a nivel específico. Grohar et al. (2023) por su parte, indican que las características morfológicas externas de la epidermis permiten reconocer taxones a nivel específico o subespecífico en *Mimosa*. Silva et al. (2025) mencionan que las especies de *M. sect. Habbasia* y *M. sect. Batocaulon*, se pueden distinguir por la morfoanatomía de los folíolos, indicando la importancia del ápice de los folíolos, el tipo de venación principal, tipo de tricomas, características de la epidermis, tipos de estomas, tipo de mesofilo y la presencia de cristales.

Por otra parte, de acuerdo con Bravato (1974), Lima (1985) y Montaña-Arias et al. (2022), las semillas de las especies de *Mimosa* pueden diferenciarse por la rigidez de la testa,

la forma de la semilla, la longitud del funículo, el color, la forma y el tamaño de los brazos del pleurograma, la apariencia del lente y la posición del micrópilo. En cuanto a su anatomía, la presencia de osteoesclereidas y la posición de la línea lucida en la capa de macroesclereidas permite distinguir a *M. luisana* Brandegee de *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa* (Montaño-Arias et al. 2022).

En cuanto a las primeras etapas de vida, la morfología de las plántulas de *Mimosa* ha sido poco estudiada. Una descripción general con varios ejemplos de especies del área mesoamericana es un marco de referencia útil (Grether 1997). En especies sudamericanas, Oliveira et al. (2014) estudiaron las características morfológicas de las plántulas y la anatomía de cotiledones y protófilas de *M. daleoides* Benth., *M. dolens* Vell. var. *anisitsii* (Lindm.) Barneby y *M. orthacantha* Benth., reportan que la presencia de idioblastos con contenidos fenólicos en la epidermis y de apéndices lignificados en el margen de los folíolos de *M. dolens* var. *anisitsii*, el patrón de venación broquidódromo, con algunas variaciones en los folíolos de *M. orthacantha* y la presencia de areolas incompletas en *M. daleoides* son características con valor taxonómico.

Lo anterior muestra la relevancia de la morfoanatomía en la taxonomía del género *Mimosa*; sin embargo, también indica que la mayoría de los estudios se han realizado en individuos adultos y, son escasos aquellos que consideran otras etapas de vida de las especies (plántulas). Por otro lado, los estudios existentes se han enfocado en la parte aérea vegetativa de las plantas, por lo que tampoco se cuenta con información sobre el posible valor taxonómico que puedan brindar otros órganos de las plantas como las raíces, aun cuando Edeoga et al. (2007) indican que la presencia, distribución y ubicación de cristales prismáticos permiten distinguir entre especies en *Mimosa*. Por lo anterior, es necesario continuar con la

investigación de la morfoanatomía en *Mimosa*, ya que además de contribuir a la taxonomía del género, podría generar información ecológica de las especies.

2.2 Relevancia biológica y ecológica de *Mimosa*

Se ha reportado la importancia de las especies de *Mimosa* como formadoras de islas de recursos (Chimal-Sánchez et al. 2022). Al respecto, Camargo-Ricalde y Dhillion (2003) indican que *M. adenantheroides* (M. Martens & Galeotti) Benth., *M. calcicola* B.L.Rob., *M. luisana*, *M. polyantha* Benth., *M. lacerata* Rose y *M. texana* var. *filipes* forman islas de recursos (IR), permitiendo la conservación de los nutrientes en el suelo, además, controlan las altas temperaturas y, en ellas, se pueden establecer otros organismos que permiten la acumulación de agua, que puede ser aprovechada por otras especies vegetales.

Las IR son reservorios de propágulos de hongos micorrizógenos arbusculares (Camargo-Ricalde et al. 2010 a, b; Chimal-Sánchez 2015; Chimal-Sánchez et al. 2022). Por otro lado, las especies de *Mimosa* establecen relaciones simbióticas con bacterias fijadoras de nitrógeno (dos Reis Jr et al. 2010; Bontemps et al. 2016). Asimismo, se ha reportado el nodrizaje entre *M. luisana* y *Neobuxbaumia tetetzo* (F.A.C. Weber ex K. Schum.) Backeb. (= *Cephalocereus tetetzo* (F.A.C. Weber ex J.M. Coult.) Diguet), donde el efecto de la sombra de la planta genera un ambiente idóneo para la germinación y el establecimiento de las plántulas de la cactácea (Valiente-Banuet y Ezcurra 1991).

Se conoce que la temperatura óptima de germinación de las semillas en *Mimosa* es 25°C y que son fotoblásticas indistintas (Camargo-Ricalde et al. 2004; Montaña-Arias et al. 2015), que su germinación es epigea y fanerocotilar (Camargo-Ricalde et al. 2004; Pavón et al. 2011; Montaña-Arias et al. 2015, 2021), que las semillas necesitan escarificarse para

alcanzar los mayores porcentajes de germinación (Camargo-Ricalde y Grether 1998; Camargo-Ricalde et al. 2004; Montaña-Arias et al. 2015), que al escarificarse germinan desde el primer día después de la siembra (Montaña-Arias et al. 2015, 2021) y que su tasa de germinación y supervivencia dependen tanto de la escarificación de la semillas como de su edad (Montaña-Arias et al. 2021)

Por otra parte, las especies de *Mimosa* son relevantes para las poblaciones locales, ya que el 31% de las especies presentes en México son utilizadas de diversas formas por comunidades rurales e indígenas a lo largo del territorio nacional, registrando que los usos más frecuentes son el forrajero y el medicinal (Camargo-Ricalde 2000; Camargo-Ricalde et al. 2001). Además, se ha registrado su uso ornamental, de cercas vivas, para la obtención de madera, en la industria melífera y en la reforestación por comunidades rurales (Grether 2023; Borges et al. 2024).

Dada la importancia biológica y ecológica de las especies de *Mimosa* a nivel local y del ecosistema, se considera que tienen potencial para restauración ecológica (Camargo-Ricalde y Grether 1998; Dhillion et al. 2004; Montaña-Arias et al. 2015, 2018). No obstante, esta sugerencia está basada en organismos adultos y sus interacciones, y falta analizar otras características propias de los individuos y, sobre todo, que aborden las etapas vulnerables de las especies para respaldar o refutar dichas propuestas.

2.2.1 La morfoanatomía de *Mimosa* y su relación con el ambiente

La evidencia muestra la relación de las características morfoanatómicas y las condiciones ambientales en las que crecen las especies. Al respecto, se ha documentado que la madera de *M. arenosa* (Willd.) Poir. y *M. polyantha* presenta elementos de vaso con punteaduras

ornamentadas que las hacen competitivas ante un déficit de agua, debido a que las ornamentaciones rompen las burbujas de aire impidiendo que éstas se trasladen a otro elemento de vaso (Montaño-Arias et al. 2016). En otras especies de *Mimosa*, la presencia de madera con porosidad difusa, donde los vasos están agrupados y tienen diámetro pequeño, longitud corta, y placas de perforación simple, se asocian con ambientes áridos y éstas son características que aseguran la conducción de agua al disminuir los embolismos (Montaño-Arias et al. 2013).

Los estudios que aborden la relación del ambiente y las características morfoanatómicas de los folíolos en *Mimosa* son escasos; sin embargo, Mendes et al. (2021) menciona que la presencia de folíolos con cutículas gruesas, impregnadas con ceras epicuticulares es una característica xeromórfica que permite reducir la pérdida de agua del mesófilo y, que la presencia de emergencias foliares contribuye en la captura de humedad atmosférica, a la vez, reduce la fitofagia y los ataques de patógenos. Por otro lado, Grohar et al. (2023) indican que la presencia de una densa cobertura de cristales y de ceras en la superficie abaxial de los folíolos de *M. lepidorepens* Burkart le confieren hidrofobicidad, permitiendo el drenaje de la superficie foliar en un ambiente con alta humedad y niebla constante.

La morfoanatomía de la testa de la semilla también ha aportado información ecológica, en *M. luisana* se ha reportado la presencia de dos capas de esclereidas (macroesclereidas y osteoesclereidas) en la testa de sus semillas, lo que se asocia con las condiciones de las zonas secas donde habita esta especie, y con la protección que podrían brindar estas estructuras para sobrevivir periodos desfavorables (Montaño-Arias 2016). Por otro lado, de acuerdo con Montaño-Arias et al. (2022) el índice de esfericidad de las semillas de *M. luisana* sugiere que

éstas pueden tener altas velocidades de rotación cuando caen al suelo, lo que repercute en la dispersión de las semillas y, por otro lado, que los patrones reticulados y rugosos de la testa de las semillas de *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa* permiten la acumulación de agua, lo cual probablemente interviene en la germinación de las semillas.

Las investigaciones que abordan las primeras etapas de desarrollo de las especies de *Mimosa* son escasas. Montaña-Arias et al. (2021) indican que *M. luisana* produce cotiledones foliáceos epigeos que permanecen fotosintéticos incluso después de la aparición de la primera hoja compuesta. Lo que concuerda con los reportes de Oliveira et al. (2014) en *M. daleoides*, *M. dolens* var. *anisitsii*, y *M. orthacantha*, quienes, además señalan que, en lo que se refiere a su anatomía, una mayor presencia de traqueidas y esclereidas en los cotiledones se puede relacionar con la aridez donde se desarrollan las plantas.

Dadas las continuas alteraciones que están sufriendo los ecosistemas, los estudios morfoanatómicos recientes están enfocados en la observación de los cambios que sufren las especies cuando se introducen en áreas con diferentes estados de sucesión. Chiamolera et al. (2011) indican que los individuos de *M. scabrella* Benth. que crecen en la sombra presentan mayor área foliar específica que aquellos que crecen en áreas abiertas ($142.63 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$ en sombra vs $130.21 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$ en área abierta) y una epidermis adaxial más gruesa ($12.73 \text{ }\mu\text{m}$ en sombra vs $11.27 \text{ }\mu\text{m}$ en área abierta); por otro lado, el parénquima en empalizada estaba más desarrollado en las plantas de áreas abiertas ($65.69 \text{ }\mu\text{m}$ de grosor) en comparación con los de sombra ($60.77 \text{ }\mu\text{m}$ de grosor), aunado a esto, los individuos de áreas abiertas tienen valores más altos de transpiración ($1.62 \text{ mol.m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ vs $1.20 \text{ mol.m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en las plantas de sombra) y conductancia estomática ($0.11 \text{ mol.m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ vs $0.07 \text{ mol.m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en las plantas de sombra).

Otras investigaciones describen las características que presentan las especies de *Mimosa* cuando se desarrollan en suelos contaminados. Se ha reportado que hay una correlación positiva del grosor de los folíolos con el tamaño de las partes aéreas en individuos de *M. pilulifera* Benth. que crecen en suelos contaminados por hidrocarburos (Inckot et al. 2008). Además, en individuos de diferentes especies que crecen en estos suelos se observan alteraciones en las raíces en cuanto a su estructura, su longitud, biomasa y volumen, lo que puede indicar una menor retención del agua en los suelos contaminados o una baja disponibilidad de fósforo (Inckot et al. 2008, 2023). Por su lado, Cipriani et al. (2013) reportan un decremento en la materia seca de las raíces de individuos de *M. caesalpiniaefolia* Benth. expuestas a diferentes concentraciones de arsénico, además observaron una acumulación de arsénico, compuestos fenólicos y mucílagos, y la muerte de raíces laterales conforme aumentaba la concentración de este elemento.

Se ha reportado que las características de las semillas, como el peso y el tamaño, tienen un efecto en la longitud y el peso seco de la raíz (Gomaa y Picó 2011) y son relevantes durante la germinación y el establecimiento de las plántulas (Skogen et al. 2010); sin embargo, en *Mimosa* no se conoce si las diferencias morfométricas reportadas por Gunn (1984) y Montañó-Arias et al. (2022) en las semillas se pueden relacionar con los atributos de las raíces, ni se cuenta con información sobre las características radicales en plantas jóvenes, cuya distribución abarca lugares con diferentes condiciones ambientales.

Lo anterior, muestra el aporte de la morfoanatomía para el entendimiento de la ecología de las especies de *Mimosa*. Sin embargo, se necesita profundizar en esta área considerando otras etapas de vida, y en aspectos escasamente estudiados como el índice y densidad estomáticos que, de acuerdo con Cañizares et al. (2003) pueden estar influenciados

por condiciones ambientales y nutricionales. Esto permitiría comprender mejor el éxito de las especies de *Mimosa* en diversos ambientes.

3. PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN

1. ¿Cuáles son los caracteres morfo-anatómicos foliares con relevancia taxonómica y ecológica en la etapa adulta de las especies de *Mimosa*?
2. ¿Existe relación del índice y la densidad estomáticos con las condiciones ambientales donde habitan las especies en la etapa adulta?
3. ¿Cuáles son los caracteres morfo-anatómicos de la raíz de plantas jóvenes de *Mimosa* con implicaciones ecológicas?

4. HIPÓTESIS

1. Si los caracteres morfoanatómicos tienen relevancia taxonómica a nivel infragenérico, entonces la morfo-anatomía de folíolos y raíz, independientemente de la etapa adulta o en plantas jóvenes, podría contribuir al esclarecimiento de complejos de especies con problemas de delimitación.
2. Si las especies están adaptadas a los ambientes en los que habitan, entonces los caracteres morfo-anatómicos en etapa adulta y en plantas jóvenes aportarían información para entender el éxito de las especies de *Mimosa* en diferentes ecosistemas.

5. OBJETIVO GENERAL

Analizar los caracteres morfo-anatómicos con relevancia taxonómica y aquellos con implicaciones en la ecología de las especies de *Mimosa*.

5.1 Objetivos específicos

1. Determinar los caracteres morfo-anatómicos foliares con implicaciones taxonómicas y ecológicas en la etapa adulta de especies de *Mimosa*.
2. Calcular el índice y densidad estomáticos y reconocer sus implicaciones ecológicas en la etapa adulta de especies de *Mimosa*.
3. Comparar los caracteres morfo-anatómicos de la raíz con implicaciones ecológicas en plantas jóvenes de *Mimosa* y explorar su relación con el tamaño y el peso de las semillas.

6. MÉTODOS

6.1 Selección de especies

Se eligieron siete especies de *Mimosa*, *M. aculeaticarpa* Ort. var. *aculeaticarpa*, *M. affinis* B.L.Rob., *M. benthamii* J.F. Macbr. var. *benthamii*, *M. biuncifera* Benth., *M. monancistra* Benth., *M. pigra* L. var. *pigra* y *M. similis* Britton & Rose con base en los siguientes criterios: Son especies en las que se ha presentado algún problema taxonómico a nivel específico. Tienen diferentes patrones de distribución geográfica en México; se encuentran a diferentes altitudes y bajo diferentes condiciones ambientales; tienen diferentes hábitos de crecimiento; tienen utilidad para los pobladores locales y, tienen potencial para la restauración de la vegetación en zonas áridas (Cuadro 1).

6.2 Recolecta del material vegetal en el campo

6.2.1 Recolecta de hojas para el estudio morfoanatómico de los folíolos y de sus características estomáticas

De cada especie se recolectaron las hojas de tres individuos adultos en diferentes localidades de México (Cuadro 1). Las hojas de *Mimosa* se caracterizan por ser bipinnadas, raramente

unipinnadas, las hojas tienen uno a varios pares de pinnas, cada una con uno a varios pares de folíolos de diferentes formas y tamaños (Grether 2023). *Mimosa aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa* presenta hojas con seis a 16 pares de pinnas, cada una con ocho a 16 pares de folíolos; *M. biuncifera* presenta hojas con dos a ocho pares de pinnas, cada pinna con cinco a 10 pares de folíolos; *M. benthamii* var. *benthamii* tiene 15-27 pares de pinnas por hoja y nueve a 25 pares de folíolos por pinna (Martínez-Bernal y Grether 2006; Grether et al. 2007; Martínez-Bernal et al. 2008); las hojas de *M. monancistra* tienen dos a cinco pares de pinnas y las de *M. similis* uno a tres pares, en cuanto a los folíolos, la primera cuenta con cinco a ocho pares de folíolos por pinna y la segunda dos a cuatro pares (Grether et al. 2007); *M. pigra* var. *pigra* presenta cuatro a 14 pares de pinnas en sus hojas y 16-40 pares de folíolos por pinna (Martínez-Bernal et al. 2008); *M. affinis* por su lado, presenta un par de pinnas por hoja con ocho a 12 pares de folíolos por pinna (Grether 1997).

La copa de cada individuo de las especies con hábito arbustivo o arbóreo se dividió en cuatro partes, de éstas, se tomaron la mayor cantidad de pinnas, las cuales fueron mezcladas para obtener una muestra compuesta que representara la variabilidad de los individuos. En el caso de *M. affinis*, una especie que tiene hábito herbáceo decumbente, se recolectaron las hojas completas de todo el individuo. Las pinnas se separaron de los pecíolos y fueron fijadas en una mezcla de formol-alcohol etílico-ácido acético (FAA, Ruzin 1999). Posteriormente, se almacenaron en el Laboratorio de Biosistemática y Ecología de Leguminosas, Departamento de Biología, UAM-Iztapalapa, en la Ciudad de México (20°C, 50-60% de humedad relativa). Los ejemplares de respaldo están depositados en el Herbario Metropolitano (UAMIZ) de la Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa.

6.2.2 Recolecta de semillas

Los frutos maduros de ocho individuos por especie se recolectaron en diferentes localidades de México (Cuadro 1); para obtenerlos se consideró toda la copa del individuo. Posteriormente, se extrajeron las semillas y se seleccionaron aquellas que se encontraban maduras y sanas, ya que en *Mimosa* un gran porcentaje de semillas están infestadas por brúquidos (Coleoptera L.) (Camargo-Ricalde et al. 2004; Montaña-Arias et al. 2015). Las semillas sanas se almacenaron en frascos de vidrio a 20°C y 50-60% de humedad relativa en el Laboratorio de Biosistemática y Ecología de Leguminosas, Departamento de Biología, UAM-Iztapalapa.

6.3 Caracterización y germinación de las semillas para la obtención de raíces principales

A partir de un grupo de semillas de ocho individuos por especie se eligieron aquellas que estaban sanas, de cada una se midió su longitud, anchura, grosor y peso para elegir 200 semillas que fueran similares, ya que de acuerdo con Matilla (2004) y Skogen et al. (2010) estos parámetros influyen en la germinación y supervivencia de las plántulas.

Cuadro 1. Lista de las especies de *Mimosa* seleccionadas, información taxonómica, distribución geográfica, tipos de vegetación, rango de altitud de cada especie e información de los sitios de recolecta de folíolos y semillas. Tipos de vegetación de acuerdo con Rzedowski (1978). BTC = Bosque tropical caducifolio.

Especie	Ser. y Sect.	Distribución geográfica	Hábito	Tipos de vegetación donde se distribuye la especie	Rango de altitud (m.s.n.m.)	Sitio de recolecta y tipo de vegetación	
<i>M. aculeaticarpa</i> var. <i>aculeaticarpa</i>	Acanthocarpaceae	Ags., Chis., Dgo., Gto., Hgo., Jal., Gro., Méx., Mich., N.L., Oax., Pue., Qro., S.L.P., Tlax., Ver. y Zac.	Arbusto o árbol	Bosque de <i>Quercus</i> L.; matorral xerófilo; pastizal y a la orilla de caminos.	1550-2850	Querétaro, 20°48'24.3''N 100°30'41.16''W, 2060 m.s.n.m.; BTC perturbado	
<i>M. biuncifera</i>		SO de E.U.A.; en Méx.: CDMX, Coah., Chih., Dgo., Gto., Hgo., Jal., Méx., Mor., N.L., Pue., Qro., S.L.P., Sin., Son., Tamps., Tlax., Ver. y Zac.	Arbusto	Matorral xerófilo; ocasionalmente invade áreas perturbadas de bosque de <i>Pinus</i> L.- <i>Quercus</i> .	1500-2530	Querétaro, 20°48'24.2''N 100°30'36.5''W, 2040 m.s.n.m.; Matorral xerófilo	
<i>M. benthamii</i> var. <i>benthamii</i>	Distachlyae	Batocaulon	Gto., Gro., Jal., Méx., Mich., Mor., Nay., Oax., Pue. y Zac.	Arbusto o árbol	BTC y matorral xerófilo.	Oaxaca, 18°07'43.9''N 97°41'1.3''W, 1720 m.s.n.m.; BTC	
<i>M. monancistra</i>	Boreales		Tex., E.U.A. al centro de Méx.	Arbusto	Vegetación secundaria derivada del BTC; matorral xerófilo.	1100-2600	Querétaro, 20°48'24.7''N 100°30'41.8''W, 2040 m.s.n.m., Matorral xerófilo
<i>M. similis</i>			S.L.P., Gto. y Qro.	Arbusto	Matorral xerófilo	1400-2450	Querétaro, 20°56'39.7''N 99°44'59.9''W, 1509 m.s.n.m.; Matorral xerófilo
<i>M. pigra</i> var. <i>pigra</i>	Habbasia	Habbasia	E.U.A. a Argentina; en Méx.: vertiente del Golfo de México y vertiente del Pacífico, centro del país, Camp, Chis., Tab., península de Yucatán; África, Asia, Australia.	Arbusto	Bosque tropical; bosque de <i>Quercus</i> y de <i>Pinus</i> ; matorral xerófilo; potreros; terrenos inundables; manglares; dunas costeras; pastizal.	0-1000	Veracruz, 17°41'13.2''N 94°56'16.8''W, 250 m.s.n.m.; Pastizal perturbado
<i>M. affinis</i>	Mimosa	Mimosa	Sin. a Gro., Camp., Méx., Mor., Oax., Q. Roo., Yuc.; Belice, Guatemala y Nicaragua	Hierba	Pastizales y terrenos inundables; matorrales perturbados.	0-950	Puebla., 18°24'11.6''N 98°49'45.5''W, 996 m.s.n.m.; Áreas abiertas de BTC

Las semillas seleccionadas se escarificaron mecánicamente con alicates esterilizados. Posteriormente, se sembró cada una en contenedores plásticos (1 L) en una mezcla de tierra comercial (Tierra profesional, Vigoro), perlita mineral expandida (Multiperl) y roca volcánica (basalto < 5mm diámetro) en proporciones 2:1:1. Las plántulas se desarrollaron en condiciones de invernadero (sombra del 40 %; temperatura promedio de 20°C; humedad relativa de 66%; luz: 1754 lux) la información ambiental se recabó con un sensor HOBO, Modelo 21126814 (ONSET), durante los meses de julio-agosto del 2023.

6.3.1 Cosecha de plantas jóvenes

Una vez germinadas las semillas, las plántulas se desarrollaron durante 25 días en el invernadero con riego constante; posteriormente, cuando los individuos contaban con al menos la primera hoja bipinnada, se recolectaron cinco plantas completas y se lavaron sus raíces con agua corriente para retirar el sustrato adherido a ellas; después, las plántulas completas se fijaron con FAA (Ruzin 1999). Las muestras se colocaron en frascos y se mantuvieron a temperatura ambiente (20°C) y 50-60% de humedad relativa en el Laboratorio de Biosistemática y Ecología de Leguminosas, Departamento de Biología, UAM-Iztapalapa, en condiciones similares a las de los folíolos.

6.4 Tratamiento del material vegetal para el estudio de la morfo-anatomía

6.4.1 Análisis morfoanatómico de los folíolos

Los folíolos fueron considerados como la unidad morfoanatómica de estudio, debido a que las especies de *Mimosa* tienen hojas bipinnadas, con uno a varios pares de pinnas, cada una con uno o más de un par de folíolos por pinna (Grether 2023). Los folíolos maduros de tres

individuos de cada especie fueron obtenidos de la parte central de las pinnas recolectadas en campo, en el caso de las hojas que tienen más de dos pares de pinnas estos se tomaron de las pinnas centrales. Se hicieron dos grupos de 15 folíolos por especie (cinco por individuo), a los que se les retiró el fijador. Un grupo se destinó para el estudio de la morfología y la arquitectura foliar y el otro para el estudio anatómico.

Para el estudio de la arquitectura de los folíolos, estos se aclararon para eliminar sus pigmentos y se procesaron de acuerdo con el método de Sandoval-Zapotitla (2005). Para ello, se lavaron con el fin de quitar el exceso de fijador, se colocaron en hidróxido de sodio (20%) durante 12 h, y en cloro comercial (10%) por otras 12-24 h, después se lavaron con agua corriente para quitar el exceso de cloro, se tiñeron con safranina O acuosa durante 30 min y se deshidrataron en una serie de alcoholes (30-100% alcohol etílico); posteriormente, se elaboraron preparaciones permanentes con resina sintética solución Xilol (HYCEL). Las preparaciones permanentes fueron observadas con microscopio estereoscópico (VELAB, VE-S6) y microscopio óptico (OMAX M837L) con cámara digital (OMAX A35100U) para la obtención de las imágenes. Las descripciones están basadas en Hickey (1979), Metcalfe y Chalk (1979), Flores-Cruz et al. (2004) y Ellis et al. (2009).

Para el estudio de la anatomía de los folíolos, estos se lavaron para quitar el exceso de fijador, se deshidrataron en una serie de alcoholes (30-100% alcohol etílico) y se infiltraron e incluyeron en Paraplast (Leica). Después, se cortaron transversalmente (ocho a 12 μm de grosor) con un micrótopo de rotación (Jung AG, Heidelberg); los cortes obtenidos se montaron en portaobjetos de vidrio y se tiñeron con safranina O acuosa-verde rápido (FCF), posteriormente se elaboraron preparaciones permanentes con resina sintética (Sandoval-Zapotitla 2005). Los preparados permanentes se observaron en un microscopio óptico

(OMAX, M837L) y la obtención de imágenes se realizó con cámara digital (OMAX A35100U). Las descripciones siguen la terminología de Metcalfe y Chalk (1979) y Koch et al. (2009). Las laminillas están bajo resguardo en el Laboratorio de Biosistemática y Ecología de Leguminosas.

6.4.2 Análisis de las características estomáticas de los folíolos

Se seleccionaron los folíolos de la parte media de las pinnas fijadas de cinco individuos por especie, en el caso de las hojas que tienen más de dos pares de pinnas, estos se tomaron de las pinnas centrales. Los folíolos seleccionados se lavaron con agua destilada para retirar el exceso de fijador. Posteriormente, se colocaron en cloro comercial al 10% durante cuatro a 72 h a temperatura ambiente (20°C). Una vez que los folíolos habían perdido sus pigmentos, se tiñeron con safranina O acuosa durante 12-24 h y se deshidrataron en una serie de alcoholes (30%-100% alcohol etílico). Se mantuvieron en xilol por unos segundos y se elaboraron preparaciones permanentes con resina sintética solución xilol (HYCEL).

En cada preparación se observaron cinco folíolos por individuo, en total 25 folíolos por especie (175 folíolos en total). Con un microscopio óptico con cámara integrada (Velab, VE-653) se obtuvo un registro fotográfico que consistió en 50 fotomicrografías por especie en la zona media de ambas caras de los folíolos (10 fotografías por individuo). Las fotografías se tomaron utilizando el objetivo de 10X, equivalente a observar una superficie de 850 μm^2 .

Para la obtención de la densidad e índice estomáticos se contabilizó en cada fotomicrografía (850 μm^2) el número de estomas y el número de células epidérmicas utilizando el software de licencia libre ImageJ (Rasband 1997-2018). La densidad estomática por especie se obtuvo promediando el número de estomas en cada superficie del folíolo por

individuo. El índice estomático se calculó de acuerdo con Salisbury (1927) con la fórmula: $IE = (DE / (DE + DCE)) \times 100$, donde IE = Índice estomático, DE = Densidad estomática y DCE = Densidad de células epidérmicas.

Adicionalmente, se obtuvo la longitud de las células oclusivas al medir cinco estomas al azar en la zona media de cada superficie de los folíolos en dos folíolos de cada uno de los cinco individuos por especie, con el programa ImageJ (Rasband 1997-2018).

6.4.3 Análisis morfoanatómico de la raíz principal

Se determinó el tipo de sistema radical en cinco plantas por especie de acuerdo con Roth (1968). Asimismo, se registró la longitud de la raíz principal y el diámetro debajo del cuello, así como la distancia entre el punto donde termina el cuello y la segunda raíz lateral, utilizando un calibrador Vernier digital (Lenfech, Digital Caliper), esto debido a que la primera raíz lateral no se desarrolla y degenera rápidamente, permaneciendo solo su base, sin ramificar.

Para el estudio de la anatomía de la raíz principal, se separaron de la parte aérea las raíces de tres de las cinco plantas consideradas en el análisis morfológico de cada especie. Posteriormente, se tomó una sección de la raíz principal de aproximadamente 1 cm de longitud, ubicada a partir de 5 mm debajo del cuello. Las secciones de raíz principal se lavaron para quitar el exceso de fijador, se deshidrataron en una serie de alcoholes (30-100% alcohol etílico) y se infiltraron e incluyeron en Paraplast (Leica) (Sandoval-Zapotitla 2005).

Las secciones de raíz principal incluidas se cortaron transversalmente (ocho a 12 μm de grosor) con un micrótopo de rotación (Jung AG, Heidelberg). Los cortes obtenidos se montaron en portaobjetos de vidrio y se tiñeron con safranina O acuosa-verde rápido (FCF),

posteriormente se elaboraron preparaciones permanentes con resina sintética solución xilol (Sandoval-Zapotitla 2005). Los preparados permanentes se observaron en un microscopio óptico (OMAX, M837L) con cámara digital (OMAX A35100U) para la obtención de las imágenes, éstas se encuentran bajo resguardo en el Laboratorio de Biosistemática y Ecología de Leguminosas.

Las descripciones anatómicas de las raíces principales están basadas en Jácquez-Ríos y Sandoval-Zapotitla (2010). La presencia de almidón se confirmó mediante el uso de Lugol, de acuerdo con la técnica de Sandoval-Zapotitla (2005). La endodermis se identificó por la reacción a Sudan IV. Adicionalmente, en los cortes transversales, con el software Toup View (OMAX ToupView V. 3.7.6684) se midió el grosor de la epidermis (células epidérmicas en sentido radial) y de la corteza primaria en las zonas donde permanecía lo más íntegro posible; se midió también el área que ocupa el cilindro central con los tejidos secundarios en la raíz, así como aquella que ocupan los tejidos vasculares (xilema y floema) en el cilindro central, la región cambial y, en los individuos donde aparecía, la del parénquima en el centro de la raíz (= Médula (Esau 1982)), de la misma forma, se obtuvo el porcentaje que ocupaba cada tejido en el cilindro vascular (Fig. 1).

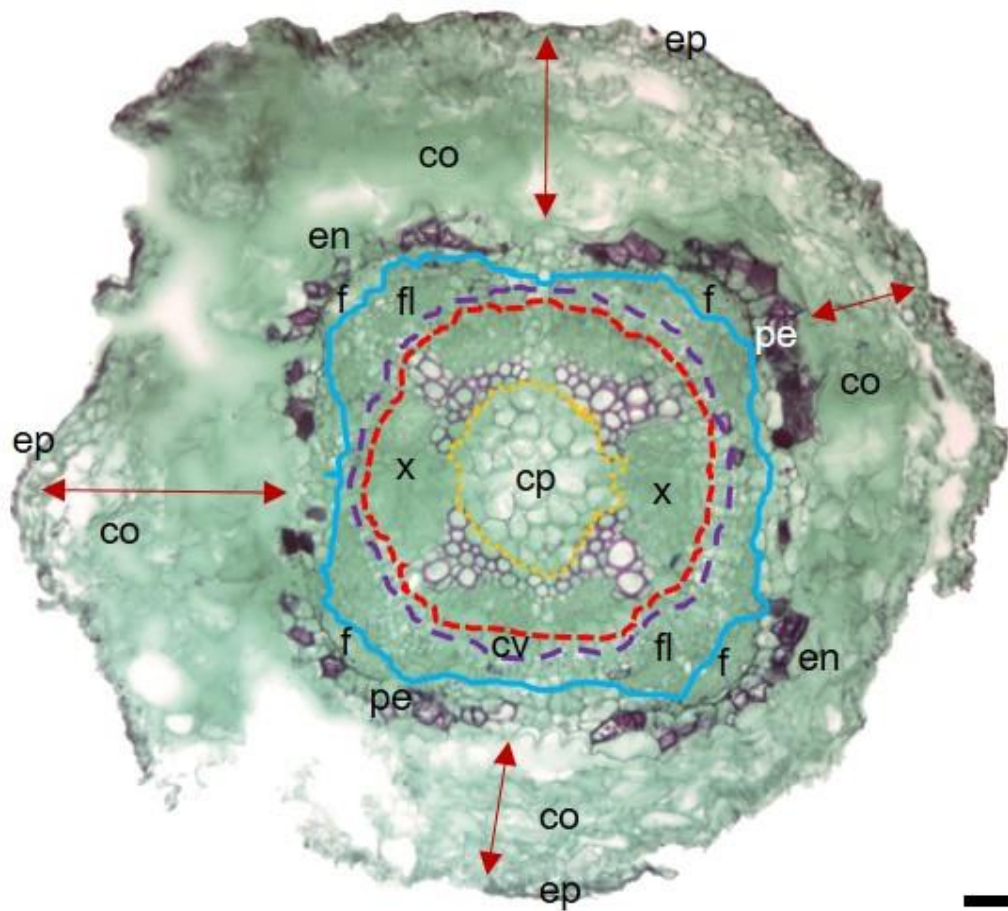


Figura 1. Corte transversal de raíz de *M. biuncifera* mostrando los tejidos donde se llevaron a cabo las mediciones. Flecha doble = mediciones en la corteza primaria; línea azul continua = área total del cilindro vascular; de la línea azul a la línea discontinua morada = área que ocupa el floema; de la línea discontinua morada a la línea discontinua roja = área que ocupa la región cambial; de la línea discontinua roja a la línea discontinua amarilla = área que ocupa el xilema; línea discontinua amarilla = área que ocupa el centro de la raíz. co = corteza primaria; cp = centro parenquimatoso (= Médula (Esau. 1982)); cv = cambium vascular; en = endodermis; ep = epidermis; f = fibras; fl = floema; pe = peridermis. Escala = 50 μ m.

6.5 Análisis estadísticos

6.5.1 Comparación de las características morfoanatómicas entre especies

Los datos obtenidos a partir de la observación de las semillas, de la densidad e índice estomático, así como de la morfoanatomía de los folíolos y la raíz principal, se analizaron con estadística descriptiva (media, desviación estándar, error estándar, máximo, mínimo). Para reconocer la existencia de diferencias estadísticamente significativas entre las especies estudiadas, los datos que se ajustaran a los supuestos de normalidad y homocedasticidad de varianzas se analizaron utilizando técnicas estadísticas multivariadas paramétricas como el ANOVA de una vía ($p < 0.05$) y el Balanced Design Analysis of Variance Test (BDAV) ($p < 0.05$), seguidas de la prueba de Tukey-Kramer ($p < 0.05$). Cuando no se cumplieron los supuestos los datos se analizaron por medio de pruebas no paramétricas como Kruskal-Wallis ($p < 0.05$) seguida de la prueba del valor Z de comparaciones múltiples de Kruskal-Wallis (Dunn's test) ($p < 0.05$). La relación de la prueba aplicada a cada característica se presenta en el Cuadro 2. Cabe mencionar que todas las pruebas se efectuaron con el paquete estadístico NCSS (NCSS 2020).

6.5.2 Similitud de las características morfoanatómicas de los folíolos

Para determinar el valor taxonómico de las características morfoanatómicas de los folíolos, se realizó un análisis de conglomerados, obteniéndose el Índice de similitud de Sørensen-Dice por el método de vinculación del grupo promedio (unweighted pair-group method using arithmetic averages o UPGMA). Para ello, se construyó una matriz de presencia-ausencia con 112 características morfoanatómicas (Anexo 1), de las cuales, 92 fueron cualitativas y 20 cuantitativas transformadas a características de presencia-ausencia (Crisci y López-Armengol 1983). Asimismo, para identificar las características que más contribuían a la diferenciación de

los grupos, se realizó un análisis de escalamiento multidimensional no paramétrico (NMDS) que permitió visualizar e interpretar la relación entre las unidades de estudio y las variables (Palacio et al. 2020). Cabe mencionar que ambos análisis se efectuaron en el programa PAST (versión 4, Hammer et al. 2001).

6.5.3 Asociación de las características morfoanatómicas de los folíolos con el ambiente

Para determinar la correspondencia de las características morfoanatómicas foliares de las especies de *Mimosa* estudiadas con las condiciones ambientales de los lugares donde se distribuyen, se llevó a cabo un análisis de correlación de Pearson ($p < 0.05$) de las 112 características morfoanatómicas obtenidas del estudio de la arquitectura foliar y la anatomía de los folíolos de las siete especies analizadas, con el hábito y la altitud, registrados durante la recolecta del material vegetal, el número cromosómico de cada especie (Dahmer et al. 2011; Morales et al. 2014), la radiación solar obtenida de WorldClim (Hijmans et al. 2005) y con las 19 variables ambientales del paquete de superficies bioclimáticas disponibles para México (Cuervo-Robayo et al. 2014) (Cuadro 3). Todas las capas tienen una resolución espacial de 30 arc sec ($\approx 1 \text{ km}^2$). La información de cada punto de recolecta se obtuvo cruzando las capas mencionadas en el software de licencia libre QGIS versión 3.22.6 (QGIS Development Team). Todos los análisis se llevaron a cabo en el programa PAST (versión 4, Hammer et al. 2001).

Cuadro 2. Pruebas estadísticas aplicadas para determinar la existencia de diferencias entre las siete especies estudiadas o entre superficies de los folíolos (*). Valor de significancia de todas las pruebas = $p < 0.05$.

Carácter evaluado	Prueba estadística	Prueba post hoc
<i>Morfoanatomía de los folíolos</i>		
Anchura de los folíolos	ANOVA	
Anchura de la vena principal		
Grosor de la cutícula*	Balanced Design	Prueba de Tukey-Kramer
Grosor de la epidermis*	Analysis of Variance Test	
Grosor del mesofilo	ANOVA	
Grosor total del folíolo		
<i>Densidad e Índice estomático</i>		
Densidad estomática*	Balanced Design Analysis of Variance Test	Prueba de Tukey-Kramer
Densidad de células epidérmicas*		
Índice estomático*		
Longitud de las células guarda*		
<i>Caracterización de las semillas</i>		
Peso	Kruskal-Wallis	Prueba del valor Z de comparaciones múltiples de Kruskal-Wallis (Dunn's test)
Anchura		
Longitud		
Grosor		
<i>Morfoanatomía de la raíz principal</i>		
Diámetro de la raíz	ANOVA	Prueba de Tukey-Kramer
Distancia del cuello a la segunda raíz lateral		
Longitud de la raíz	Kruskal-Wallis	Prueba del valor Z de comparaciones múltiples de Kruskal-Wallis (Dunn's test)
Grosor de la epidermis	ANOVA	Prueba de Tukey-Kramer
Grosor de la corteza primaria	Kruskal Wallis	Prueba del valor Z de comparaciones múltiples de Kruskal-Wallis (Dunn's test)
Área del cilindro central con los tejidos secundarios		
Área que ocupa el floema en el cilindro central	ANOVA	Prueba de Tukey-Kramer
Área que ocupa la región cambial en el cilindro central		
Área que ocupa el xilema en el cilindro central		
Área del centro parenquimatoso de la raíz (médula)		

6.5.4 Asociación de las características estomáticas con el ambiente

La correspondencia entre las características estomáticas observadas en los folíolos con las condiciones ambientales de los lugares donde se distribuyen, se determinaron por medio de un análisis de correspondencia canónica (CCA) entre la densidad estomática, la densidad de células epidérmicas, el índice estomático y la longitud de las células guarda de los estomas, con las variables ambientales (Cuervo-Robayo et al. 2014), el hábito, la altitud y el número cromosómico de cada especie (Cuadro 3). Dicho análisis se llevó a cabo en el programa PAST (versión 4, Hammer et al. 2001).

6.5.5 Relación de las características de las semillas con la morfología de las raíces principales

Para establecer la relación entre las características morfométricas de las semillas y las características morfológicas de la raíz principal (longitud, diámetro y distancia de la base del cuello a la segunda raíz lateral) se llevaron a cabo pruebas de correlación de Spearman ($p < 0.05$). La fuerza de la correlación se consideró de acuerdo con los criterios de Borda et al. (2013). El análisis se efectuó en el programa PAST (versión 4, Hammer et al. 2001).

Cuadro 3. Abreviaturas de hábito, número cromosómico, altitud, radiación solar y de las 19 variables bioclimáticas para México utilizadas en los análisis de correlación de Pearson y el análisis de correspondencia canónica. Variables bioclimáticas de acuerdo con Cuervo-Robayo et al. (2014).

Variable	Abreviatura	Variable	Abreviatura
Hábito	Hab	Temperatura promedio del trimestre más seco (Bio 9)	TPtS
Número cromosómico	NC	Temperatura promedio del trimestre más cálido (Bio 10)	TPtC
Altitud	Alt	Temperatura promedio del trimestre más frío (Bio 11)	TPtF
Radiación solar	RS	Precipitación anual (Bio 12)	PA
Temperatura promedio anual (Bio 1)	TPA	Precipitación del período más húmedo (Bio 13)	PPH
Oscilación diurna de la temperatura (Bio 2)	ODT	Precipitación del período más seco (Bio 14)	PPS
Isotermalidad (Bio 3)	ISO	Estacionalidad de la precipitación (Bio 15)	EP
Estacionalidad de la temperatura (Bio 4)	EDT	Precipitación del trimestre más húmedo (Bio 16)	PtH
Temperatura máxima del mes más cálido (Bio 5)	TMMC	Precipitación del trimestre más seco (Bio 17)	PtS
Temperatura máxima del mes más frío (Bio 6)	TMMF	Precipitación del trimestre más cálido (Bio 18)	PtC
Oscilación anual de la temperatura (Bio 7)	OAT	Precipitación del trimestre más frío (Bio 19)	PtF
Temperatura promedio del trimestre más húmedo (Bio 8)	TPtH		

7. RESULTADOS

7.1 Morfoanatomía de los folíolos de *Mimosa*

7.1.1 Arquitectura de los folíolos

Las siete especies presentan folíolos oblicuamente oblongos, pero en *M. monancistra* predominan los folíolos oblicuamente lanceolados; por su lado, en *M. similis* algunos folíolos son oblicuamente elípticos (Fig. 2). La vena principal es excéntrica y divide a los folíolos en dos lados; el externo, que es ancho y basiscópico; y el interno, que es delgado y acroscópico. Cabe señalar que, en *M. benthamii* var. *benthamii* y *M. monancistra* la vena principal es prominente en la superficie abaxial de los folíolos.

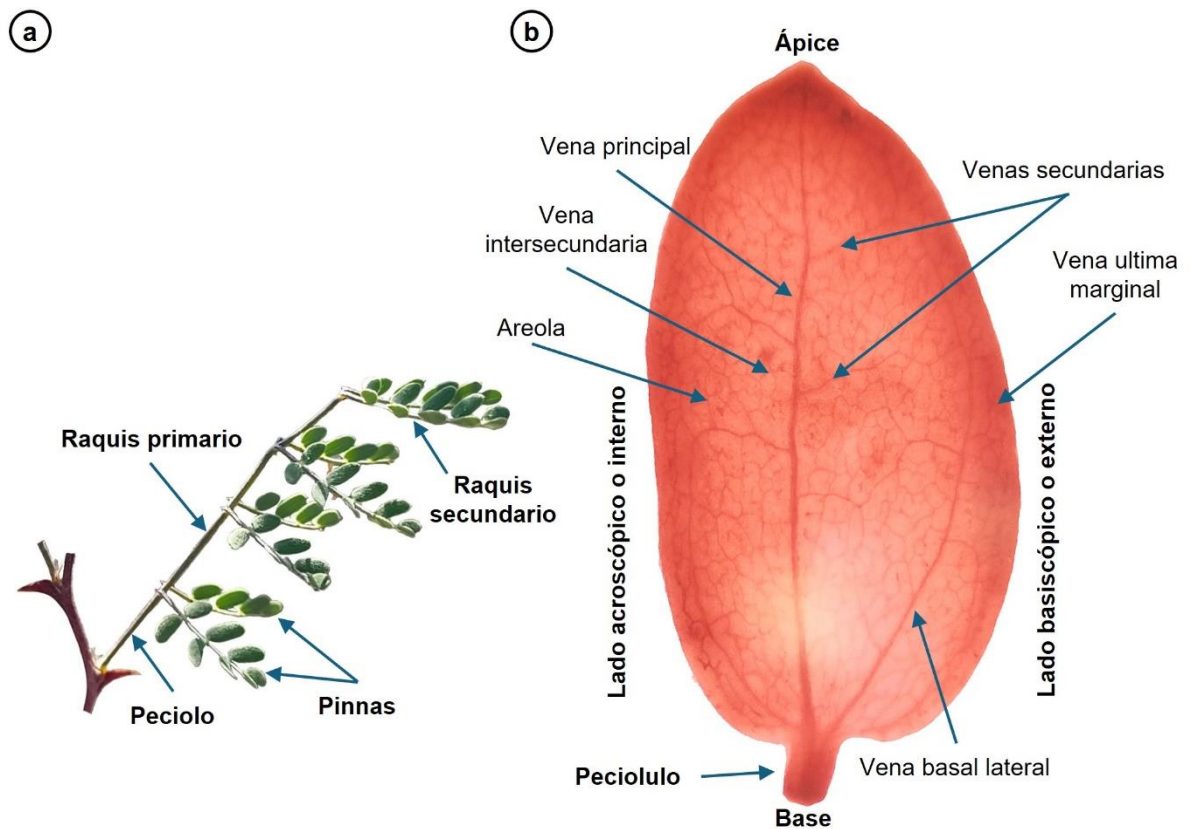


Figura 2. *Mimosa similis*. Venas que forman la arquitectura de los folíolos. a. Hoja bipinnada. b. Partes del folíolo.

La mayoría de las especies presentan folíolos con margen ciliado, pero en *M. affinis* y *M. pigra* var. *pigra* es setoso. Además, los folíolos en la mayoría de las especies presentan ápice agudo y base oblicua; sin embargo, en *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa* y *M. biuncifera* también se observaron folíolos con ápice obtuso y, en *M. benthamii* var. *benthamii* y *M. pigra* var. *pigra* folíolos con ápice agudo o mucronado, solo *M. similis* mostró folíolos con ápices redondeados-mucronulados u obtusos-mucronulados. Cabe resaltar que, los folíolos de *M. affinis* presentan todos los tipos de ápices anteriormente mencionados, excepto los redondeados.

La anchura de la vena principal de los folíolos difiere significativamente entre las especies estudiadas ($F = 16.48$, $p = 0.013$), distinguiéndose dos grupos donde *M. affinis* difiere de *M. pigra* var. *pigra* y de *M. similis*, entre el resto de especies no se observaron diferencias (Fig. 3a). Por otra parte, también se observaron diferencias significativas en la anchura total del folíolo ($F = 5.6$, $p = 0.003$), donde se pueden distinguir tres grupos de especies (Fig. 3b). La mayoría de las especies presentan la vena principal masiva, excepto *M. affinis*, *M. monancistra* y *M. similis* que tienen vena principal fuerte.

La venación de primer orden es de tipo pinnada en todas las especies (Fig. 4a-f), excepto en *M. pigra* var. *pigra* donde es paralelógrama (Fig. 4g). El recorrido de la vena principal es recto en las especies estudiadas, excepto en *M. monancistra* y *M. similis*, donde es ligeramente sinuoso. La vena principal puede terminar en el ápice como en *M. affinis*, *M. benthamii* var. *benthamii* y *M. pigra* var. *pigra* (Fig. 4h), antes del ápice como en *M. biuncifera* y *M. similis*, o bien, presentar ambos estados como en *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa* y *M. monancistra* (Fig. 4i).

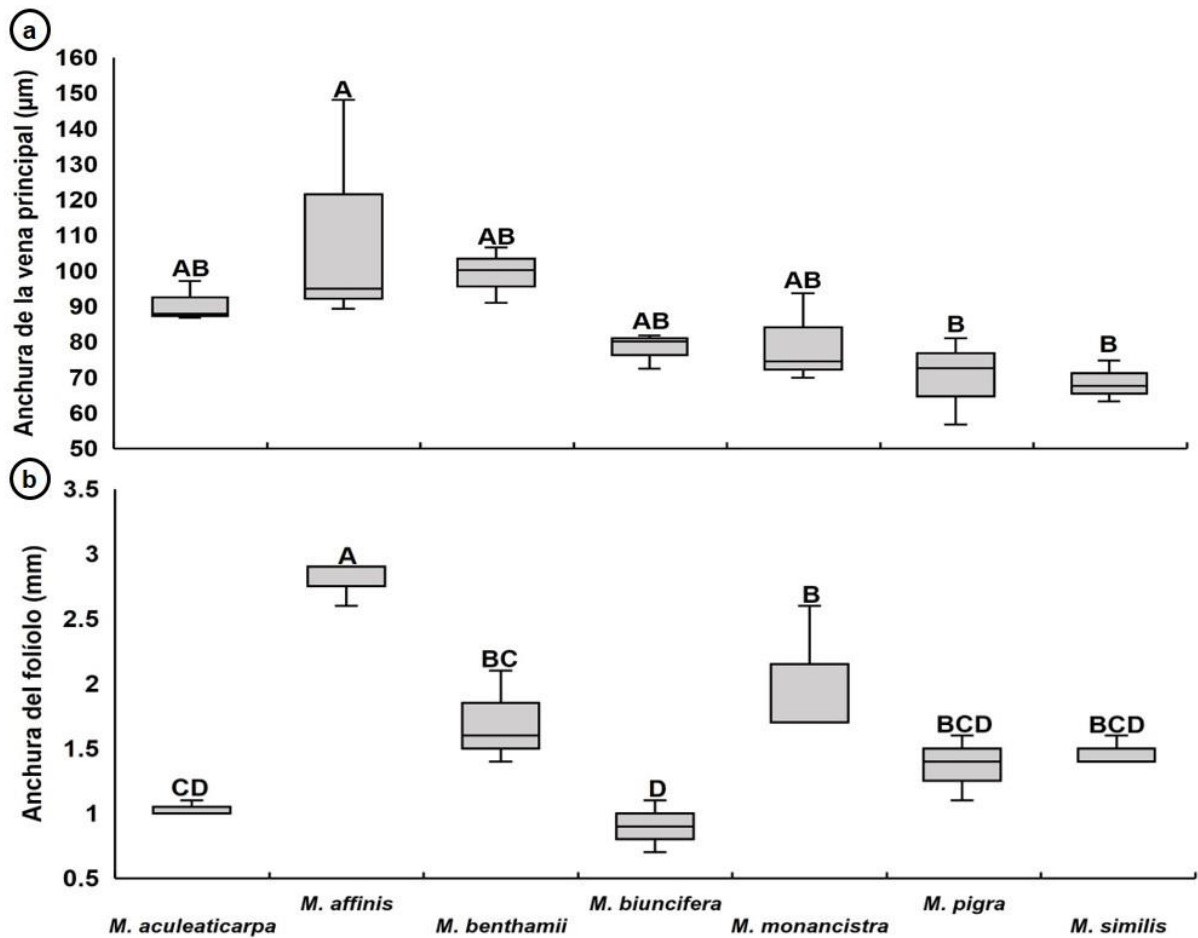


Figura 3. Anchura de la vena principal y de los folíolos en las siete especies de *Mimosa* estudiadas. a. Anchura de la vena principal ($F = 16.48$, $p = 0.013$). b. Anchura de los folíolos ($F = 5.6$, $p = 0.003$). Letras diferentes indican diferencias significativas entre las especies ($p < 0.05$).

En la zona apical de la vena principal se observan traqueidas terminales convencionales en *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa*, traqueidas dilatadas en *M. biuncifera*, *M. monancistra* y *M. similis*, traqueoblastos en *M. pigra* var. *pigra*, o bien, la vena principal termina sin estos elementos como en *M. affinis* y *M. benthamii* var. *benthamii*. Además, la vena principal presenta una o un par de ramificaciones cerca del ápice, excepto en *M. affinis* y *M. pigra* var. *pigra*. Las ramificaciones tienen una apariencia lineal en *M. aculeaticarpa* var.

aculeaticarpa, *M. biuncifera* y *M. monancistra* (Fig. 4i) y se ensanchan en *M. benthamii* var. *benthamii* y *M. similis*. El lado basiscópico del folíolo en las especies estudiadas presenta una o dos venas basales laterales que aparecen desde el peciolulo (Fig. 4j), excepto *M. affinis* y *M. pigra* var. *pigra* que presentan tres o cuatro en el lado basiscópico y una en el acroscópico (Fig. 4k). En el caso de *M. pigra* var. *pigra*, las venas basales laterales adyacentes a la principal, en ambos lados del folíolo, se dirigen hacia el ápice y se ramifican, mientras que en el resto de las especies la vena basal lateral inmediatamente adyacente a la vena principal del lado basiscópico del folíolo forma un arco hacia la vena principal.

Las especies cuyo patrón principal es pinnado presentan venación secundaria broquidódroma con recorrido curvado abrupto y las venas secundarias tienen una disposición alterna. Los arcos son delgados en *M. monancistra* y *M. similis*, mientras que en el resto de las especies son moderados. En todas las especies las venas intersecundarias son compuestas. Por su parte, la venación de tercer orden presenta un modelo reticulado al azar y forma areolas con desarrollo imperfecto (Fig. 4l). Las areolas presentan vénulas simples, rectas o recurvadas. En *M. affinis*, *M. similis* y *M. pigra* var. *pigra* se observan traqueoblastos acompañando a las venas terciarias (Fig. 4m).

Las vénulas de las areolas son simples en *M. benthamii* var. *benthamii* y en *M. biuncifera*, en el resto de las especies son simples o una vez ramificadas (Fig. 4n), solo *M. similis* presenta vénulas hasta dos veces ramificadas (Fig. 4o); en todas las especies las vénulas terminan en traqueidas convencionales, excepto en *M. monancistra* y *M. pigra* var. *pigra* que tienen una combinación de convencionales y dilatadas. Independientemente de la especie, las traqueidas presentan engrosamientos helicoidales, pero *M. monancistra* y *M.*

similis presentan, además, punteaduras escalariformes y, en *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa* y *M. biuncifera* punteaduras escalariformes y reticuladas (Fig. 4p).

La venación última marginal es incompleta en *M. monancistra* y *M. similis* (Fig. 4q); y se presentan vénulas hacia el margen. En *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa* y en *M. biuncifera* la venación última marginal forma arcos, pero es incompleta en algunas zonas (Fig. 4r), además de presentar vénulas hacia el margen. En *M. benthamii* var. *benthamii* la venación última marginal forma arcos completos y presenta agregados de traqueidas o vénulas hacia el margen. Por su parte, en *M. affinis* y *M. pigra* var. *pigra* la venación última marginal es fimbriada (Fig. 4s).

7.1.2 Anatomía de los folíolos

En vista superficial y en ambas superficies, los folíolos de todas las especies presentan células epidérmicas con forma tetragonal, tetragonal alargada y poligonal. *Mimosa benthamii* var. *benthamii*, *M. pigra* var. *pigra* y *M. similis* tienen, además, la forma poligonal alargada. Todas las especies poseen células epidérmicas con paredes anticlinales rectas; cabe resaltar que en *M. benthamii* var. *benthamii* éste es el único tipo. En *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa*, *M. biuncifera*, *M. monancistra* y *M. pigra* var. *pigra* las paredes anticlinales también tienen forma ondulada de “S”, mientras que en *M. affinis* y *M. similis* las rectas son escasas y abundan las formas onduladas de “S” (Fig. 5a) y “U”.

Los folíolos de las siete especies son anfiestomáticos. Además, con la excepción de *M. affinis*, que presenta estomas exclusivamente paracíticos (Fig. 5b), la mayoría de las especies

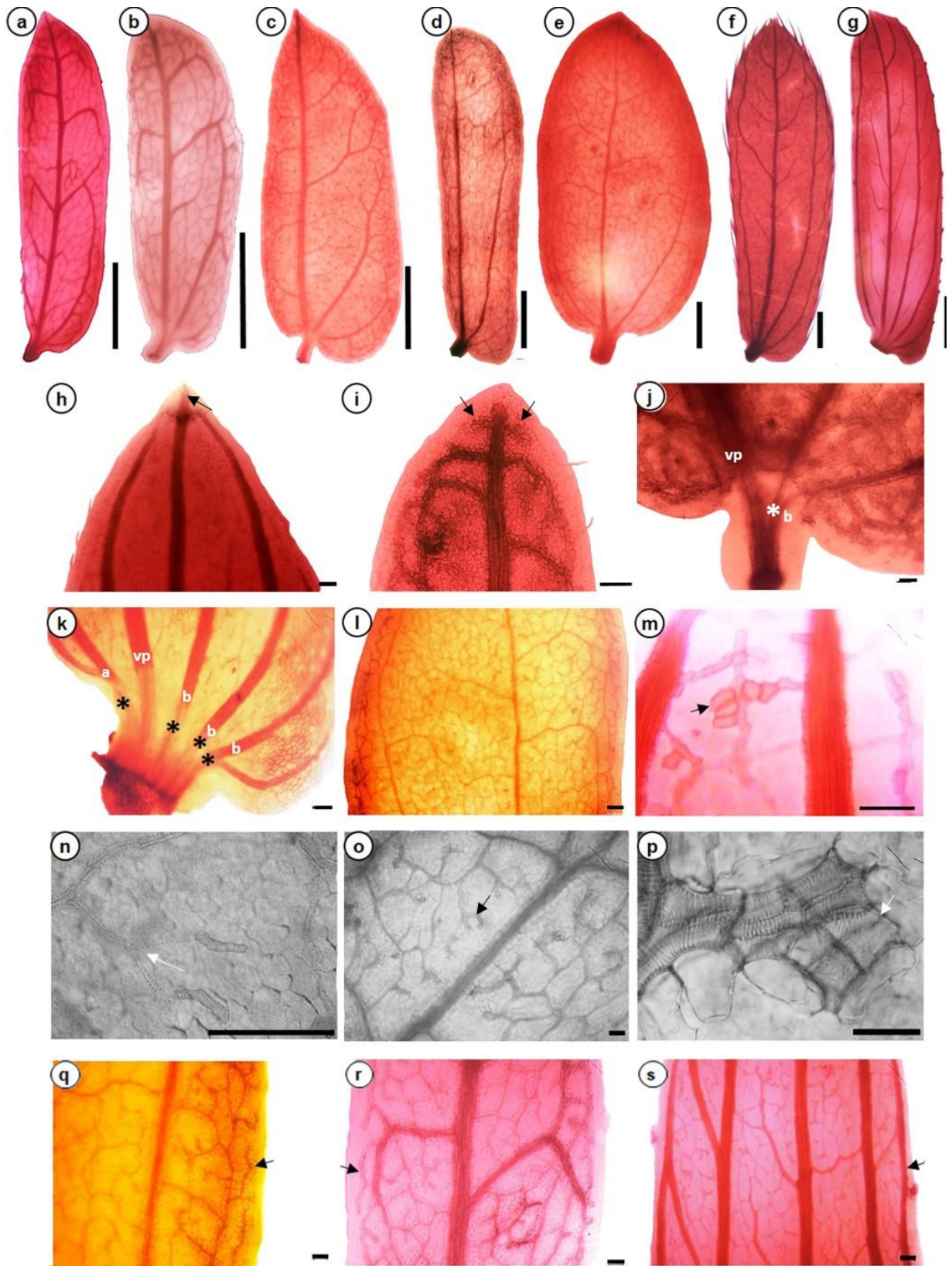


Figura 4. Características de la venación en las siete especies de *Mimosa* estudiadas. a. Folíolos aclarados de *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa*, b. *M. biuncifera*, c. *M. benthamii* var. *benthamii*, d. *M. monancistra*, e. *M. similis*, f. *M. affinis*, g. *M. pigra* var. *pigra*. h. Vena principal terminando en el ápice del folíolo de *M. pigra* var. *pigra*. i. Vena principal terminando antes del ápice del folíolo de *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa*, las flechas indican las ramificaciones en el ápice de la vena principal. j. Base del folíolo de *M. benthamii* var. *benthamii* con una vena basal lateral en el lado basiscópico (b) del folíolo. k. Base del folíolo de *M. pigra* var. *pigra* con tres venas basales laterales en el lado basiscópico (b) y una en el lado acroscópico (a) del folíolo. l. Venación terciaria en *M. similis* con patrón reticulado y areolas imperfectas. m. Traqueoblastos en la venación terciaria cerca del ápice del folíolo de *M. pigra* var. *pigra* (flecha). n. Areolas con vénulas una vez ramificadas en *M. affinis* (flecha). o. Areolas con vénulas dos veces ramificadas en *M. similis* (flecha). p. Vénula simple en *M. monancistra*, traqueidas terminales con punteaduras reticuladas (flecha) y escaleriformes. q. Venación última marginal incompleta en *M. similis*, con vénulas lineares hacia el margen (flecha). r. Venación última marginal incompleta en el lado acroscópico (flecha) y formando arcos en el lado basiscópico del folíolo en *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa*. s. Venación última marginal fimbriada en *M. pigra* var. *pigra* (flecha). vp = vena principal; * = venas basales laterales (b = basiscópicas; a = acroscópica). Escalas: a-g = 1mm; h-o, q-s = 50 μ m, y p = 25 μ m.

presentaron una combinación de estomas paracíticos y anisocíticos (Fig 5c), y *M. benthamii* var. *benthamii*, que presenta estomas paracíticos, anisocíticos y anomocíticos (Fig 5d).

Los folíolos de todas las especies presentan en ambas superficies, y en el margen, tricomas antrorsos, no glandulares, simples y unicelulares (Fig. 5e, f); en *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa*, *M. biuncifera* y *M. monancistra* son micropapilados (Fig. 5f). En el margen de los folíolos de *M. affinis* y *M. pigra* var. *pigra* hay también tricomas glandulares, simples, con una cabeza multicelular (Fig. 5g) y tricomas no glandulares, simples, multicelulares, multiseriados (Fig. 5h, j). Adicionalmente, *M. pigra* var. *pigra* presenta tricomas simples, multicelulares, uniseriados (Fig. 5i).

En ambas superficies de los folíolos, la base de los tricomas simples, no glandulares, varía en el número de células epidérmicas, siendo *M. benthamii* var. *benthamii* la que presenta el mayor número (cinco a 11), seguida de *M. biuncifera* y *M. pigra* var. *pigra* (cuatro a ocho), *M.*

affinis (seis a siete), *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa* (cinco a siete), *M. monancistra* y *M. similis* (cuatro a siete). En el resto de los tricomas no se observa una base distintiva.

En sección transversal, los folíolos presentan una epidermis con cutícula lisa. El grosor de la cutícula difiere entre las especies ($F = 54$, $p < 0.000$) obteniéndose cuatro grupos de especies, y entre las superficies del folíolo ($F = 1.83$, $p = 0.015$) en el caso de *M. affinis*. El grosor de la epidermis solo difiere significativamente entre las especies ($F = 13.49$, $p < 0.000$), pero no entre las superficies del folíolo ($F = 4.19$, $p = 0.0502$) (Cuadro 4). Los datos no mostraron alguna interacción entre los factores evaluados sobre el grosor de la cutícula y la epidermis (Cuadro 5).

Transversalmente, la epidermis de los folíolos de todas las especies está compuesta por una combinación de células con paredes periclinales externas de diferentes formas (Fig. 6a-h), incluyendo la forma tabular, convexa, hemisférica y cupular; sin embargo, *M. monancistra* y *M. similis* no presentan la forma tabular y la cupular está ausente en *M. benthamii* var. *benthamii* y *M. biuncifera*. La forma cónica de las paredes periclinales externas sólo se presenta en *M. affinis* (Fig. 6a) en tanto que, las papilas se encuentran en *M. affinis*, *M. benthamii* var. *benthamii* y *M. monancistra*.

Los estomas difieren en su posición respecto a la superficie de la epidermis. En *M. affinis* están al mismo nivel que las células epidérmicas y en el resto de las especies estudiadas están ligeramente hundidos en ambas superficies de los folíolos, o bien, están ligeramente hundidos en una superficie y al mismo nivel en la otra; sólo *M. biuncifera* presenta algunos estomas ligeramente por arriba del nivel. Además, las células epidérmicas presentan depósitos orgánicos (Fig. 6b, c, f, g), excepto en *M. affinis*, *M. monancistra* y *M. similis* (Fig. 6a, d, e, h).

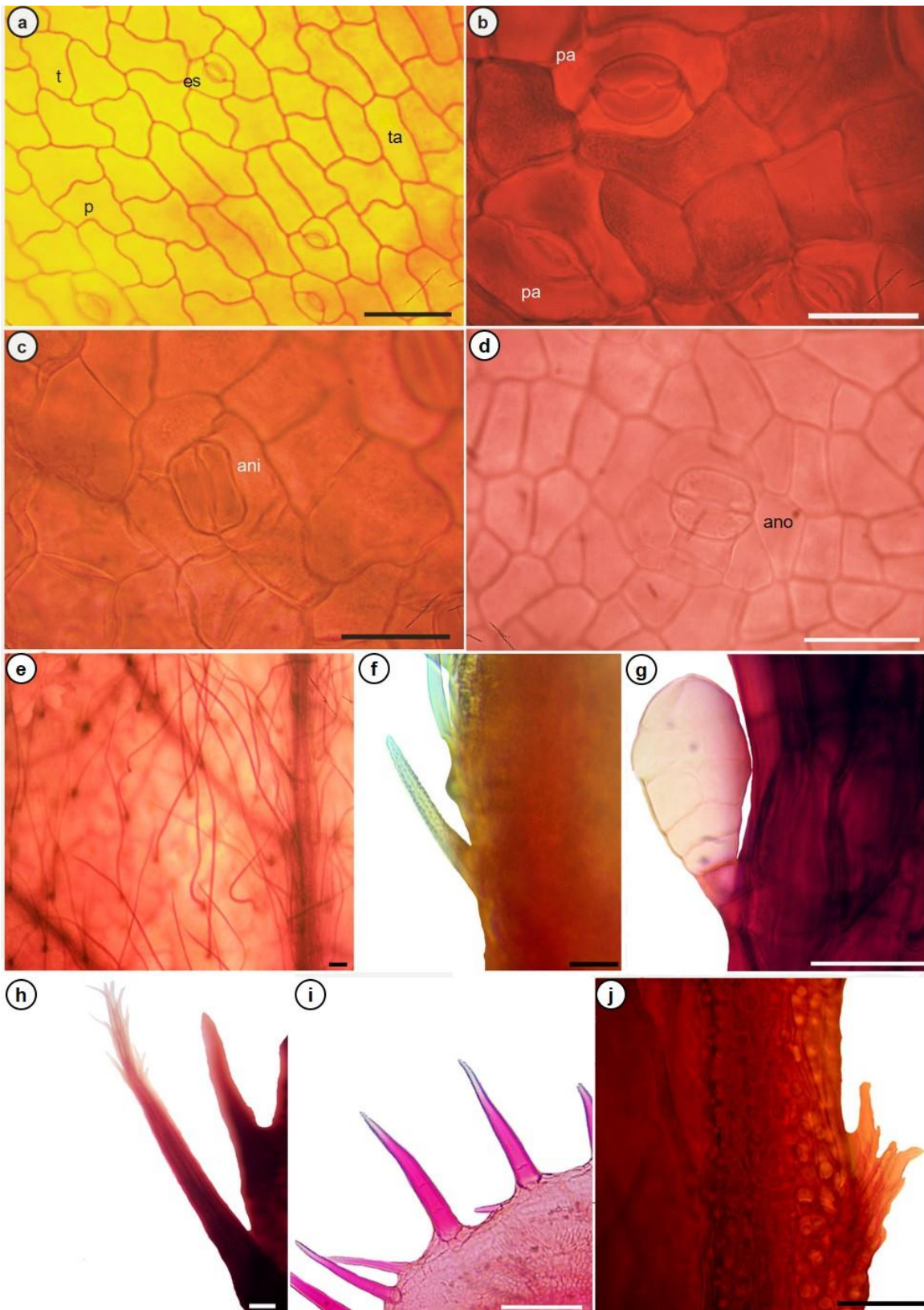


Figura 5. Características epidérmicas y tipos de tricomas observados en los folíolos de las especies de *Mimosa* estudiadas. a. Forma de las células epidérmicas observadas en *M. affinis*: tetragonal (t), tetragonal alargada (te) y poligonal (p). b. Complejos estomáticos paracíticos (pa) en *M. similis*. c. Complejos estomáticos anisocíticos (ani) en *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa*. d. Complejos estomáticos anomocíticos (ano) en *M. benthamii* var. *benthamii*. e. Tricomas simples, no glandulares, unicelulares en *M. benthamii* var. *benthamii*. f. Tricoma simple micropapilado en *M. biuncifera*. g. Tricoma simple, glandular, con una cabeza multicelular, en el margen del folíolo de *M. affinis*. h. Tricoma simple, multicelular, multiseriado, en el margen del folíolo de *M. affinis*. i. Tricoma simple, multicelular, uniseriado, en el margen del folíolo de *M. pigra* var. *pigra*. j. Tricoma simple multicelular, multiseriado, en el margen del folíolo de *M. pigra* var. *pigra*. es = estoma. Escalas: a, e, h-j = 50 μ m, y b-d, f = 25 μ m.

El mesofilo es isobilateral en las especies estudiadas (Fig. 6c, d, g, h), excepto en *M. affinis* en la que es dorsiventral (Fig. 6e). El mesofilo isobilateral presenta entre una (*M. monancistra*) y cinco (*M. benthamii* var. *benthamii*) capas de parénquima en empalizada hacia la superficie adaxial, hacia la superficie abaxial se observan entre una y dos capas en todas las especies. Además, se presenta parénquima esponjoso entre los dos grupos de capas del parénquima en empalizada. En *M. affinis* está compuesto por una capa de parénquima en empalizada hacia la superficie adaxial y una y dos capas de parénquima esponjoso hacia la superficie abaxial.

En el parénquima en empalizada y el esponjoso, así como en las vainas de los haces vasculares de *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa*, *M. benthamii* var. *benthamii*, *M. biuncifera* y *M. pigra* var. *pigra* se presentan depósitos orgánicos (Fig. 6c, g); en *M. similis* sólo se observan en el parénquima en empalizada (Fig. 6d) y, *M. monancistra* y *M. affinis* no los presentan (Fig. 6e). En *M. benthamii* var. *benthamii* la primera capa del mesofilo adyacente a las células epidérmicas de la base de los tricomas presenta cristales prismáticos (Fig. 6f).

Cuadro 4. Grosor de la cutícula y de la epidermis registrado en las especies de *Mimosa* estudiadas. Se presentan los promedios, el signo \pm indica la desviación estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas entre especies (mayúsculas) y entre superficies (minúsculas) ($p < 0.05$).

Especies	Grosor de la cutícula (μm)		Grosor de la epidermis (μm)	
	Adaxial	Abaxial	Adaxial	Abaxial
<i>M. aculeaticarpa</i> var. <i>aculeaticarpa</i>	1.55 \pm 0.45 ^{BCa}	1.35 \pm 0.4 ^{BCb}	15.7 \pm 2.6 ^{AB}	15.2 \pm 2.5 ^{AB}
<i>M. affinis</i>	0.70 \pm 0.15 ^{Da}	0.69 \pm 0.2 ^{Db}	15 \pm 4.4 ^{AB}	12.9 \pm 4.3 ^{ABC}
<i>M. benthamii</i> var. <i>benthamii</i>	1.92 \pm 0.6 ^{Ba}	1.39 \pm 0.35 ^{Bb}	12.3 \pm 2 ^{AB}	8.4 \pm 1.8 ^C
<i>M. biuncifera</i>	2.89 \pm 0.8 ^{Aa}	2.27 \pm 0.7 ^{Ab}	17.11 \pm 4.6 ^A	17.8 \pm 4.7 ^A
<i>M. monancistra</i>	0.82 \pm 0.23 ^{CDa}	0.92 \pm 0.14 ^{CDb}	10.9 \pm 2.2 ^B	10.2 \pm 3 ^{BC}
<i>M. pigra</i> var. <i>pigra</i>	2.045 \pm 0.53 ^{Ba}	1.67 \pm 0.47 ^{Bb}	10.6 \pm 2.2 ^B	9.8 \pm 1.8 ^{BC}
<i>M. similis</i>	1.16 \pm 0.34 ^{Ca}	1.15 \pm 0.5 ^{Cb}	12.4 \pm 3.4 ^{AB}	11.5 \pm 3 ^{BC}

Cuadro 5. Resultados del BDAV para el análisis del grosor de la cutícula y la epidermis de las siete especies de *Mimosa* estudiadas.

	Grosor de la cutícula		Grosor de la epidermis	
	GL	F	F	
A: Especie	6	54*	13.49*	
B: Superficie del folíolo	1	6.68*	4.19 ^{ns}	
AB	6	1.51 ^{ns}	0.89 ^{ns}	

GL = grados de libertad, ns = no significativo, * $p < 0.05$

La venación secundaria en todas las especies presenta fibras asociadas al floema y vainas parenquimatosas que carecen de extensiones y tienen cristales prismáticos. Los haces vasculares son colaterales y se encuentran entre el parénquima esponjoso.

En sección transversal, la epidermis adaxial de los folíolos sobre la vena principal en *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa* presenta pliegues en la cutícula, mientras que en las demás especies es lisa como en el resto de la lámina. En *M. biuncifera* y *M. similis* las células epidérmicas de esta zona, en ambas superficies del folíolo, tienen paredes periclinales externas similares a las del resto de la lámina, en tanto que, en las demás especies, la epidermis sobre la vena principal no presenta células con paredes periclinales externas con las formas cupular, de papila y cónica. En esta región de la lámina, todas las especies presentan parénquima en empalizada continuo hacia la superficie adaxial, mientras que, hacia la superficie abaxial, el parénquima en empalizada se interrumpe completamente por la vaina del haz vascular (Fig. 6g). En el caso de *M. biuncifera*, que presenta dos capas de parénquima en empalizada hacia la superficie abaxial, la capa más externa puede ser continua. En *M. monancistra* y *M. similis* el parénquima en empalizada hacia la superficie abaxial se interrumpe por la extensión de la vaina (Fig. 6h), mientras que, en ocasiones, en *M. affinis* y en *M. benthamii* var. *benthamii* el parénquima en empalizada de la superficie abaxial se interrumpe por células parenquimáticas de características distintas a las de la vaina.

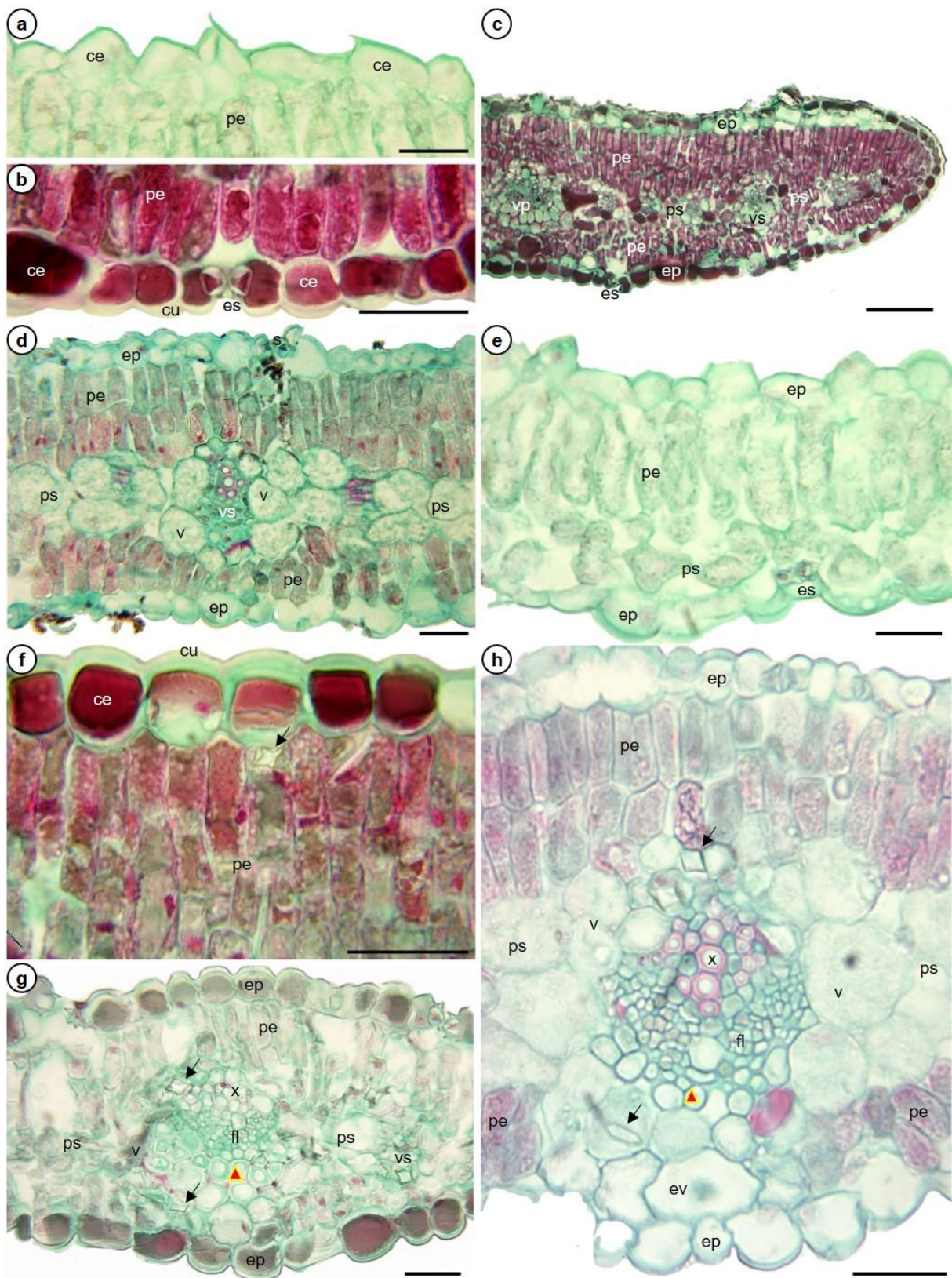


Figura 6. Características anatómicas observadas en las secciones transversales de los folíolos de las especies de *Mimosa* estudiadas. a. Epidermis adaxial de *M. affinis* con cutícula lisa y células epidérmicas sin depósitos orgánicos. b. Epidermis abaxial de *M. benthamii* var. *benthamii* con cutícula lisa y células epidérmicas con depósitos orgánicos; estoma ligeramente hundido. c. Folíolo de *M. biuncifera* mostrando mesofilo isobilateral. d. Folíolo de *M. similis* mostrando mesofilo isobilateral, nótese los depósitos orgánicos solo en el parénquima en empalizada. e. Folíolo de *M. affinis* mostrando mesofilo dorsiventral. f. Folíolo de *M. benthamii* var. *benthamii* mostrando cristales en el mesofilo adyacente a la epidermis adaxial (flecha). g. Vena principal de *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa*. h. Vena principal de *M. similis* mostrando la extensión de la vaina parenquimatosa hacia la superficie abaxial del folíolo. ce = células epidérmicas; cu = cutícula; ep = epidermis; es = estoma; ev = extensión de la vaina del haz vascular de la vena principal; fl = floema; pe = parénquima en empalizada; ps = parénquima esponjoso; v = vaina del haz vascular; vp = vena principal; vs = vena secundaria; x = xilema; triángulo = fibras. Escalas: c = 100µm, h = 50 µm y a, b, d-g = 25 µm.

Los haces vasculares de las venas principales de las siete especies presentan una vaina compuesta por tejido parenquimatoso que contiene cristales prismáticos y, en el caso de *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa*, *M. benthamii* var. *benthamii*, *M. biuncifera* y *M. pigra* var. *pigra* también tiene depósitos orgánicos. Por otra parte, en todas las especies se presenta un casquete de fibras asociado al floema del haz vascular (Fig. 6g, h). Los haces vasculares son solitarios, colaterales y tienen forma elíptica, excepto en *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa* y en *M. biuncifera*, donde también pueden ser ovoides; en el caso de *M. benthamii* var. *benthamii* esta última forma es la única.

Cabe mencionar que, en folíolos aclarados se observa que las vainas están compuestas por células lobadas y son notorias en los tres órdenes de venación; sin embargo, en los folíolos de *M. affinis* y *M. pigra* var. *pigra* estas vainas están conformadas por células poligonales y las vainas de la venación terciaria no son conspicuas.

Por otra parte, los resultados indican que las especies difieren en el grosor del mesofilo ($F = 6.1, p = 0.002$), obteniéndose dos grupos de especies (Fig. 7a) y en el grosor total del folíolo ($F = 5.66, p = 0.003$; Fig. 7b), donde se obtuvieron tres grupos de especies.

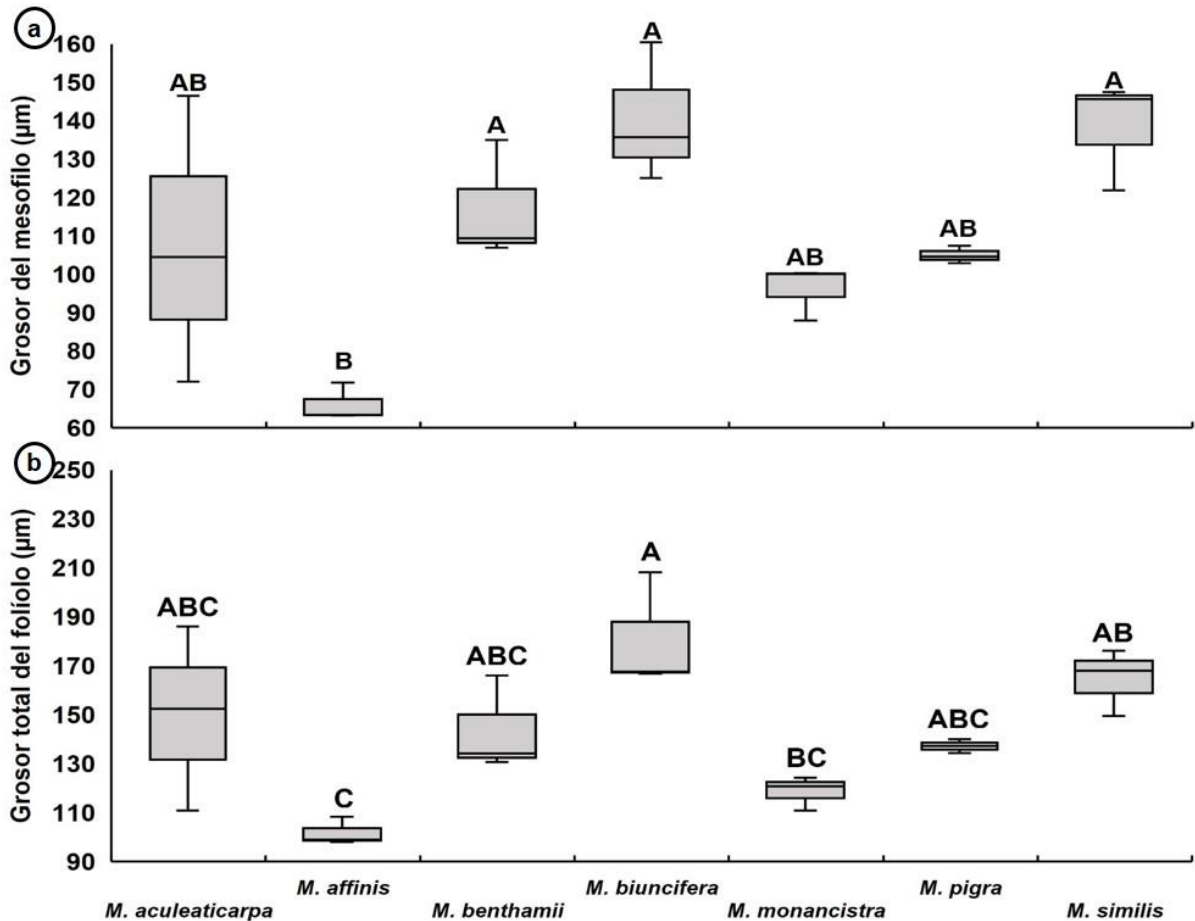


Figura 7. Grosor del mesofilo y de los folíolos registrado en las siete especies de *Mimosa* estudiadas. a. Grosor del mesofilo ($F = 6.1, p = 0.002$). b. Grosor de los folíolos ($F = 5.66, p = 0.003$). Letras diferentes indican diferencias significativas entre las especies ($p < 0.05$).

7.1.3 Análisis de similitud

Se distinguieron dos grupos (ANOSIM, Permutaciones = 9999, $R = 1, p = 0.046$). El primer grupo incluye a *M. affinis* y a *M. pigra* var. *pigra* y el segundo al resto de las especies. En este segundo grupo se distinguen dos subgrupos, uno conformado por *M. monancistra* y *M. similis*, y otro por *M. benthamii* var. *benthamii*, *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa* y *M. biuncifera* (Fig. 8). Sin embargo, estos subgrupos no difieren estadísticamente (ANOSIM, Permutaciones

= 9999, $R = 1$, $p = 0.063$). Las características que mejor contribuyen a la diferenciación de los grupos se sintetizan en el Cuadro 6.

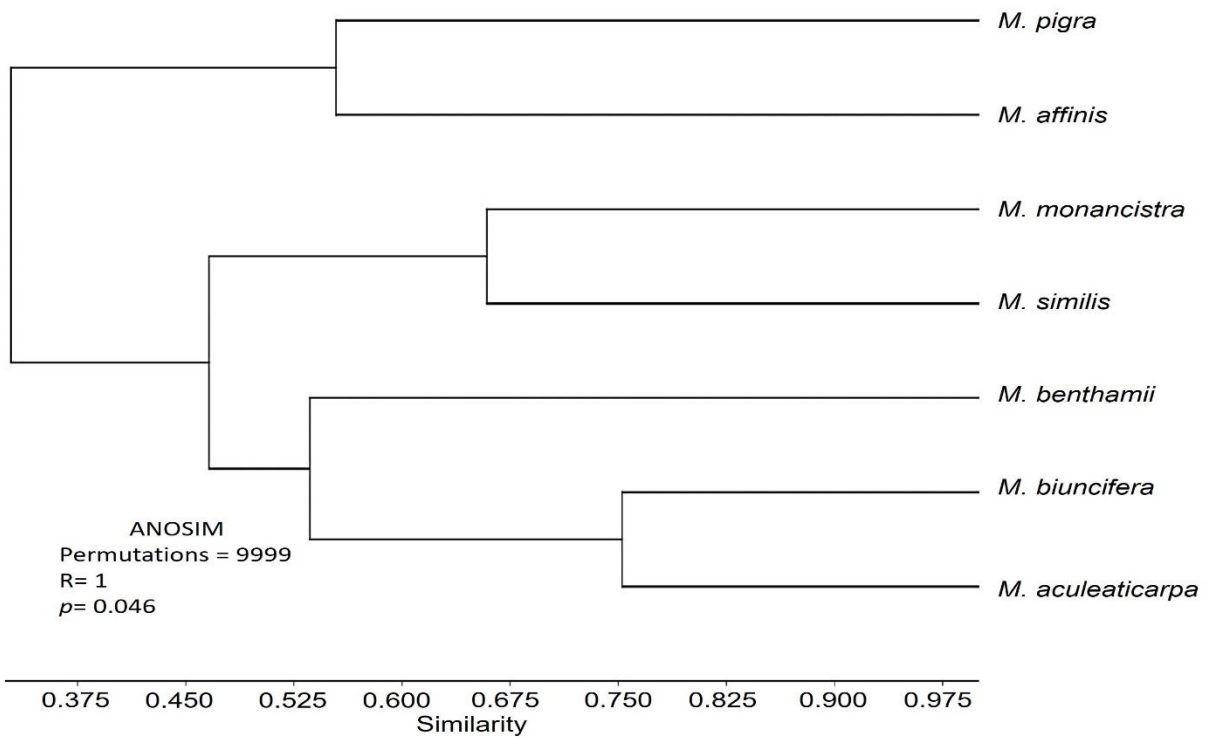


Figura 8. Análisis de conglomerados (ANOSIM) mostrando el agrupamiento de las especies de *Mimosa* basado en el grado de similitud de todas sus características.

Cuadro 6. Principales características en los grupos y subgrupos obtenidos en el análisis de conglomerados y características exclusivas de las especies estudiadas.

Grupo 1		Grupo 2				
Margen setoso		Margen ciliado				
Lado basiscópico del folíolo con tres o más venas basales laterales y lado acroscópico con una vena basal lateral		Vena principal con ramificaciones apicales				
Venación última marginal fimbriada		Lado basiscópico del folíolo con una o dos venas basales laterales				
Vainas de los haces vasculares compuestas por células poligonales, visibles en el 1er y 2º orden de venación		Vainas de los haces vasculares compuestas por células lobadas, visibles en todos los órdenes de venación de los folíolos aclarados				
Tricomas simples, multicelulares uniseriados y multicelulares multiseriados, y tricomas glandulares		Tricomas simples, no glandulares				
		Subgrupo 1		Subgrupo 2		
<i>M. pigra</i> var. <i>pigra</i>	<i>M. affinis</i>	<i>M. monancistra</i>	<i>M. similis</i>	<i>M. benthamii</i> var. <i>benthamii</i>	<i>M. aculeaticarpa</i> var. <i>aculeaticarpa</i>	<i>M. biuncifera</i>
Venación paralelógrama	Estomas exclusivamente paracíticos	Vena principal con trayecto sinuoso		Venación última marginal formando arcos completos	Ápice obtuso	
Traqueoblastos en el ápice de la vena principal	Células epidérmicas con paredes periclinales externas cónicas	Arcos de las venas secundarias delgados		Células epidérmicas solo con paredes anticlinales rectas	Traqueidas terminales con punteaduras escalariformes o reticuladas	
	Mesofilo dorsiventral	Traqueidas terminales con punteaduras escalariformes		Tres tipos de estomas, incluyendo anomocíticos	Venación última marginal formando arcos, pero incompleta en algunas zonas	
		Venación última marginal incompleta		Cristales en el mesofilo		
		Vainas de la vena principal con extensiones hacia la cara abaxial				
		Foliolos oblicuamente lanceolados	Vénulas de las areolas una o dos veces ramificadas		Epidermis con pliegues cuticulares sobre la vena principal	Sin ningún carácter particular
			Depósitos orgánicos solo en el parénquima en empalizada			

7.1.4 Correspondencia entre variables

El análisis de correspondencia canónica (CCA) explica el 57.7% de la varianza en sus dos primeros ejes y agrupó a *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa*, *M. biuncifera*, *M. monancistra* y *M. similis* (Fig. 9).

Las características morfoanatómicas de los folíolos de *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa* y *M. biuncifera* están asociadas positivamente con el hábito, la altitud y la isothermalidad, mientras que las características de *M. monancistra* y *M. similis* se corresponden positivamente con la radiación solar, y con la oscilación anual y diurna de la temperatura; por otro lado, las características de estas cuatro especies se asocian de forma negativa con las variables de temperatura y precipitación promedio y máximas.

Las características morfoanatómicas de los folíolos de *M. benthamii* var. *benthamii* se asocian de forma positiva con el hábito y el número cromosómico y, de forma negativa con la estacionalidad de la precipitación y de la temperatura. En el caso de *M. affinis* sus características se corresponden positivamente con las temperaturas promedio y máxima y, de forma negativa con el hábito, mientras que en *M. pigra* var. *pigra*, sus características se asocian de forma positiva con la temperatura y las precipitaciones promedio y máximas y, de forma negativa con la altitud y la isothermalidad.

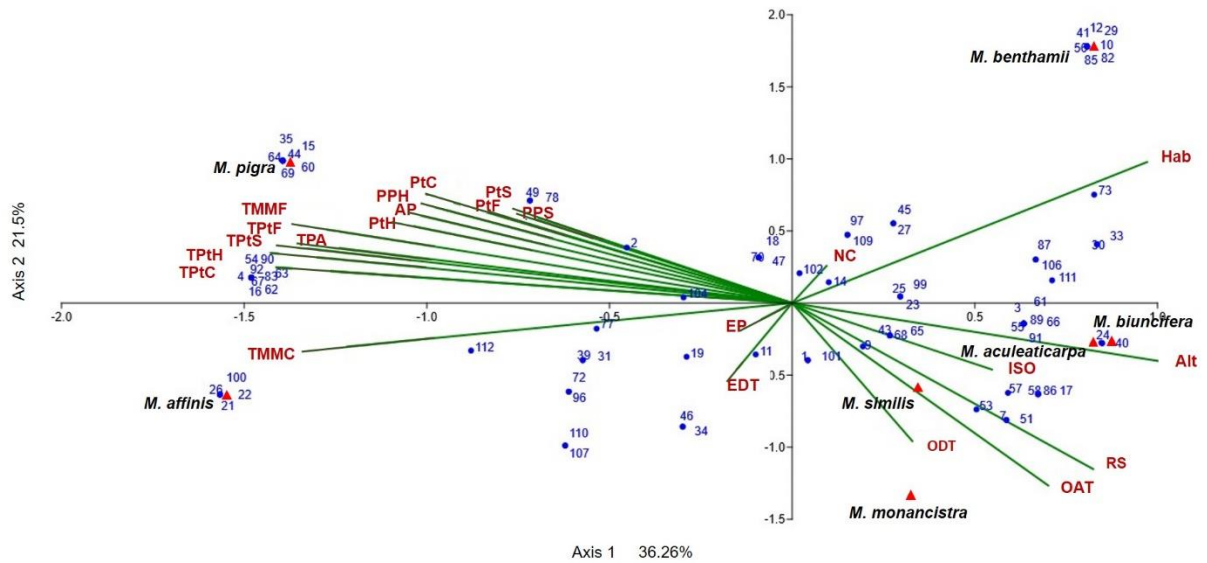


Figura 9. Análisis de correspondencia canónica (CCA) mostrando la relación entre las características morfoanatómicas de los folíolos de las siete especies de *Mimosa* (ver lista en Anexo 1) y las variables bioclimáticas (abreviaturas en Cuadro 3).

7.2 Densidad e índice estomáticos de siete especies de *Mimosa*

7.2.1 Densidad estomática y densidad de las células epidérmicas

Las especies difieren en sus densidades estomáticas y, en el caso de *M. affinis*, también entre las superficies de sus folíolos ($F = 2.29$, $p = 0.048$). En todas las especies la densidad estomática más alta se presenta en la superficie abaxial de los folíolos (Anexo 2).

Los resultados indican que en la superficie adaxial de los folíolos *M. pigra* var. *pigra* presenta la mayor densidad estomática, por lo que difiere de la mayoría de las especies, excepto de *M. monancistra* y *M. similis*; por su lado, *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa* difiere también de *M. monancistra*. Respecto a la superficie abaxial, *M. pigra* var. *pigra* presenta la mayor densidad estomática y difiere del resto de las especies, excepto de *M. affinis*. Por su parte, *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa* presenta la densidad estomática más baja y se distingue además de *M. affinis*. Cabe señalar que, entre el resto de las especies no existen diferencias estadísticamente significativas (Fig. 10).

Las especies también presentan diferencias en la densidad de células epidérmicas ($F = 115.9$, $p < 0.000$) y se pueden distinguir dos grupos de especies considerando a la superficie adaxial y tres grupos considerando a la superficie abaxial, aunque sin diferencias significativas entre ambas superficies (Anexo 3).

Los datos muestran que *M. benthamii* var. *benthamii* presenta la mayor densidad de células epidérmicas en ambas superficies del folíolo, lo que la hace diferente de las otras seis especies. Por otro lado, *M. affinis* presenta la menor densidad de células epidérmicas en ambas superficies (Fig. 11).

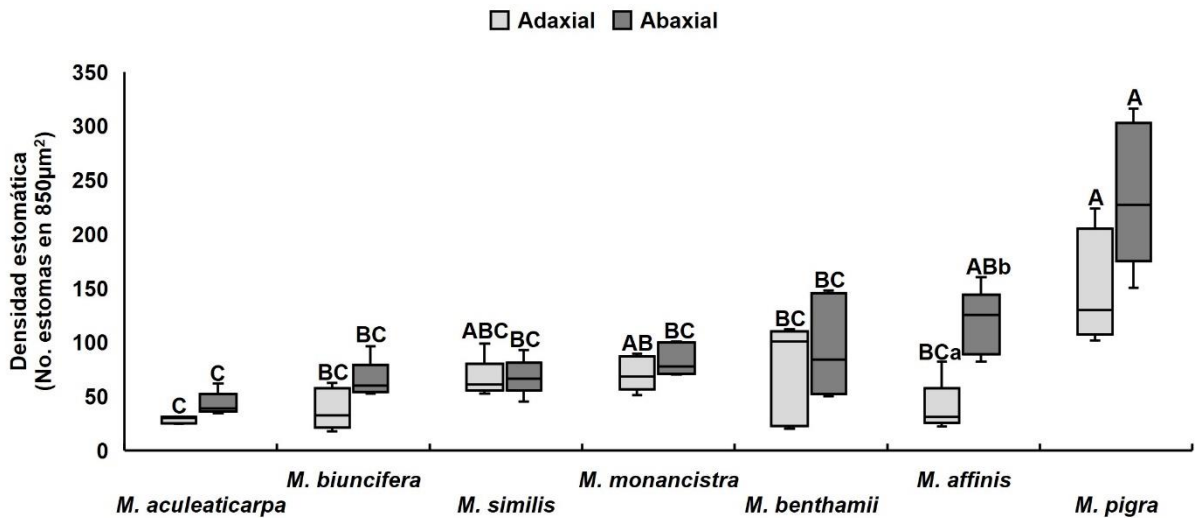


Figura 10. Densidad estomática registrada en las siete especies de *Mimosa* estudiadas. Letras diferentes indican diferencias significativas, mayúsculas entre las especies, minúsculas entre las superficies ($p < 0.05$).

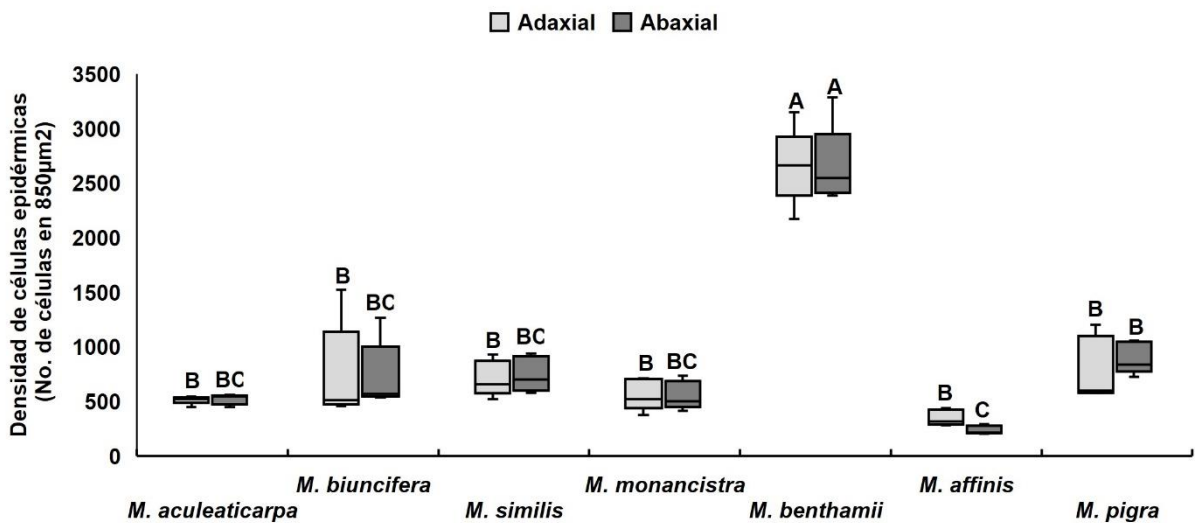


Figura 11. Densidad de las células epidérmicas registrada en las siete especies de *Mimosa* estudiadas. Letras diferentes indican diferencias significativas entre las especies ($p < 0.05$).

7.2.2 Índice estomático

Las especies estudiadas presentan diferencias significativas entre ellas y, en el caso de *M. affinis*, entre las superficies de los folíolos ($F = 11.68, p < 0.000$).

En la cara adaxial, el índice estomático de *M. pigra* var. *pigra* es el más alto y difiere del de *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa*, *M. benthamii* var. *benthamii* y *M. biuncifera*. Por otro lado, el índice de *M. monancistra* solo difiere del de *M. benthamii* var. *benthamii*. Entre *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa*, *M. affinis*, *M. benthamii* var. *benthamii*, *M. biuncifera* y *M. similis* no existen diferencias significativas. En la cara abaxial, *M. affinis* se distingue del resto de las especies por tener el índice estomático más alto, también, *M. pigra* var. *pigra* es diferente a las demás especies, excepto de *M. monancistra*; otra diferencia se observa entre *M. benthamii* var. *benthamii* y *M. monancistra*; el resto de las especies no difieren significativamente (Fig. 12).

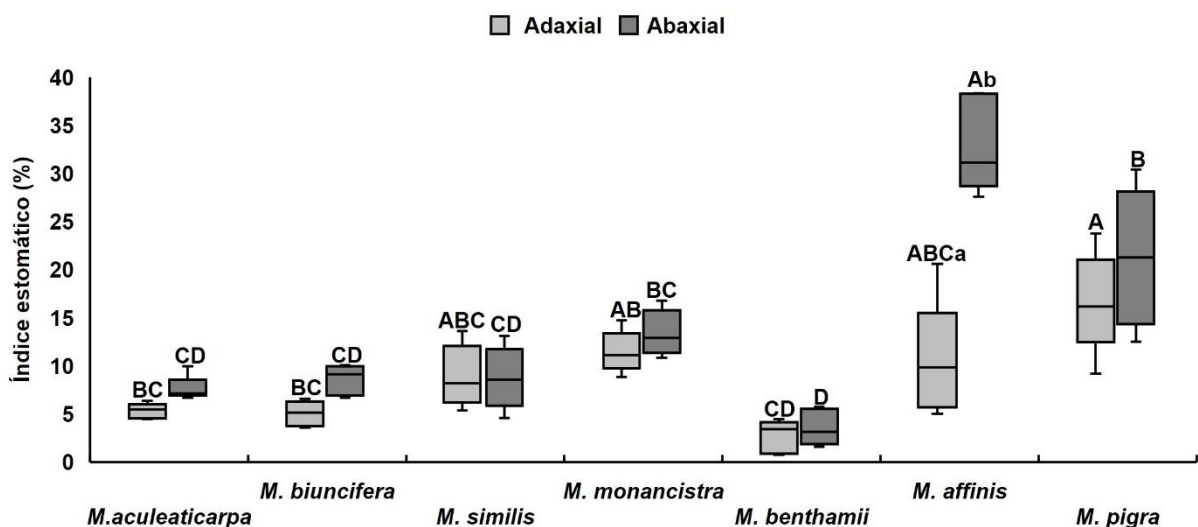


Figura 12. Índice estomático registrado en las siete especies de *Mimosa* estudiadas. Letras diferentes indican diferencias significativas, mayúsculas entre las especies, minúsculas entre las superficies ($p < 0.05$).

7.2.3 Longitud de las células oclusivas

La longitud de las células oclusivas de los estomas presentó diferencias estadísticamente significativas entre las especies, pero no entre las superficies del folíolo ($F = 63.03, p < 0.000$).

Mimosa aculeaticarpa var. *aculeaticarpa* y *M. biuncifera* presentan los estomas con las células oclusivas de mayor longitud, lo que las distingue de las otras cinco especies. Mientras que, *M. benthamii* var. *benthamii* y *M. pigra* var. *pigra* presentan los estomas con las células oclusivas más cortas, lo que las diferencian de las otras especies, excepto de *M. affinis*; entre esta última y *M. similis* tampoco existen diferencias en la longitud de sus células oclusivas, ni entre *M. monancistra* y *M. similis* (Anexo 4; Fig. 13).

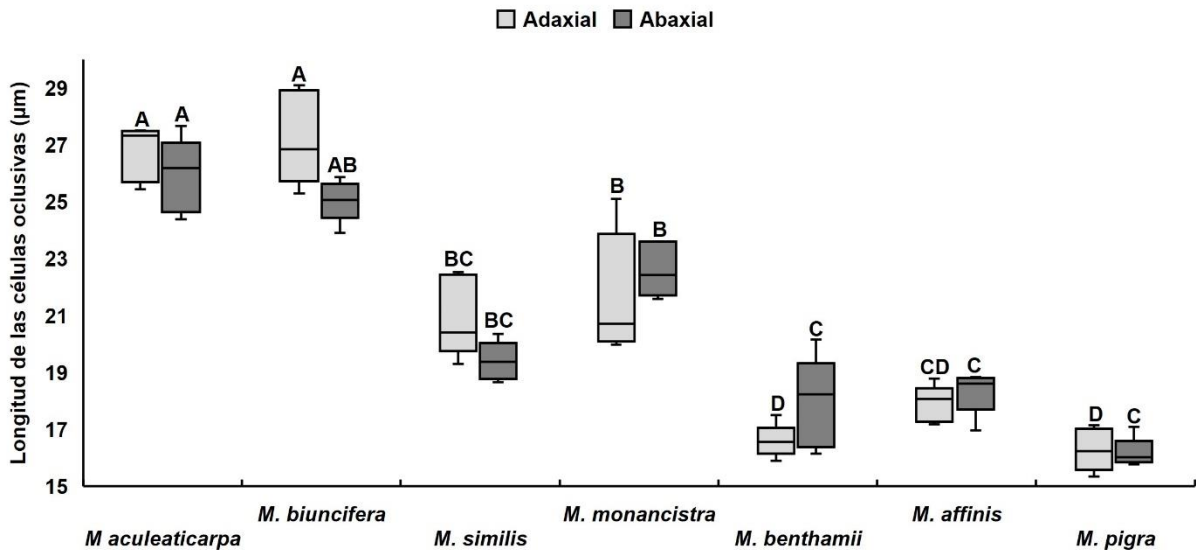


Figura 13. Longitud de las células guarda registrada en las siete especies de *Mimosa* estudiadas. Letras diferentes indican diferencias significativas, mayúsculas entre las especies, minúsculas entre las superficies ($p < 0.05$).

7.2.4 Correspondencia entre variables

El análisis de correspondencia canónica (CCA) explica el 97.1% de la varianza en sus dos primeros ejes y la prueba de permutación arrojó un valor de $p = 0.0169$.

El CCA muestra cercanas a las especies que se distribuyen en el altiplano mexicano (*M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa*, *M. biuncifera*, *M. monancistra* y *M. similis*); el resto de las especies no se agruparon (Fig. 14).

Por otro lado, los valores de densidad estomática, densidad de células epidérmicas, longitud de las células oclusivas e índice estomático de *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa* y *M. biuncifera* se asociaron con la altitud, la radiación solar, la oscilación diurna de la temperatura, la isothermalidad y la oscilación anual de la temperatura. Mientras que, en *M. affinis*, *M. monancistra* y *M. similis* se correlacionaron con la temperatura máxima del mes más cálido y la estacionalidad de la precipitación. En *M. benthamii* var. *benthamii* con la altitud y el hábito, y los de *M. pigra* var. *pigra* con las variables de temperatura y precipitación.

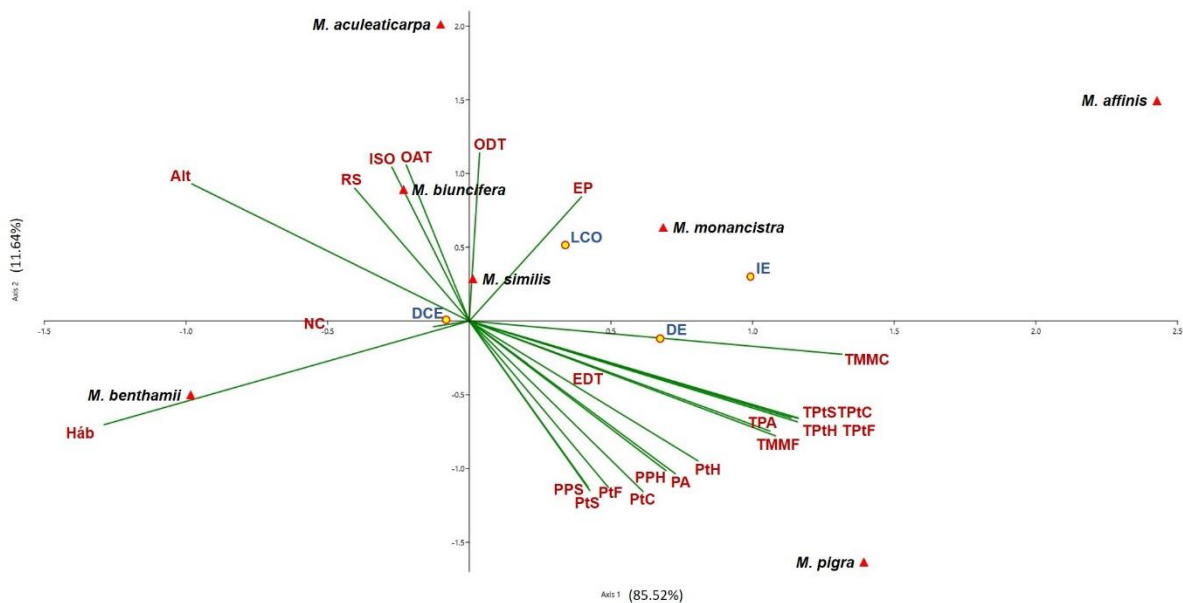


Figura 14. Análisis de correspondencia canónica (CCA) mostrando las relaciones entre las variables bioclimáticas (abreviaturas en Cuadro 3) y las características estomáticas de las siete especies de *Mimosa*. DE = densidad estomática; DCE = densidad de células epidérmicas; IE = índice estomático; LCO = longitud de las células oclusivas.

7.3 Características de las semillas y morfoanatomía de las raíces en plantas jóvenes de *Mimosa*

7.3.1 Caracterización de las semillas

Se observaron diferencias en la forma, el peso ($H = 764.5$, $p < 0.000$) (obteniéndose cuatro grupos de especies), la anchura ($H = 746.1$, $p < 0.000$) (siete grupos), el grosor ($H = 899.8$, $p < 0.000$) (cinco grupos) y la longitud ($H = 1091.4$, $p < 0.000$) (cinco grupos) de las semillas en las siete especies estudiadas (Cuadro 7). La mayoría de las especies presentan semillas ovadas, excepto *M. pigra* var. *pigra*, cuyas semillas son oblongas; *M. benthamii* var. *benthamii* y *M. monancistra* tienen, además de las ovadas, semillas orbiculares.

7.3.2 Morfología de la raíz principal

Todas las especies estudiadas presentan un sistema radical axonomorfo o pivotante (Fig. 15). La primera raíz lateral generalmente no se desarrolla, permanece corta, puede degenerar y no ramifica como otras raíces laterales ubicadas más cerca del ápice del sistema radical; la segunda ramificación de la raíz principal, tiene una longitud mayor, puede ramificarse o no y por debajo de ella, aparecen raíces laterales más jóvenes.

Se registraron diferencias en la longitud de la raíz principal ($H = 15.39$, $p = 0.017$) obteniéndose cinco grupos de especies; siendo *M. similis* la que presenta las raíces más largas y *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa* las más cortas. Respecto al diámetro debajo del cuello ($F = 1.15$, $p = 0.38$) y la distancia entre la base del cuello y la segunda raíz lateral ($F = 1.94$, $p = 0.1$) no se observaron diferencias entre las especies (Cuadro 8).

La mayoría de las correlaciones entre las características morfométricas de las semillas y las morfológicas de la raíz principal fueron débiles y, en ningún caso fue estadísticamente significativa (Cuadro 9).

Cuadro 7. Características morfométricas de las semillas en las siete especies de *Mimosa* estudiadas. Se presentan los promedios, el signo \pm indica la desviación estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas entre las especies ($p < 0.05$).

Especies	Forma	Peso (g)	Anchura (mm)	Grosor (mm)	Longitud (mm)
<i>M. aculeaticarpa</i> var. <i>aculeaticarpa</i>	Ovada	0.0086 \pm 0.001 ^{DE}	2.69 \pm 0.173 ^C	1.2 \pm 0.095 ^F	3.93 \pm 0.240 ^B
<i>M. affinis</i>	Ovada	0.0084 \pm 0.002 ^E	2.61 \pm 0.181 ^D	1.25 \pm 0.228 ^E	3.36 \pm 0.263 ^C
<i>M. benthamii</i> var. <i>benthamii</i>	Ovada u orbicular	0.0114 \pm 0.002 ^C	2.88 \pm 0.230 ^A	1.9 \pm 0.2 ^A	3.14 \pm 0.252 ^D
<i>M. biuncifera</i>	Ovada	0.0091 \pm 0.002 ^D	2.18 \pm 0.292 ^G	1.2 \pm 0.247 ^{EF}	3.88 \pm 0.458 ^B
<i>M. monancistra</i>	Ovada u orbicular	0.0127 \pm 0.002 ^B	2.80 \pm 0.282 ^B	1.72 \pm 0.184 ^B	3.06 \pm 0.237 ^D
<i>M. pigra</i> var. <i>pigra</i>	Oblonga	0.0169 \pm 0.002 ^A	2.43 \pm 0.189 ^E	1.38 \pm 0.153 ^D	5.58 \pm 0.339 ^A
<i>M. similis</i>	Ovada	0.0086 \pm 0.002 ^{DE}	2.34 \pm 0.245 ^F	1.47 \pm 0.174 ^C	2.91 \pm 0.254 ^E
Especie GL = 6		H = 764.5	H = 746.1*	H = 899.8*	H = 1091.4*

*Resultados de las pruebas Kruskal-Wallis del análisis de las características de las semillas en las especies de *Mimosa* estudiadas. GL = grados de libertad, ns = no significativo, * $p < 0.000$

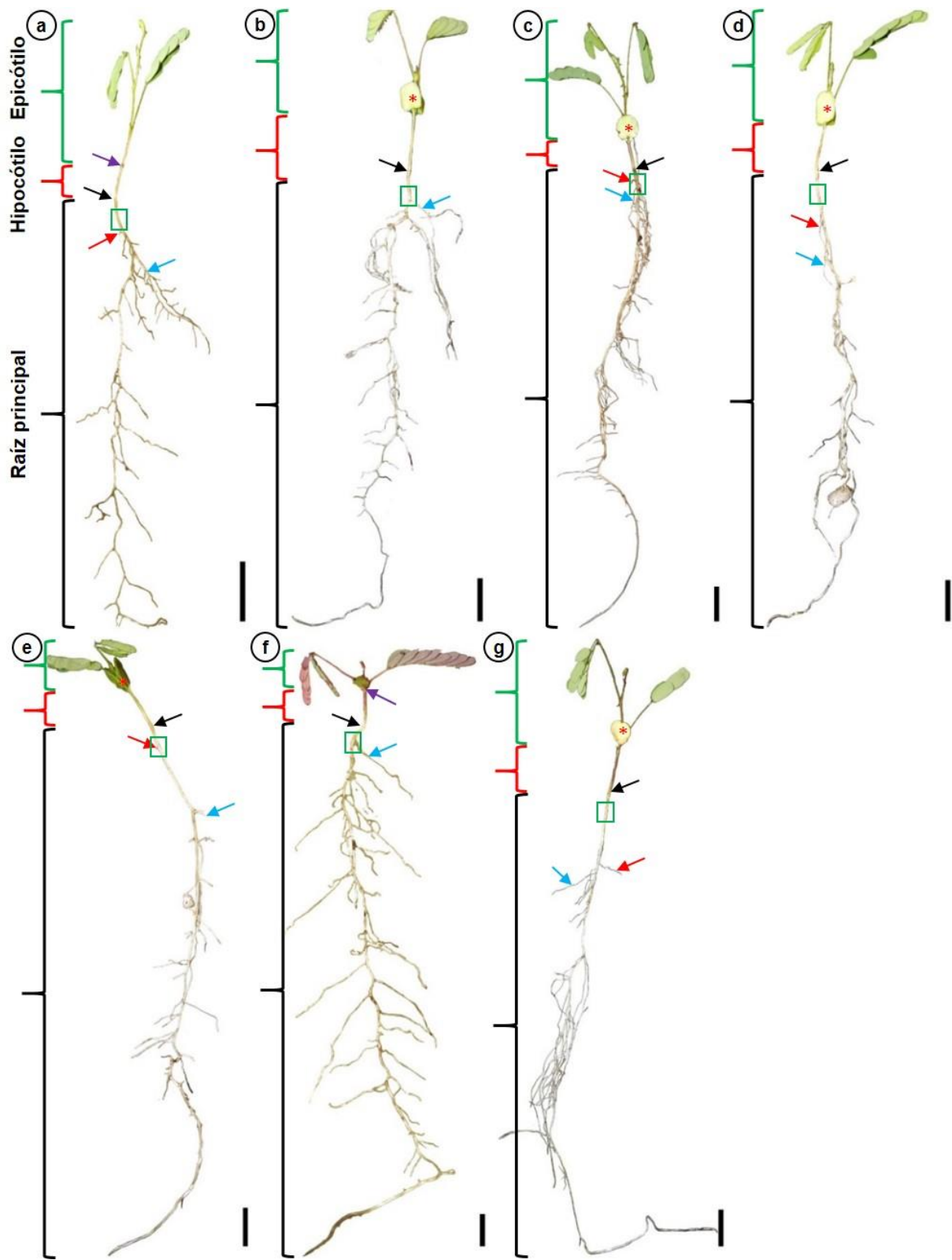


Figura 15. Sistema radical axonomorfo en plantas de 25 días de edad de las siete especies de *Mimosa* estudiadas. a. *Mimosa aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa*; b. *M. affinis*; c. *M. benthamii* var. *benthamii*; d. *M. biuncifera*; e. *M. monancistra*; f. *M. pigra* var. *pigra*; g. *M. similis*. asteriscos = cotiledones; cuadro verde = zona de donde se obtuvieron los cortes del estudio anatómico; flecha azul = segunda raíz lateral; flecha negra = cuello; flecha morada = cicatriz de los cotiledones; flecha roja = primera raíz lateral. Escala = 1 cm.

Cuadro 8. Características morfoanatómicas de la raíz principal en las siete especies de *Mimosa* estudiadas. Se presentan los promedios, el signo \pm indica la desviación estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas entre las especies ($p < 0.05$).

Especies	Longitud de la raíz (cm)	Diámetro debajo de la región del cuello (mm)	Distancia de la base del cuello a la segunda raíz lateral (mm)	Grosor de la epidermis (μm)	Grosor de la corteza primaria (μm)	Área del cilindro vascular con los tejidos secundarios (μm^2)
<i>M. aculeaticarpa</i> var. <i>aculeaticarpa</i>	11.4 \pm 2.19 ^C	0.6 \pm 0.09 ^A	10.1 \pm 4.56 ^A	12.1 \pm 1.99 ^A	78.9 \pm 16.7 ^A	94484 \pm 32344 ^A
<i>M. affinis</i>	16.2 \pm 1.4 ^{AB}	0.54 \pm 0.06 ^A	6.6 \pm 4 ^A	13.7 \pm 1.48 ^A	76.2 \pm 7.1 ^A	109560 \pm 5221 ^A
<i>M. benthamii</i> var. <i>benthamii</i>	15.4 \pm 1.28 ^{ABC}	0.63 \pm 0.17 ^A	12.2 \pm 6.5 ^A	11.79 \pm 2 ^A	106.1 \pm 12.9 ^A	155923 \pm 15044 ^A
<i>M. biuncifera</i>	14.4 \pm 3.19 ^{BC}	0.62 \pm 0.1 ^A	16.2 \pm 6.4 ^A	11.9 \pm 1.7 ^A	85.69 \pm 19.1 ^A	111899 \pm 36639 ^A
<i>M. monancistra</i>	16.3 \pm 1.1 ^{AB}	0.63 \pm 0.04 ^A	13.4 \pm 8.7 ^A	13.2 \pm 3.1 ^A	96.93 \pm 8.4 ^A	114401 \pm 38168 ^A
<i>M. pigra</i> var. <i>pigra</i>	18. \pm 2.9 ^{AB}	0.73 \pm 0.03 ^A	6.62 \pm 2.9 ^A	12.69 \pm 3.9 ^A	87.75 \pm 9.99 ^A	182138 \pm 23167 ^A
<i>M. similis</i>	19.5 \pm 3.98 ^A	0.59 \pm 0.07 ^A	10.9 \pm 3.8 ^A	12.36 \pm 2 ^A	147.8 \pm 80.7 ^A	125853 \pm 58267 ^A
Especie GL = 6	H = 15.3905	F = 1.1502 ^{ns}	F = 1.9465 ^{ns}	F = 0.2425 ^{ns}	H = 8.6926 ^{ns}	F = 4.40 ^{ns}

*Resultados de las pruebas ANOVA y las pruebas Kruskal-Wallis del análisis de las características de la raíz registradas en las especies de *Mimosa* estudiadas. GL = grados de libertad, ns = no significativo, * $p < 0.05$

7.3.3 Anatomía de la raíz principal

La raíz principal de todas las especies estudiadas presenta tejidos tanto de origen primario como secundario (Fig. 16). En plano transversal, el contorno puede ser circular como en *M. affinis*, *M. benthamii* var. *benthamii* y *M. similis* o cuadrangular como en el resto de las especies. En cuanto al grosor de la epidermis de la raíz principal (grosor de las células en sentido radial) ($F = 0.24$, $p = 0.95$) y de la corteza primaria ($H = 8.69$, $p = 0.19$), así como al área del cilindro central con los tejidos secundarios ($F = 4.40$, $p = 0.064$), no se observaron diferencias estadísticas entre las especies (Cuadro 8).

La raíz principal de todas las especies presenta epidermis uniseriada, que carece de contenidos orgánicos (Fig. 17a, b), debido a la zona de la cual se obtuvieron los cortes no se observaron pelos radiculares. La corteza primaria está conformada por dos a cinco capas de parénquima (Fig. 17b, c), excepto en *M. similis*, que presenta hasta siete capas. Cabe señalar que, en esta parte de la raíz todas las especies presentan espacios intercelulares y las células no tienen contenidos orgánicos, además, en todas las especies se observa el inicio del colapso de la corteza primaria en algunas zonas de la raíz (Fig. 16).

La endodermis de la raíz principal está conformada por una capa de células de forma rectangular que puede permanecer íntegra o estar completamente colapsada, en el primer caso se observa que la pared periclinal externa tiene forma cóncava (Fig. 17d, e; Fig. 18b, c); esta capa de células reacciona tornándose de color rosado en presencia de Sudan IV (Fig. 17f, g).

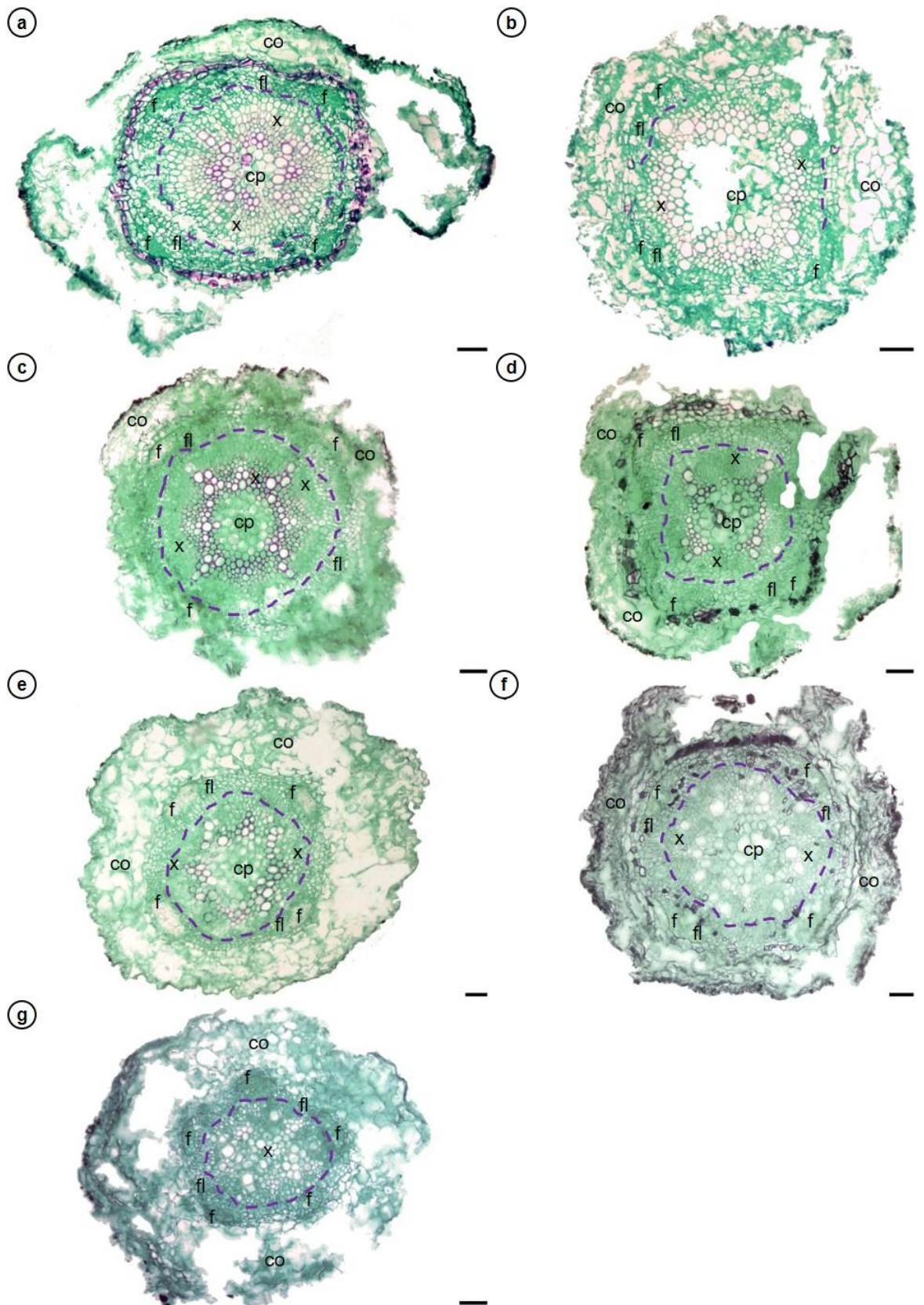


Figura 16. Cortes transversales de la raíz en las siete especies de *Mimosa* estudiadas mostrando la disposición de los tejidos internos. a. *Mimosa aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa*; b. *M. affinis*; c. *M. benthamii* var. *benthamii*; d. *M. biuncifera*; e. *M. monancistra*; f. *M. pigra* var. *pigra*; g. *M. similis*. co = corteza primaria; cp = centro parenquimatoso; fl = floema; f = fibras; x = xilema. Línea punteada = cambium vascular. Escala = 50 μ m.

La peridermis de la raíz principal se encuentra en sus primeras etapas de desarrollo (Fig. 17d, e; Fig. 18 a-d). El número de capas que la compone es variable entre las especies, con dos a cinco estratos de células de felema dispuestas radialmente; solo en *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa*, *M. biuncifera* y *M. pigra* var. *pigra* las paredes de las células más externas, así como sus contenidos orgánicos, se tiñen de color oscuro con safranina O (Fig. 17d, e, h; Fig. 18b, g, l). Cabe resaltar que, la peridermis de *M. similis* presenta cristales prismáticos (Fig. 18d), y que la capa más interna en todas las especies tiene paredes delgadas, lo que se interpreta como la presencia de una felodermis uniseriada. Debido al estado de desarrollo de las raíces el felógeno no es completamente distinguible, aunque se pueden observar diferentes células en división ubicadas entre las células bien diferenciadas del felema y la felodermis.

En plano transversal, el cilindro vascular tiene forma cuadrangular, excepto en *M. benthamii* var. *benthamii* que también lo presenta circular. Todas las especies, por dentro de la peridermis y alternos a los polos de xilema primario, presentan cuatro casquetes de fibras (cuatro o cinco en *M. similis*) (Fig. 16), éstas tienen una pared gruesa y el lumen casi completamente cerrado (Fig. 17h, i).

El floema primario se localiza adyacente a los cuatro (o cinco en *M. similis*) casquetes de fibras y está generalmente colapsado. El floema secundario, se observa subyacente a la peridermis (Fig. 18e, f, h). En el cilindro vascular puede ocupar entre el 22-23% del área de éste en *M. pigra* var. *pigra* y el 33-48 % en *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa*; sin embargo,

no se observaron diferencias estadísticas entre las especies ($F = 0.72$, $p = 0.63$) (Cuadro 10). Cabe mencionar, que el floema secundario de *M. benthamii* var. *benthamii* presenta cristales prismáticos (Fig. 18f). Además, en la mayoría de las especies se distinguen fibras de pared delgada (Fig. 17h; Fig. 18g, h), las cuales son escasas en *M. monancistra* y *M. similis*, y están ausentes en *M. affinis*.

La región cambial de la raíz principal está presente en todas las especies y se aprecian nuevas células de xilema y floema; el número de capas que la conforman es de dos a tres, sólo en *M. biuncifera* y *M. pigra* var. *pigra* se observan hasta cuatro capas. En el cilindro vascular la región cambial ocupa entre un 10 % en *M. affinis* y un 17-26 % del área total del cilindro en *M. biuncifera*, observándose diferencias estadísticas entre las especies *M. affinis* y *M. pigra* var. *pigra* ($F = 4.20$, $p = 0.014$) y dos grupos de especies (Cuadro 10).

En la raíz se distingue la disposición tetra y pentarca del crecimiento primario de las raíces (Fig. 16a-f; Fig. 17j, k), sólo en *M. similis* se observan raíces tetra y pentarcas (Fig. 16g; Fig. 17l); el xilema primario se observa interno al xilema secundario y muestra un desarrollo centrípeto. En cuanto al xilema secundario, los vasos se observan principalmente en la zona opuesta a los casquetes de fibras y están solitarios, en pares o en hileras radiales (Fig. 16a-g). El xilema (primario y secundario) ocupa entre el 33 y el 53% en *M. biuncifera* y hasta el 55% del área total del cilindro vascular en *M. monancistra* y *M. similis*; sin embargo, no se observan diferencias estadísticas entre las especies ($F = 1.53$, $p = 0.24$) (Cuadro 10). Al igual que en el floema, se observan fibras de pared delgada (Fig. 18g-i), éstas están ausentes en *M. affinis*. En todas las especies, el contorno de los vasos es circular, sólo en *M. pigra* var. *pigra* también se observan vasos de contorno angulado (Fig. 18i).

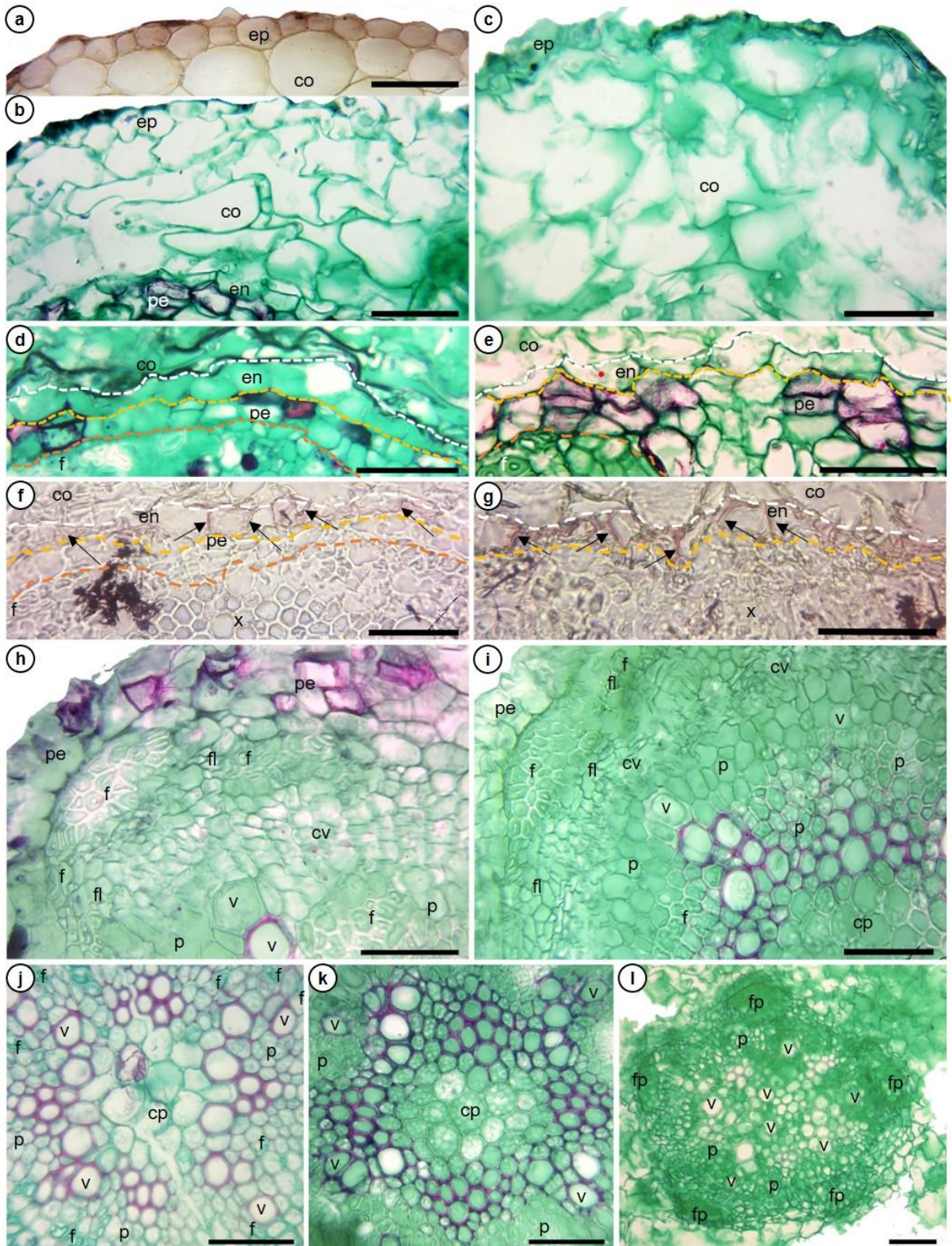


Figura 17. Características anatómicas registradas en los cortes transversales de las raíces principales en las siete especies estudiadas. a. Epidermis uniseriada de *M. benthamii* var. *benthamii*; b. Corteza primaria de *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa*; c. Corteza primaria de *M. monancistra*. d. Endodermis en *M. pigra* var. *pigra*; e. Endodermis en *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa*. f. Endodermis observada mediante el uso de Sudan IV en *M. affinis* y en g. *M. similis*. h. Casquetes de fibras en *M. biuncifera*; i. Fibras en *M. benthamii* var. *benthamii*. j. Cilindro vascular con cuatro polos de xilema primario en *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa*; k. Centro parenquimatoso de la raíz con gránulos de almidón y cilindro vascular con cuatro polos de xilema primario en *M. benthamii* var. *benthamii*. l. Cilindro vascular con cinco polos de xilema primario en *M. similis*. co = corteza primaria; cp = centro parenquimatoso; cv = cambium vascular; en = endodermis; ep = epidermis; f = fibras; fl = floema; p = parénquima; pe = peridermis; v = vaso; flechas negras = engrosamientos de la endodermis. Escala = 50 μ m.

Cuadro 9. Cuadro de correlaciones entre las características morfométricas de las semillas y las características de la raíz de siete especies de *Mimosa*. Debajo de la diagonal se ubica el valor de la correlación, por arriba de la diagonal la significancia ($p < 0.05$).

	Longitud de la semilla	Anchura de la semilla	Grosor de la semilla	Peso de la semilla	Longitud de la raíz	Diámetro debajo del cuello	Distancia de la base del cuello a la segunda raíz lateral
Longitud de la semilla		0.713	0.138	0.526	0.353	0.950	0.444
Anchura de la semilla	-0.178		0.266	0.594	0.661	0.888	0.963
Grosor de la semilla	-0.642	0.5		0.374	0.217	0.40	0.594
Peso de la semilla	0.285	0.25	0.392		0.747	0.357	0.471
Longitud de la raíz	-0.428	-0.214	0.535	0.142		0.053	0.661
Diámetro debajo del cuello	-0.036	-0.072	0.378	0.414	0.774		0.537
Distancia de la base del cuello a la segunda raíz lateral	-0.357	-0.035	0.25	0.321	-0.214	-0.288	

En el xilema secundario se observa abundante parénquima axial, sin que se exista algún patrón de asociación con los vasos (Fig. 18g, h, i), el parénquima es distinguible de las fibras de pared delgada, ya que sus células tienen paredes de grosor uniforme que no se desprenden. En *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa*, *M. benthamii* var. *benthamii* y *M. pigra* var. *pigra*, el parénquima cercano al centro de la raíz contiene gránulos de almidón (Fig. 18j, k); los cuales son escasos en *M. biuncifera*, *M. monancistra* y *M. similis* y están prácticamente ausentes en *M. affinis* (Fig. 18l).

En todas las especies, el centro de las raíces principales está ocupado por tejido parenquimatoso (Fig. 16a-f) y las células también contienen gránulos de almidón (Fig. 17j, k). Este tejido ocupa entre el tres y el nueve por ciento en *M. benthamii* var. *benthamii* y el 11-26% del área total del cilindro vascular en *M. pigra* var. *pigra*; observándose diferencias estadísticas entre las especies ($F = 5.6425$, $p = 0.00443$) y dos grupos de especies, donde *M. pigra* var. *pigra* difiere de *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa*, *M. biuncifera* y *M. monancistra* (Cuadro 10). En algunos individuos de *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa*, *M. benthamii* var. *benthamii*, *M. biuncifera*, *M. monancistra* y *M. similis* el centro de la raíz presenta células xilemáticas de origen primario y algunas de las células del centro de la raíz, las que se encuentran más alejadas del centro de la raíz comienzan a lignificarse (Fig. 17k)

Cuadro 10. Área y porcentaje que ocupa cada uno de los tejidos que conforman el cilindro vascular de la raíz principal. Se presentan los promedios, el signo \pm indica la desviación estándar. % = Porcentaje del área total del cilindro vascular que puede ocupar cada tejido. Letras diferentes indican diferencias significativas entre las especies ($p < 0.05$).

Especies	Área ocupada por el floema 2° (μm^2)	%	Área ocupada por la región cambial (μm^2)	%	Área ocupada por el xilema 2° (μm^2)	%	Área ocupada por el centro parenquimatoso (μm^2)	%
<i>M. aculeaticarpa</i> var. <i>aculeaticarpa</i>	38849 \pm 4250 ^A	33-48%	11537 \pm 4779 ^{AB}	11-13%	42343 \pm 20487 ^A	40-50%	1753 \pm 3038 ^B	4%
<i>M. affinis</i>	31737 \pm 3321 ^A	25-32%	3724 \pm 6450 ^B	10%	51015 \pm 113 ^A	45-49%	23083 \pm 316 ^{AB}	20-22%
<i>M. benthamii</i> var. <i>benthamii</i>	48510 \pm 3742 ^A	28-35%	26743 \pm 4126 ^{AB}	16-18%	71036 \pm 7063 ^A	45-46%	9633 \pm 7598 ^{AB}	3-9%
<i>M. biuncifera</i>	36245 \pm 15767 ^A	27-39%	22415 \pm 3855 ^{AB}	17-26%	47217 \pm 21602 ^A	33-53%	6020 \pm 7405 ^B	5-11%
<i>M. monancistra</i>	33766 \pm 10250 ^A	25-33%	16021 \pm 6599 ^{AB}	13-16%	56376 \pm 18760 ^A	41-55%	8235 \pm 9135 ^B	5-14%
<i>M. pigra</i> var. <i>pigra</i>	41167 \pm 5971 ^A	22-23%	29762 \pm 9459 ^A	12-19%	77942 \pm 8966 ^A	41-49%	33266 \pm 12893 ^A	11-26%
<i>M. similis</i>	33905 \pm 16806 ^A	23-30%	19705 \pm 11642 ^{AB}	11-17%	60750 \pm 25064 ^A	46-55%	11491 \pm 8423 ^{AB}	4-15%
Especie GL = 6	F = 0.72 ^{ns}		F = 4.20		F = 1.53 ^{ns}		F = 5.64*	

*Resultados de las pruebas ANOVA y las pruebas Kruskal-Wallis del análisis de las características de la raíz registradas en las especies de *Mimosa* estudiadas. . GL = grados de libertad, ns = no significativo, * $p < 0.05$

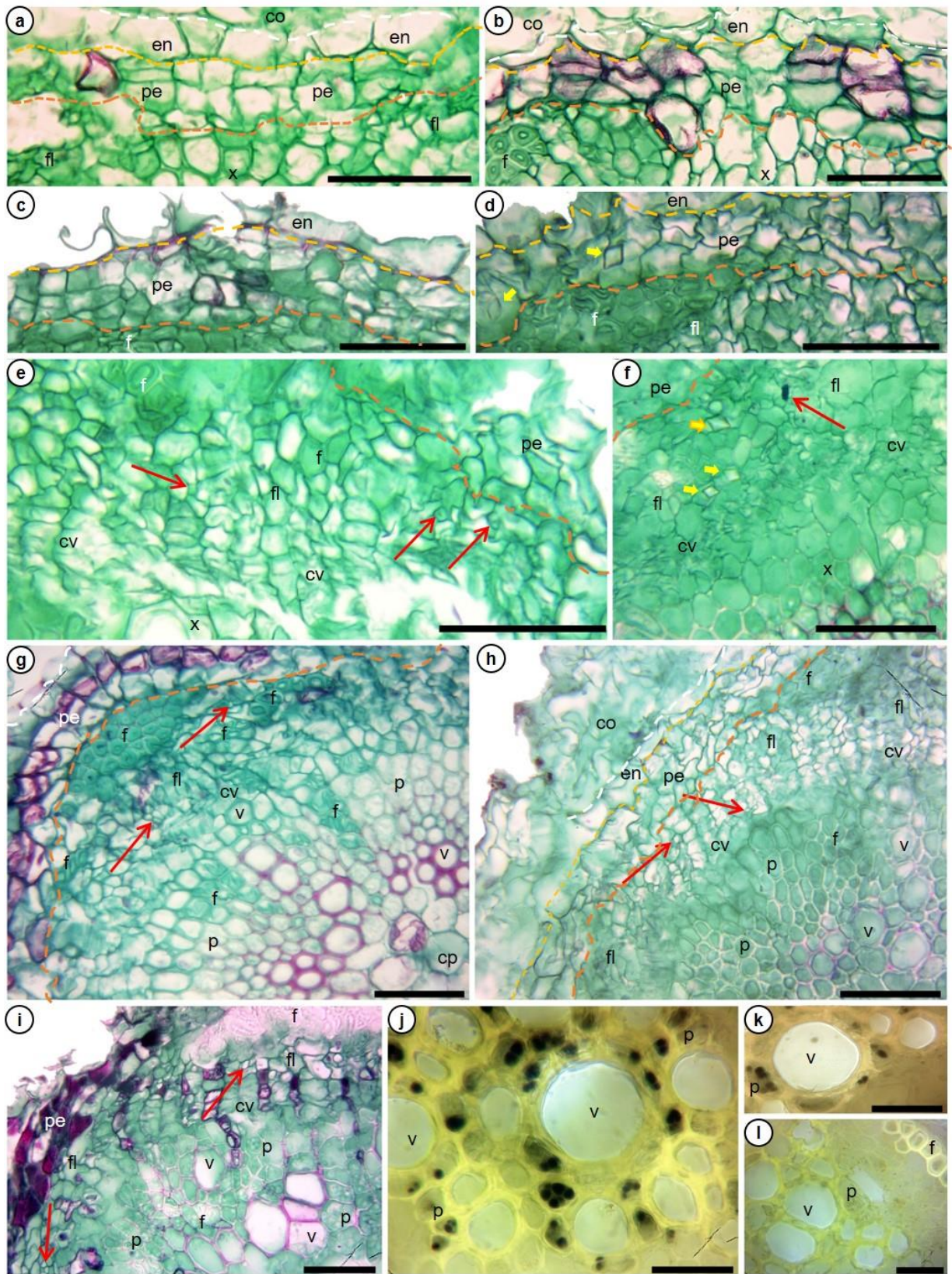


Figura 18. Características anatómicas registradas en los cortes transversales de las raíces en las siete especies estudiadas. Peridermis en sus primeras etapas de desarrollo en a. *M. affinis*, b. *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa*, c. *M. benthamii* var. *benthamii* y d. *M. similis*, nótese la tinción de las paredes celulares en *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa* y los cristales prismáticos en *M. similis*. Floema secundario en e. *M. monancistra*, f. *M. benthamii* var. *benthamii*, g. *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa* y h. *M. similis*, nótese los cristales prismáticos en el floema de *M. benthamii* var. *benthamii* y las fibras en el floema y el xilema de *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa*. Vasos con contorno angulado en el xilema de i. *M. pigra* var. *pigra*. Gránulos de almidón en el parénquima de la raíz de j. *M. benthamii* var. *benthamii* y k. *M. biuncifera*. Parénquima de l. *M. affinis*, sin gránulos de almidón; co = corteza primaria; cp = centro parenquimatoso; cv = cambium vascular; en = endodermis; f = fibras; fl = floema; p = parénquima; pe = peridermis; v = vasos; x = xilema; flechas rojas = elementos de tubo criboso; flechas amarillas = cristales. Escala: a-i = 50 μm , j-l = 25 μm .

8. DISCUSIÓN

8.1 Implicaciones taxonómicas de la morfoanatomía de los folíolos de *Mimosa*

Los resultados muestran que las especies estudiadas tienen características morfoanatómicas exclusivas y otras compartidas, lo que sugiere que su utilidad para agrupar a las especies y su relevancia taxonómica dependen de la categoría taxonómica en que sean analizados. De tal forma que, el análisis de similitud mostró que las especies estudiadas se congregan en dos grupos, uno que contiene a *M. affinis*, de *M. sect. Mimosa* y a *M. pigra* var. *pigra* de *M. sect. Habbasia*. El segundo grupo contiene solo a las especies de *M. sect. Batocaulon*, y se divide en dos subgrupos: el primero coincide con *M. serie Boreales* (*M. monancistra* y *M. similis*); el segundo contiene a *M. benthamii* var. *benthamii* de *M. serie Distachyae* Barneby y a *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa* y *M. biuncifera*, ambas pertenecientes a *M. serie Acanthocarpae* (Fig. 8), este agrupamiento concuerda con la clasificación de Barneby (1991); sin embargo, el muestreo de especies por serie aún es bajo debido al número de series y el tamaño total del género.

Las características morfológicas de los folíolos de las especies estudiadas coinciden en su mayoría con lo reportado por Barneby (1991), Grether (1997), Martínez-Bernal y Grether (2006), Grether et al. (2007) y Martínez-Bernal et al. (2008). El análisis de la literatura, en conjunto con los resultados obtenidos indica que la mayoría de las características morfoanatómicas de los folíolos de las especies estudiadas de *Mimosa* son compartidas, por lo que se requiere un muestreo más amplio a nivel de especie para evaluar su valor taxonómico. Se sugiere que los folíolos oblicuamente lanceolados de *M. monancistra* y el ápice obtuso de los folíolos de *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa* y *M. biuncifera* tienen relevancia taxonómica, esto coincide con Flores-Cruz et al. (2004), quienes reportaron que el ápice

mucronado del folíolo formado por una extensión apical gruesa de la vena principal es útil en la distinción de *M. hystricina* (Small ex Britton & Rose) B.L.Turner. De la misma forma, de acuerdo con Barneby (1991), el margen setoso y los tricomas glandulares observados en los folíolos de *M. affinis* y *M. pigra* var. *pigra* (Fig. 5) permiten distinguirlas de las especies de *M. sect. Batocaulon* que presentan margen ciliado.

Mimosa pigra var. *pigra* se distinguió del resto de las especies estudiadas por la venación paralelógrafa y por presentar traqueoblastos en la vena principal (Fig. 4g, m), lo que coincide con otros autores que mencionan que el tipo de venación tiene relevancia taxonómica (Smith y Scott 1995, Malla et al. 1998, Luckow et al. 2002, Coutinho et al. 2013); sin embargo, Grohar et al. (2018) reportaron que *M. fernandez-casasii* Barneby & Fortunato representante de *M. sect. Mimosa* serie *Brevipedes* Barneby también presenta este tipo de venación; de acuerdo con esto, la presencia de este carácter en diferentes linajes puede sugerir la posibilidad de convergencia o reversión, pero se requiere de un análisis filogenético que confirme esto, como lo reportado por Velázquez-Castañeda et al. (2024) para otras características morfológicas en el género *Mimosa*.

Mimosa similis es la única especie que presenta vénulas de las areolas dos veces ramificadas (Fig. 4o); el valor taxonómico de este último carácter ha sido reportado previamente, ya que distingue a *M. candollei* R.Grether y *M. roemeriana* Scheele del resto de las especies de *M. sect. Batocaulon* serie *Quadrivalves* (Flores-Cruz et al. 2004).

El tipo de complejo estomático tiene relevancia taxonómica a nivel específico, *M. affinis* se distingue por presentar estomas exclusivamente paracíticos y *M. benthamii* var. *benthamii* por tener tres tipos de complejos estomáticos (Fig. 5), lo que coincide con lo

observado por Montaña-Arias et al. (2018), Grohar et al. (2021) y Ayala-Ramos et al. (2024); las demás especies tienen una combinación de estomas paracíticos y anisocíticos.

Además de los complejos estomáticos distintos, *M. benthamii* var. *benthamii* presenta células epidérmicas con paredes anticlinales rectas que la diferencian del resto de especies estudiadas (Fig. 5d), aunque este carácter está presente en otras especies de *Mimosa* (Grohar et al. 2023), por lo que su relevancia depende de las especies comparadas.

En sección transversal, las paredes periclinales externas de forma cónica en la epidermis y la cutícula con pliegues en la vena principal permiten reconocer los folíolos de *M. affinis* y de *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa*, respectivamente (Fig. 6). Considerando estos resultados e incorporando las 32 especies de la contribución de Grohar et al. (2023), se sugiere que las características anteriormente mencionadas podrían tener relevancia, no sólo a nivel específico, sino también infraespecífico. Al mismo tiempo, el mesofilo dorsiventral permitió distinguir a *M. affinis* de las otras especies estudiadas (Fig. 6e), aunque éste ya ha sido reportado en otras especies de *M. sect. Mimosa* (Oliveira et al. 2014; Mendes et al. 2021).

La presencia o ausencia de los contenidos orgánicos en los folíolos de *Mimosa* es un aspecto que no ha sido evaluado respecto a su relevancia taxonómica (Fig. 6); no obstante, en este trabajo se han encontrado en cinco de las especies estudiadas, excepto en *M. affinis* y *M. monancistra*.

A nivel de serie, aun cuando el muestreo de cada una no es extenso, se puede reconocer que las especies de *M. sect. Batocaulon* serie *Boreales* se caracterizan por presentar vena principal con recorrido ligeramente sinuoso y venas secundarias delgadas. Sin embargo, Flores-Cruz et al. (2004) indican que en *M. sect. Batocaulon* serie *Quadrivalves*, la vena principal puede tener recorrido recto o sinuoso y las venas secundarias tienen grosor delgado a

moderado, por lo que se sugiere evaluar su relevancia, incorporando especies pertenecientes a las diferentes series de *Mimosa*.

Es importante resaltar que este estudio es el primero en reportar traqueidas con punteaduras reticuladas en integrantes de *M.* serie *Acanthocarpae* (Fig. 6p), las cuales ya han sido observadas en otros taxa de la tribu Mimoseae (Luckow 2002). Además, en este estudio se encontró que el tipo de venación última marginal permite distinguir a las especies estudiadas de *M.* serie *Boreales*, de las de *M.* serie *Acanthocarpae* y de *M. benthamii* var. *benthamii* (*M.* serie *Distachyae*) (Fig. 6q, r). No obstante, Flores-Cruz et al. (2004) señalan que en *M.* serie *Quadrivalves* la venación última marginal forma arcos, o bien, es incompleta, lo que indica que este carácter muestra variabilidad entre especies; se sugiere incrementar el número de especies de cada serie para evaluar su relevancia a nivel interespecífico.

En la categoría de sección, las especies estudiadas pertenecientes a *M.* sect. *Batocaulon* presentan haces vasculares con vainas conspicuas conformadas por células lobadas en todos los órdenes de la venación. Además, la vena principal tiene ramificaciones en el ápice (Fig. 6i). Por otro lado, presentan el mismo número y disposición de venas basales laterales en ambos lados del folíolo (Fig. 6), por lo que estas podrían ser características distintivas de *M.* sect. *Batocaulon*; sin embargo, debe considerarse que la forma del folíolo y la posición de la vena principal pueden estar relacionadas con el espacio de la lámina que alberga a las venas basales laterales, por lo que estas características pueden ser variables, como lo señalan Flores-Cruz et al. (2004) para *M.* serie *Quadrivalves*.

Estos resultados, combinados con otras referencias, sugieren el valor taxonómico de algunas características; sin embargo, se reconoce que el tamaño muestral podría haber influido en la robustez de los análisis. Por lo tanto, se sugiere aumentar el número de individuos de

cada especie, así como el número de especies, sin dejar de considerar la variabilidad intraespecífica.

8.2 Implicaciones ecológicas de la morfoanatomía de los folíolos de *Mimosa*

Las características morfoanatómicas de los folíolos están asociadas con diferentes variables ambientales (Fig. 9). De acuerdo con Wang et al. (2020) en las hojas con ápice agudo, como los observados en los folíolos de todas las especies aquí estudiadas (Fig. 6), las cuales provienen de ambientes con condiciones ambientales diferentes, el drenaje del agua de la superficie foliar mejora ante fuertes precipitaciones, con lo cual se reduce la posibilidad de colonización por patógenos (Koch et al. 2009); aunque, se debe considerar que de acuerdo con Flores-Cruz et al. (2004), otras especies de mimosas con distribuciones en ambientes diferentes pueden presentar otros tipos de ápice del folíolo.

El análisis de correspondencia canónica (CCA) indica que la forma de las paredes anticlinales de las células epidérmicas de los folíolos de las siete especies estudiadas está asociada con la radiación solar, lo que podría relacionarse con que *M. benthamii* var. *benthamii* que habita en zonas con un bajo nivel de radiación presenta paredes anticlinales rectas, mientras que *M. similis*, que habita bajo las condiciones opuestas, presenta paredes anticlinales onduladas, esto concuerda con Panteris et al. (1994) y Torii (2021) quienes indican que esta variable ambiental, junto con los patrones de desarrollo y las señales internas en la epidermis, como la disposición diferenciada de la celulosa en las paredes, la regulación por parte de hormonas, regulación de proteínas, o la expresión de algunas familias de genes, influyen en la forma de las células epidérmicas.

Por otra parte, los tricomas simples observados en las superficies y en los márgenes de los folíolos de todas las especies estudiadas (Fig. 5), pueden reducir la transpiración y brindar protección ante diferentes tipos de estrés (Evert 2006; Karabourniotis et al. 2020), mientras que las especies que viven en altitudes superiores a los 2000 m.s.n.m., en matorrales xerófilos y bosques tropicales (*M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa*, *M. biuncifera* y *M. monancistra*) presentan tricomas micropapilados (Fig. 5f), que probablemente las protegen de la radiación solar, la cual podría dañar su aparato fotosintético (Bickford 2016; Karabourniotis et al. 2020). Además, *M. biuncifera* tiene los folíolos con la cutícula y la epidermis más gruesa (Cuadro 4), y de acuerdo con Rudall (2007), Azcón-Bieto et al. (2008) y Chiamolera et al. (2011) estas características también protegen de la radiación solar.

Mimosa aculeaticarpa var. *aculeaticarpa*, *M. benthamii* var. *benthamii*, *M. biuncifera*, *M. monancistra*, *M. pigra* var. *pigra* y *M. similis* presentan estomas hundidos en ambas superficies y mesofilo isobilateral (Fig. 6); los primeros se han relacionado con una reducción en la pérdida del agua por transpiración (Rudall 2007), mientras que el mesofilo isobilateral brinda mayores tasas de asimilación de CO₂ (Azcón-Bieto et al. 2008), esto sugiere que estas especies son eficientes en el uso del agua y durante el proceso fotosintético. En el caso de *M. affinis*, una herbácea anual que crece en áreas alteradas de bosque tropical, características como una cutícula delgada, mesofilo dorsiventral y que sus estomas no están hundidos, podrían indicar una menor eficiencia en el uso del agua (Cuadro 4; Fig. 6); sin embargo, presenta una densidad e índice estomático altos, así como células guarda de los estomas pequeñas, cuyas características sugieren un control eficiente de los estomas y del intercambio gaseoso en ambientes con una temperatura media elevada (Ayala-Ramos et al. 2024). Lo anterior, muestra la variedad de estrategias que tienen las especies de *Mimosa* para sobrevivir

en sus respectivos ambientes. No obstante, faltan diferentes estudios fisiológicos (p. ej. evaluación de la tasa de transpiración, reflectancia, daño fotosintético) para corroborar estas interpretaciones basadas en nuestros resultados, en inferencias de la literatura y correlaciones observacionales.

Mimosa aculeaticarpa var. *aculeaticarpa*, *M. benthamii* var. *benthamii*, *M. biuncifera*, *M. pigra* var. *pigra* y *M. similis* presentan contenidos orgánicos en el mesofilo y epidermis (Fig. 6) y, aunque en este estudio no fueron caracterizados, se ha reportado la presencia de diferentes compuestos en la corteza (Camargo-Ricalde et al. 2001), hoja (Gandhiraja et al. 2009) y raíces (Pande y Pathak 2010) de otras especies de *Mimosa*. Se sugiere caracterizar los compuestos, ya que Piñol et al. (2008) los mencionan como mecanismos de defensa ante la fitofagia.

De acuerdo con lo que mencionan Sack y Scoffoni (2013) en cuanto a las diferencias en la capacidad de transporte de las venas principal y secundarias en las angiospermas debido a su grosor, se sugiere que *M. affinis*, *M. monancistra* y *M. similis*, que tienen vena principal fuerte y venas secundarias delgadas (Fig. 4), responden de manera diferente a las necesidades de transporte de agua y fotosintatos en comparación con *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa*, *M. benthamii* var. *benthamii*, *M. biuncifera* y *M. pigra* var. *pigra*, que tienen vena principal masiva y venas secundarias moderadas; sin embargo, esto está por comprobarse en *Mimosa* ya que aún no existe suficiente información.

De forma adicional, todas las especies presentan traqueidas terminales que se asocian con una mejora del flujo del agua hacia el mesofilo (Keshavarzi y Zare 2006; Sack y Scoffoni 2013) (Fig. 4p) y con el almacenamiento de agua en las hojas (Andrés-Hernández et al. 2012; Akcin et al. 2017). Sumado a este carácter, las especies que se desarrollan en temperaturas

medias superiores a los 20°C (*M. affinis*, *M. pigra* var. *pigra* y *M. similis*) presentan traqueoblastos en la venación secundaria y terciaria, además de los observados en la vena principal en *M. pigra* var. *pigra* (Fig. 4m), los cuales podrían mejorar el flujo del agua dentro de la hoja y, en el caso de *M. affinis* y *M. similis*, esta mejora se presentaría sin invertir en una vena principal más grande, lo que sugiere una mayor protección ante la deshidratación (de Boer et al. 2016a), por otro lado, las especies que se desarrollan a temperaturas medias menores, experimentarían un menor nivel de estrés, por lo cual no necesitarían de tipos celulares especiales.

En *M. monancistra* y *M. similis* la vaina del haz vascular de la vena principal se extiende hacia la superficie abaxial del folíolo (Fig. 6h); esta extensión incrementa la conductancia hidráulica foliar, influyen en la respuesta a la radiación solar y permiten que los estomas respondan rápidamente a los cambios en el estado hídrico (Sack y Scoffoni 2013), lo que aporta resistencia a estas especies ante la pérdida de agua por evaporación (Lawson y Matthews 2020).

8.3 Implicaciones ecológicas de la densidad e índice estomático en *Mimosa*

Los estomas pueden encontrarse en ambas superficies de la lámina foliar (folíolos anfiestomáticos) o solo en alguna de ellas (folíolos hipoestomáticos). De acuerdo con de Boer et al. (2016b) las especies de ambientes áridos son anfiestomáticas, característica que está relacionada con el hábito y la cantidad de luz que reciben las hojas (Muir 2018). Sin embargo, las especies en estudio, independientemente de su hábito y de la cantidad de precipitación que reciben, mostraron folíolos anfiestomáticos, lo que sugiere un mejor control en la captación de CO₂ y en el uso del agua, ya que poseen el doble de área foliar para el desarrollo de los

estomas (Drake et al. 2019). Los resultados de este estudio en conjunto con lo reportado por Edeoga et al. (2008), Montaña-Arias et al. (2018) y Grohar et al. (2021) indican que la anfiestomía no parece tener relación con el hábito o la precipitación, ya que independientemente de estos factores, la mayoría de las especies de *Mimosa* estudiadas hasta ahora presenta folíolos anfiestomáticos.

Sánchez-Díaz y Aguirreolea (2008) mencionan que densidades estomáticas elevadas son características de plantas de gran porte, pero Liu et al. (2018) solo las asocian con las especies arbóreas; sin embargo, en este estudio no se encontró asociación entre la DE y el hábito de las especies, lo que coincide con Kelly y Beerling (1995) y Beerling y Kelly (1997). Asimismo, el hábito tampoco se relacionó con el índice estomático y la longitud de las células oclusivas (Fig. 14). Solo la densidad de células epidérmicas fue mayor en la especie arbórea *M. benthamii* var. *benthamii*, aunque entre *M. affinis*, la especie herbácea y *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa* y *M. monancistra*, que presentan hábito arbustivo, no hubo diferencias (Fig. 11).

Los cambios en el número y el tamaño de los estomas pueden estar relacionados con el número cromosómico de las especies, reportándose que, ante niveles de ploidía altos se presentan menos estomas, pero de mayor tamaño (Aryavand et al. 2003). Al respecto, se sabe que, *M. affinis*, *M. monancistra*, *M. similis* y *M. benthamii* var. *benthamii* son diploides, ($2n = 26$), mientras que *M. biuncifera* y *M. pigra* var. *pigra* son tetraploides ($4n = 52$) (Dahmer et al. 2011; Morales et al. 2014) y *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa* es poliploide (Parshuram et al. 2022). No obstante, las características estomáticas de acuerdo con su nivel de ploidía no difieren entre las especies; aunque, Grohar et al. (2021) sí reportaron que en especies de *Mimosa* sudamericanas se registran menos estomas, pero de mayor tamaño conforme aumenta

su ploidía; lo que abre la discusión sobre si existe un efecto verdadero en las características estomáticas en *Mimosa* influenciado por el número cromosómico de las especies.

Se ha documentado una correlación positiva entre la altitud (Woodward et al. 2002; Alvarado et al. 2020) y la radiación solar (Gay y Hurd 1975; Carins-Murphy et al. 2016; Zhao et al. 2017) con la densidad estomática y la densidad de células epidérmicas. Para las especies de *Mimosa* estudiadas, la densidad estomática y de células epidérmicas decrecen conforme se incrementa la altitud y la exposición a la radiación solar (Fig. 14). Estudios previos reportan que la densidad estomática puede aumentar (Dunlap y Stettler et al. 2001; Ganem et al. 2014) o disminuir (Beerling y Chaloner 1993; Luomala et al. 2005) ante un aumento en la temperatura; en las especies de *Mimosa* estudiadas se mostró una correspondencia positiva de la densidad estomática con siete variables relacionadas con la temperatura.

En cuanto al manejo del agua, el control estomático es la primera defensa para evitar o afrontar la sequía (Henry et al. 2019). Se ha reportado que existe una correlación positiva entre la densidad estomática y la de las venas de las hojas, como respuesta para mantener constante el suministro de agua (Zhong et al. 2020; Zhao et al. 2017); sin embargo, este tipo de información en *Mimosa* es nula, solo se conoce que existen diferencias en el tamaño de la vena principal entre las especies (Flores-Cruz et al. 2004).

En cuanto a la densidad estomática observada, Grohar et al. (2021) reportan que en especies de *Mimosa* sudamericanas, la densidad estomática es mayor en especies que se distribuyen en ambientes con una marcada estacionalidad de la precipitación y elevada radiación solar; no obstante, la densidad estomática en varias de las especies de *Mimosa* aquí estudiadas se explica por un aumento en la temperatura y por la precipitación (Fig. 14), lo que

coincide parcialmente con lo reportado por Liu et al. (2023) quienes indican que la disponibilidad de agua es la variable ambiental que determina el número de estomas.

Por otra parte, las especies de *Mimosa* estudiadas que se encuentran a mayor altitud, expuestas a una mayor radiación solar y que experimentan fluctuaciones constantes en la temperatura, además de temperaturas medias menores como *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa* y *M. biuncifera*, presentan menores densidades estomáticas y de células epidérmicas; mientras que las especies que habitan a menores altitudes como *M. affinis*, *M. benthamii* var. *benthamii*, *M. monancistra*, *M. similis* y *M. pigra* var. *pigra* presentaron densidades estomáticas y de células epidérmicas más elevadas (Fig. 10; Fig. 11).

Varias contribuciones han reportado que un aumento en la radiación solar (Carins-Murphy et al. 2016) o en la temperatura (Luomala et al. 2005; Ganem et al. 2014) pueden influir o no en el valor del índice estomático; sin embargo, en las especies de *Mimosa* estudiadas, el índice estomático parece estar mejor explicado por la estacionalidad de la precipitación y un aumento en la temperatura (Fig. 14).

Por otro lado, Franks y Beerling (2009), Rivera et al. (2013) y Carins-Murphy et al. (2016) mencionan que existe una correlación negativa entre la densidad estomática y el tamaño de los estomas. Además, de acuerdo con Hetherington y Woodward (2003), Drake et al. (2013) y Lawson y Matthews (2020), los estomas de menor tamaño tienen respuestas más rápidas ante los estímulos ambientales, previniendo el derroche de agua en la transpiración, lo que eficientiza el uso del agua y la capacidad fotosintética. Por lo anterior, se sugiere que *M. affinis*, *M. benthamii* var. *benthamii* y *M. pigra* var. *pigra*, las cuales, sobreviven bajo temperaturas medias altas y presentan los estomas más pequeños, deberían ser las especies más eficientes en el uso del agua, aunque aún no se cuenta con información fisiológica sobre

su comportamiento; además, entre las especies estudiadas *M. affinis* y *M. pigra* var. *pigra* presentan distribuciones amplias, fuera de México. Sin embargo, es necesario tomar en cuenta las implicaciones de la morfología de los estomas en cada especie, ya que esto está relacionado con la conductancia estomática y puede indicar por qué las especies habitan en ambientes distintos (de Boer et al. 2016b).

8.4 Implicaciones ecológicas de la morfoanatomía de la raíz en plantas jóvenes de *Mimosa*

Las plantas de las especies de *Mimosa* comparten la mayoría de sus características morfoanatómicas radicales 25 días después de la germinación (Fig. 15; Fig. 16). Asimismo, su estructura es similar a la reportada en raíces de *M. pilulifera*, de 30 días de edad (Inckot et al. 2008). La aparición de tejidos secundarios en la raíz a esta edad, junto con la pérdida de los cotiledones en la mayoría de los individuos, indica que ya está en marcha la transición de plántulas a plantas jóvenes, como lo indican Loza-Cornejo y Terrazas (2011). Estos resultados de acuerdo con las observaciones anatómicas de Beltramini y Zapata (2020) y Beltramini et al. (2023) en otros representantes de la familia Leguminosae, indicarían que las especies de *Mimosa* tienen un rápido desarrollo y una mayor capacidad de establecimiento, lo que se ha relacionado con la adaptación a lugares con recursos hídricos limitados.

Las especies estudiadas habitan bajo diferentes condiciones ambientales, la mayoría en regiones que presentan temperaturas elevadas, una temporada seca y lluvias escasas (Rzedowsky 1978), además de *M. affinis*, una especie herbácea anual que crece en la temporada de lluvias y *M. pigra* var. *pigra*, que también puede habitar en terrenos inundables y a la orilla de cuerpos de agua. El sistema radical observado es axonomorfo (Fig. 15),

coincidiendo con lo reportado en plántulas de otras especies de *Mimosa* que en estado adulto presentan distintos hábitos y que sobreviven bajo diferentes condiciones ambientales (Inckot et al. 2008, 2023; Cipriani 2013). De acuerdo con Esau (1982) este tipo de sistema radical penetra profundamente en busca de agua y nitrógeno, lo que resulta relevante durante las primeras etapas de vida de las plantas, como se ha reportado en plántulas de *Phaseolus vulgaris* L., adaptadas a entornos con sequías extremas (Ho et al. 2005; Polania et al. 2009). Por lo anterior, el sistema axonomorfo permitiría a las planta jóvenes de *Mimosa* explotar mejor los recursos hídricos y soportar la falta de agua que ocurre en capas superficiales del suelo donde la evaporación es mayor, al tener acceso a capas más profundas del suelo donde hay una mayor disponibilidad de agua; esto podría indicar por qué las mimosas son elementos codominantes en sus ambientes (Camargo-Ricalde et al. 2002).

Por otra parte, presentar raíces con una mayor longitud en etapas tempranas de vida indican un rápido desarrollo (Guevara y Guenni 2013) y resistencia al estrés hídrico (Ho et al. 2005); además, se ha señalado que existe una relación entre el tamaño y el peso de las semillas y la longitud de la raíz (Gomaa y Picó 2011); sin embargo, solo se observaron diferencias en el tamaño y el peso de las semillas entre las especies aquí estudiadas (Cuadro 7), pero no hubo alguna asociación significativa con las características morfológicas de las raíces (Cuadro 9). De acuerdo con lo anterior, se considera que en *M. similis*, una especie que habita matorrales xerófilos, la presencia de las raíces de mayor longitud (Cuadro 8) le permite explorar estratos más profundos y resistir la sequía desde sus primeras etapas de desarrollo. En contraste, *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa*, una especie que se desarrolla en ambientes de condiciones méxicas, a mayor altitud, presentó las raíces más cortas (Cuadro 8), aun cuando las semillas de ambas especies no difieren significativamente en su peso (Cuadro 7), estas diferencias

probablemente estén relacionadas con su adaptación a las condiciones ambientales de los sitios donde habita, lo que requeriría su corroboración en futuros estudios fisiológicos.

Durante el desarrollo de los tejidos secundarios disminuye el transporte de agua en sentido radial debido a la lignificación y suberización de estos, incrementándose el transporte en sentido axial, lo que resulta relevante, ya que previene la pérdida de agua de la raíz al suelo y preserva la integridad hidráulica de las raíces (Strock y Lynch 2020). Las especies estudiadas a los 25 días de edad tienen una incipiente actividad del cambium vascular, misma que les permite continuar formando los tejidos responsables para la conducción del agua y la movilización de fotosintatos (Fig. 16; Fig. 18; Cuadro 10).

Mimosa affinis presenta la región cambial de menor tamaño en proporción con el tamaño total de su cilindro central (Cuadro 10). Esto podría relacionarse con su hábito, debido a que, en plantas leñosas de larga vida como las otras seis especies consideradas, el cambium vascular estuvo presente en todos los casos y se observó activo; sin embargo, no se encontraron diferencias entre las especies en la proporción de floema y xilema secundarios a esta edad con relación al tamaño de su cilindro central (Cuadro 10), por lo que se requieren futuros estudios para determinar si cesa el desarrollo de los tejidos conductores en la raíz de *M. affinis* y otras especies de corta vida, y cómo influye esto en sus necesidades de transporte de agua.

Por otra parte, los vasos agrupados, en hileras radiales o en pares podrían asegurar la integridad de las células conductoras ante deficiencias hídricas (Fig. 16; Fig. 17; Fig. 18). Aunado a esto, *M. pigra* var. *pigra* presenta vasos con contornos angulados (Fig. 18i) y, de acuerdo con Evert (2006) los vasos con este tipo de contorno son generalmente estrechos, lo que asegura su capacidad conductora; sin embargo, no se realizaron comparaciones del

diámetro de los vasos entre las especies, si esto se confirmara podría indicar que es una especie que debe asegurar un flujo constante de agua debido a que se desarrolla en zonas tropicales húmedas, donde las precipitaciones son altas, pero también bajo temperaturas medias altas que elevan la evapotranspiración desde las hojas (Martínez-Bernal et al. 2008).

El parénquima destaca como un tejido de almacenamiento de reservas energéticas (Evert 2006). A diferencia de especies de la subfamilia Papilionoideae en las que se menciona que la acumulación de almidones en la raíz principal comienza a partir de los 30 días o cuando las raíces tienen las características de los adultos (Kalengamaliro et al. 1997; Basconsuelo et al. 2011), las raíces de casi todas las especies de *Mimosa* estudiadas ya presentan almidones en el parénquima axial a los 25 días después de la germinación (Fig 18j, k), excepto en *M. affinis* donde es escaso, lo que coincide con observaciones en *M. pudica* L. (Ahmad et al. 2012). Kalengamaliro et al. (1997) sugieren que estas reservas en la raíz pueden ser útiles ante eventos como la defoliación, aprovechándose después para el rebrote del tallo, por lo que es posible que, en las plántulas de las mimosas estudiadas la presencia de almidones desde tan temprana edad sea una forma de prepararse ante la pérdida de sus hojas. *Mimosa affinis* no presenta abundantes gránulos de almidón en sus raíces principales y posiblemente utilice otras fuentes de energía más inmediatas como azúcares solubles, como sucede en individuos de *P. vulgaris* con una edad menor a 14 días (Kalengamaliro et al. 1997), con el fin de mantener su metabolismo durante la única temporada que sobrevive.

El centro parenquimatoso de la raíz principal; lo que Esau (1982) denomina médula por su posición, no debe considerarse homóloga a la médula del tallo, ya que tiene su origen en el parénquima del metaxilema o sea, en el procambium, también puede cumplir una función de reserva de sustancias energéticas, excepto en *M. affinis* donde no se observaron almidones

(Fig. 18j) y en los individuos que no lo presentan (Fig. 17). Sin embargo, es en *M. affinis* y en *M. pigra* var. *pigra* donde es más abundante, superando el 20% del área total del cilindro vascular (Cuadro 10), estas especies sobreviven en lugares cálidos, con precipitaciones más abundantes y en elevaciones menores de 1000 m.s.n.m., en contraste, en las demás especies que habitan a mayor altitud y con precipitaciones menores, no supera el 15%. Es posible que las especies que tienen menos presión por el suministro de agua puedan destinar un espacio de la raíz para sus reservas energéticas desde sus primeras etapas de vida, lo que parece más evidente en *M. pigra* var. *pigra*, dada la cantidad de parénquima observada, mientras que en las especies que crecen en zonas donde llueve menos (*M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa*, *M. benthamii* var. *benthamii*, *M. biuncifera* y *M. monancistra*) la conducción de agua es prioritaria.

A los 25 días de edad, las especies de *Mimosa* estudiadas no presentan parénquima radial, cuya función principal es el transporte entre el xilema y el floema (Evert 2006), esta observación coincide con lo reportado en plántulas de *Aeschynomene* L. (Papilionoideae) (Basconsuelo et al. 2011) donde los radios aparecen en un siguiente estado de desarrollo; probablemente lo mismo ocurre en las especies estudiadas, ya que en individuos adultos de otras mimosas se reporta la presencia de parénquima radial en sus raíces, con radios parenquimatosos de varias células de anchura en el xilema y el floema (da Silva 2011; Yule 2012).

Por otro lado, las fibras cuyas paredes no se han lignificado completamente, presentes en las especies de *Mimosa* de larga vida (Fig. 16; Fig. 17; Fig. 18) podrían aportar resistencia ante el estrés mecánico, ya que de acuerdo con Gorshkova et al. (2018) este tipo de fibras aportan flexibilidad a los órganos de la planta.

La función de la protección de la raíz en individuos adultos está dada por la peridermis, ya que las paredes celulares del felema se suberizan o se pueden lignificar durante su desarrollo (Evert 2006). Además, de acuerdo con su naturaleza, la presencia de ciertos depósitos orgánicos puede proteger a las plantas de los fitófagos (Monteiro et al. 2005; Evert 2006). Estas características pueden observarse en la peridermis de la raíz principal de *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa*, *M. biuncifera* y *M. pigra* var. *pigra*, donde las paredes celulares en las capas más externas y sus contenidos orgánicos se tiñen en presencia de safranina O (Fig. 17; Fig. 18).

9. CONCLUSIONES

El enfoque sistemático comparativo de las características morfológicas y anatómicas de los folíolos y de los estomas en individuos adultos, así como de las semillas y las raíces en plantas jóvenes de siete especies presentes en México, representa una contribución al conocimiento del género *Mimosa*, dichas características pueden tener relevancia taxonómica y ecológica; no obstante, aquellas que se sugiere tienen valor taxonómico deben ser confirmadas al aumentar el número de especies estudiadas en las diferentes series y secciones del género.

En cuanto al ambiente, las especies estudiadas presentan características que les permitirían afrontar las condiciones de los ambientes que habitan. Aunque sus semillas difieren en cuanto a sus características morfométricas, en las plantas jóvenes las características de sus raíces se comparten entre ellas y con otras especies de *Mimosa*, y pueden resultarles útiles en la búsqueda y transporte de agua y, en el almacenamiento de sustancias de reserva desde etapas tempranas. Aunado a esto, la aparición de tejido secundario marca la transición de plántulas a plantas jóvenes apenas a los 25 días de desarrollo, cuando comienzan a aparecer

las primeras hojas compuestas y a perderse los cotiledones. En las especies de *Mimosa* estudiadas, el número de pinnas en cada hoja y de folíolos por pinna puede diferir. En individuos adultos los folíolos pueden presentar tricomas, cutícula gruesa, estomas hundidos o estomas pequeños y numerosos que les permiten soportar el efecto de diferentes tipos de estrés y, en consecuencia, evitar la pérdida excesiva de agua durante la transpiración, además, las características de la venación de los folíolos optimizan el transporte del agua, mientras que sus características anatómicas indican un proceso fotosintético eficiente.

Se observaron diferencias entre las especies, como en la herbácea *M. affinis* cuyas características se asociaron con la estacionalidad de la temperatura y la precipitación, y con su hábito, p.ej. folíolos con mesofilo dorsiventral y estomas más abundantes en la superficie abaxial, además, sus raíces prácticamente no presentan fibras, ni gránulos de almidón y tiene la región cambial más pequeña. *Mimosa similis*, una especie de zonas áridas presenta las raíces de mayor longitud y, *M. pigra* var. *pigra* una especie de zonas cálidas húmedas presenta la mayor proporción de parénquima en el centro de su raíz, lo que podría repercutir en su capacidad conductora.

En esta tesis, se estudian de manera integral las características de los folíolos de plantas adultas, así como, las del sistema radical en plantas jóvenes de siete especies de *Mimosa* que crecen en ambientes diferentes, aportando información que contribuye al conocimiento taxonómico, así como comprender sus mecanismos de supervivencia y éxito ante los factores ambientales que imperan en los lugares donde sobreviven. Sin embargo, las inferencias están basadas en la información disponible en la bibliografía y en el conocimiento general de las especies, por lo que permanece la necesidad de demostrarlo experimentalmente.

10. REFERENCIAS

Ahmad H, Sehgal S, Mishra A, Gupta R (2012) *Mimosa pudica* L. (Laajvanti): an overview. *Pharmacognosy reviews*, 6(12):115.

Akcin TA, Akcin A, Yalcın E (2017) Anatomical changes induced by salinity stress in *Salicornia freitagii* (Amaranthaceae). *Brazilian Journal of Biology*, 40:1013-1018. <https://doi.org/10.1007/s40415-017-0393-0>

Alvarado G, Jáuregui D, Garcia M, Alvarado H, Zambrano F (2020) Anatomía foliar de *Calliandra riparia* Pittier en un gradiente altitudinal de la cuenca del río Tocuyo, Lara, Venezuela. *Investigatio*, 13:13-24. <http://dx.doi.org/10.31095/investigatio.2020.13.2>

Andrés-Hernández AR, Espinosa D, Fraile-Ortega ME, Terrazas T (2012) Venation patterns of *Bursera* species Jacq. ex L. (Burseraceae) and systematic significance. *Plant Systematics and Evolution*, 298:1723-1731. <https://doi.org/10.1007/s00606-012-0673-x>

Aryavand A, Ehdaie B, Tran B, Waines JG (2003) Stomatal frequency and size differentiate ploidy levels in *Aegilops neglecta*. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 50:175–182. <https://doi.org/10.1023/A:1022941532372>

Ayala-Ramos MA, Montaña-Arias SA, Terrazas T, Grether R (2024) Ecological implications of stomatal density and stomatal index in the adult stage of *Mimosa* L. (Leguminosae, Caesalpinioideae). *Protoplasma*, 261(3):477-486. <https://doi.org/10.1007/s00709-023-01909-8>

Azcón-Bieto J, Fleck I, Aranda X, Gómez-Casanovas N (2008) Fotosíntesis, factores ambientales y cambio climático. En: Azcón-Bieto J, Talón M (coord.) *Fundamentos de fisiología vegetal*. McGraw-Hill Interamericana de España. pp. 247-263.

Barneby RC (1991) *Sensitivae censitae*: a description of the genus *Mimosa* Linnaeus, (Mimosoideae) in the New World. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 65:1-835.

Basconsuelo S, Grosso M, Molina MG, Malpassi R, Kraus T, Bianco C (2011) Comparative root anatomy of papilionoid legumes. *Flora*, 206(9):799-807. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2011.04.002>

Beerling DJ, Chaloner WG (1993) The impact of atmospheric CO₂ and temperature change on stomatal density: observations from *Quercus robur* Lammas leaves. *Annals of Botany*, 71(3):231-235.

Beerling DJ, Kelly CK (1997) Stomatal density responses of temperate woodland plants over the past seven decades of CO₂ increase: A comparison of Salisbury (1927) with contemporary data. *American Journal of Botany*, 84(11):1572-1583.

Beltramini VS, Zapata RM (2020) Adaptaciones morfológicas de la plántula de *Ramorinoa girolae* (Fabaceae) a condiciones de aridez. *Lilloa*, 57(1):1-12. <https://doi.org/10.30550/j.lil/2020.57.1/1>

Beltramini VS, Bornand ADV, Martinat JE, Gil SP (2023) Adaptaciones morfoanatómicas a ambientes xéricos de *Crotalaria chacoserranensis*, *Desmodium incanum* y *Rhynchosia edulis* (Fabaceae) nativas de las Sierras de Córdoba (Argentina). *Lilloa*, 60(1):83-95. <https://doi.org/10.30550/j.lil/2023.60.1/2023.05.16>

Bessegga C, Fortunato RH (2011) Section *Mimadenia*: its phylogenetic relationships within the genus *Mimosa* (Leguminosae, Mimosoideae) using plastid trnL–F sequence data. *Australian Systematic Botany*, 24(2): 104-110. <https://doi.org/10.1071/SB10022>

Bessegga C, Hopp HE, Fortunato RH (2008) Toward a phylogeny of *Mimosa* (Leguminosae: Mimosoidae): A preliminary analysis of southern South American species

based on chloroplast DNA sequence. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 95(4):567-579. <https://doi.org/10.3417/2006012>

Bickford CP (2016) Ecophysiology of leaf trichomes. *Functional Plant Biology*, 43(9):807-814. <https://doi.org/10.1071/FP16095>

Bontemps C, Rogel MA, Wiechmann A, Mussabekova A, Moody S, Simon MF, Moulin L, Elliott GN, Lacercat-Didier L, Dasilva C, Grether R, Camargo-Ricalde SL, Chen W, Sprent JI, Martinez-Romero E, Young JPW, James EK (2016) Endemic *Mimosa* species from Mexico prefer alphaproteobacterial rhizobial symbionts. *New Phytologist*, 209:319–333. <https://doi.org/10.1111/nph.13573>

Borges LM, Simon MF, Morales M, Luckow M, Ribeiro PG, Grether R (2024) 25. *Mimosa* clade. En: Bruneau A, Queiroz LP, Ringelberg JJ (eds) *Advances in Legume Systematics 14. Classification of Caesalpinioideae. Part 2: Higher-level classification*. *Phyto-Keys*, 240:332–342. <https://doi.org/10.3897/phytokeys.240.101716>

Bravato M (1974) Estudio morfológico de frutos y semillas de las Mimosoideae (Leguminosae) de Venezuela. *Acta Botanica Venezuelica*, 9(1/4):317-361.

Bruneau A, Queiroz LP, Ringelberg JJ, Lewis GP, Hughes CE (2024) Introduction - Classification of subfamily Caesalpinioideae. En: Bruneau A, Queiroz LP, Ringelberg JJ (eds) *Advances in Legume Systematics 14. Classification of Caesalpinioideae. Part 2: Higher-level classification*. *Phyto-Keys*, 240:201–206. <https://doi.org/10.3897/phytokeys.240.101716>

Camargo-Ricalde SL (2000) Descripción, distribución, anatomía, composición química y usos de *Mimosa tenuiflora* (Fabaceae-Mimosoideae) en México. *Revista de Biología Tropical*, 48(4):939-954.

Camargo-Ricalde SL, Dhillion SS (2003) Endemic *Mimosa* species can serve as mycorrhizal "resource islands" within semiarid communities of the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Mycorrhiza*, 13(3):129-136.

Camargo-Ricalde SL, Dhillion SS, García-García V (2004) Phenology, and seed production and germination of seven endemic *Mimosa* species (Fabaceae-Mimosoideae) of the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Journal of Arid Environments*, 58(4):423-437.

Camargo-Ricalde SL, Dhillion SS, Grether R (2002) Community structure of endemic *Mimosa* species and environmental heterogeneity in a semi-arid Mexican valley. *Journal of Vegetation Science*, 13(5):697-704.

Camargo-Ricalde SL, Grether R (1998) Germinación, dispersión y establecimiento de plántulas de *Mimosa tenuiflora* (Leguminosae) en México. *Revista de Biología Tropical*, 46(3):543-554.

Camargo-Ricalde SL, Greter R, Martínez-Bernal A, García-García V, Barrios-del-Rosal S (2001) Especies útiles del género *Mimosa* (Fabaceae-Mimosoideae) en México. *Botanical Sciences*, 68:33-44. <http://dx.doi.org/10.17129/botsci.1634>

Camargo-Ricalde SL, Montaña NM, Montaña-Arias SA, Rosa-Mera CJDL, Chimal-Sánchez E (2021) Biocrusts inside and outside of *Mimosa luisana* resource islands as reservoirs of arbuscular mycorrhizal fungi in a Mexican semiarid ecosystem. *Scientia Fungorum*, 51:e1370. <https://doi.org/10.33885/sf.2021.51.1370>

Camargo-Ricalde SL, Montaña NM, Reyes-Jaramillo I, Jiménez-González C, Dhillion SS (2010a) Effect of mycorrhizae on seedlings of six endemic *Mimosa* L. species

(Leguminosae–Mimosoideae) from the semi-arid Tehuacán–Cuicatlán Valley, Mexico. *Trees*, 24(1):67-78. <https://doi.org/10.1007/s00468-009-0379-z>

Camargo-Ricalde SL, Reyes-Jaramillo I y Montaña NM (2010b) Forestry insularity effect of four *Mimosa* L. species (Leguminosae-Mimosoideae) on soil nutrients of a Mexican semiarid ecosystem. *Agroforestry Systems*, 80:385–397. <https://doi.org/10.1007/s10457-010-9330-y>

Cañizares A, Sanabria ME, Rodríguez D, Perozo Y (2003) Características de los estomas, índice y densidad estomática de las hojas de lima Tahití (*Citrus latifolia* Tanaka) injertada sobre ocho patrones cítricos. *Revista Científica UDO Agrícola*, 3(1):59-64.

Carins-Murphy MR, Jordan GJ, Brodribb TJ (2016) Cell expansion not cell differentiation predominantly co-ordinates veins and stomata within and among herbs and woody angiosperms grown under sun and shade. *Annals of Botany*, 118(6):1127–1138. <https://doi.org/10.1093/aob/mcw167>

Chiamolera LDB, Ângelo AC, Boeger MR, Araújo FC (2011) Aspectos anatômicos e fisiológicos de folhas de *Mimosa scabrella* de áreas com diferentes graus de sucessão. *Floresta*, 41(3):435-450. <https://doi.org/10.5380/rev.v41i3.23990>

Chimal-Sánchez E (2015) Influencia de cuatro especies del género *Mimosa* L. (Leguminosae) en la diversidad y potencial de inóculo de hongos micorrizógenos arbusculares en un ecosistema semiárido de México. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma Metropolitana. Ciudad de México, México

Chimal-Sánchez E, Montaña NM, Camargo-Ricalde SL, García-Sánchez R, Hernández Cuevas LV (2022) Endemic *Mimosa* species, forming resource islands or not, and rainfall

seasonality jointly influence arbuscular mycorrhizal fungi communities in a semiarid ecosystem of Mexico. *Trees*, 36(2):609-625. <https://doi.org/10.1007/s00468-021-02234-4>

Cipriani HN, Dias LE, Costa MD, Campos NV, Azevedo AA, Gomes RJ, Fialho IF, Amezquita SPM (2013) Arsenic toxicity in *Acacia mangium* Willd. and *Mimosa caesalpiniaefolia* Benth. seedlings. *Revista Brasileira de Ciência do Solo*, 37:1423-1430.

Coutinho ÍAC, Francino DMT, Meira RMSA (2013) Leaf anatomical studies of *Chamaecrista* subsect. *Baseophyllum* (Leguminosae, Caesalpinioideae): new evidence for the up-ranking of the varieties to the species level. *Plant Systematics and Evolution*, 299:1709-1720. <https://doi.org/10.1007/s00606-013-0827-5>

Crisci JV, López-Armengol MF (1983) Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica. Washington. 102pp.

Cuervo-Robayo AP, Téllez-Valdés O, Gómez-Albores MA, Venegas-Barrera CS Manjarrez J, Martínez-Meyer E (2014) An update of high-resolution monthly climate surfaces for Mexico. *International Journal of Climatology*, 34:2427–2437. <https://doi.org/10.1002/joc.3848>

Dahmer N, Simon MF, Schifino-Wittmann MT, Hughes CE, Miotto STS, Giuliani JC (2011) Chromosome numbers in the genus *Mimosa* L.: cytotaxonomic and evolutionary implications. *Plant Systematics and Evolution*, 291:211–220. <https://doi.org/10.1007/s00606-010-0382-2>

de Boer HJ, Drake PL, Wendt E, Price CA, Schulze ED, Turner NC, Nicolle D, Veneklaas EJ (2016a) Apparent overinvestment in leaf venation relaxes leaf morphological constraints on photosynthesis in arid habitats. *Plant Physiology*, 172(4):2286-2299. <https://doi.org/10.1104/pp.16.01313>

de Boer HJ, Price CA, Wagner-Cremer F, Dekker SC, Franks PJ, Veneklaas EJ (2016b) Optimal allocation of leaf epidermal area for gas exchange. *New Phytologist*, 210:1219–1228. <https://doi.org/10.1111/nph.13929>

Delgado-Salinas A, Torres-Colín L, Luna-Cavazos M, Bye R (2021) Diversity of useful Mexican legumes: analyses of herbarium specimen records. *Diversity*, 13(6):267.

Dhillon SS, Aguilar-Støen M, Camargo-Ricalde SL (2004) Integrative ecological restoration and the involvement of local communities in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Environmental Conservation*, 31(1):1-3.

dos Reis Jr FB, Simon MF, Gross E, Boddey RM, Elliott GN, Neto NE, Loureiro M de F, Queiroz LP, Scotti MR, Chen WM, Norén A, Rubio MC, de Faria SM, Bontemps C, Goi SR, Young PW, Sprent JI, James EK (2010) Nodulation and nitrogen fixation by *Mimosa* spp. in the Cerrado and Caatinga biomes of Brazil. *New Phytologist*, 186(4): 934-946. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03267.x>

Drake PL, de Boer HJ, Schymanski SJ, Veneklaas EJ (2019) Two sides to every leaf: water and CO₂ transport in hypostomatous and amphistomatous leaves. *New Phytologist*, 222(3):1179-1187. <https://doi.org/10.1111/nph.15652>

Drake PL, Froend RH, Franks PJ (2013) Smaller, faster stomata: scaling of stomatal size, rate of response, and stomatal conductance. *Journal of Experimental Botany*, 64(2):495–505. <https://doi.org/10.1093/jxb/ers347>

Dunlap JM, Stettler RF (2001) Variation in leaf epidermal and stomatal traits of *Populus trichocarpa* from two transects across the Washington Cascades. *Canadian Journal of Botany*, 79:528–536. <https://doi.org/10.1139/cjb-79-5-528>

Edeoga HO, Omosun G, Osuagwu GGE y Emezue OO (2007) Microscopic anatomy and histochemistry of the stem and root of some *Mimosa* species (Leguminosae-Mimosoideae). Asian Journal of Plant Sciences, 6 (4):688-691. <https://doi.org/10.3923/ajps.2007.688.691>

Edeoga HO, Omosun G, Osuagwu GGE y Emezue OO (2008) Micromorphology of the leaf cuticle in *Mimosa* species (Leguminosae-Mimosoideae). Asian Journal of Plant Sciences, 7(4):424-426. <https://doi.org/10.3923/ajps.2008.424.426>

Ellis B, Daly DC, Hickey LJ, Johnson KR, Mitchell JD, Wilf P, Wing SL (2009) Manual of leaf architecture. Ithaca, New York. 190pp.

Esau K (1982) Anatomía de las plantas con Semilla. Ed. Hemisferio Sur, S.A., Buenos Aires. 536pp.

Evert RF (2006) Esau's plant anatomy: meristems, cells, and tissues of the plant body: their structure, function, and development. John Wiley & Sons. USA.

Flores-Cruz M, Santana-Lira HD, Koch SD, Grether R (2004) Taxonomic significance of leaflet anatomy in *Mimosa* series Quadrivalves (Leguminosae, Mimosoideae). Systematic Botany, 29(4):892–902. <https://doi.org/10.1600/0363644042451099>

Franks PJ, Beerling DJ (2009) Maximum leaf conductance driven by CO₂ effects on stomatal size and density over geologic time. Proceedings of the National Academy of Sciences, 106(25):10343-10347. <https://doi.org/10.1073/pnas.0904209106>

Gandhiraja N, Sriram S, Meenaa V, Srilakshmi JK, Sasikumar C, Rajeswari R (2009) Phytochemical screening and antimicrobial activity of the plant extracts of *Mimosa pudica* L. against selected microbes. Ethnobotanical leaflets, 13:618-24.

Ganem DG, Equiza MA, Lorenzo M, Tognetti JA (2014) Cambios en la anatomía epidérmica foliar de cereales de clima templado en respuesta al frío. *Revista de la Facultad de Agronomía, La Plata*, 113(2):157-164.

Gay AP, Hurd RG (1975) The influence of light on stomatal density in the tomato. *New Phytologist*, 75:37-46.

Gomaa NH, Picó FX (2011) Seed germination, seedling traits, and seed bank of the tree *Moringa peregrina* (Moringaceae) in a hyper-arid environment. *American Journal of Botany*, 98(6):1024-1030. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000051>

Gorshkova T, Chernova T, Mokshina N, Ageeva M, Mikshina P (2018) Plant ‘muscles’: fibers with a tertiary cell wall. *New Phytologist*, 218(1):66-72. <https://doi.org/10.1111/nph.14997>

Grether R, Camargo-Ricalde SL, Martínez-Bernal A (1996) Especies del género *Mimosa* (Leguminosae) presentes en México. *Botanical Sciences*, 58:149-152.

Grether R (1997) Revisión taxonómica del género *Mimosa* (Leguminosae) en Mesoamérica. Tesis Doctoral, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.

Grether R (2000) Nomenclatural changes in the genus *Mimosa* (Fabaceae, Mimosoideae) in Southern Mexico and Central America. *Novon*, 10(1):29-37. <https://doi.org/10.2307/3393180>

Grether R (2023) *Mimosa*. En: *Flora of North America* Editorial Committee (eds.) *Flora of North America North of Mexico*. New York and Oxford. Vol. 11, part 1: 93-104

Grether R, Camargo-Ricalde SL, Martínez-Bernal A, Montaña-Arias SA, Fraile ME (2015) Diversity and geographical distribution patterns of the genus *Mimosa* (Mimosoideae)

in the United States, Mexico, and Central America. En: R. Fortunato (ed) V Conferencia Internacional de Leguminosas (VILC). Buenos Aires, Argentina: Fundación CICCUS. 224 pp.

Grether R, Martínez-Bernal A, Camargo-Ricalde SL (2007) *Mimosa* L. En: Andrade MG, de Rzedowski GC, Camargo-Ricalde SL, Grether R, Hernández HM, Martínez-Bernal A, Rico L, Rzedowski J, Sousa SM. Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes, Familia Leguminosae, Subfamilia Mimosoideae 150:140-183.

Grether R, Simon MF (2018) *Mimosa monclovensis* (Leguminosae), a new name for a taxon in ser. Quadrivalves in the southern USA and northeastern Mexico. Phytoneuron, 39:1-3.

Grether R, Steinmann VW (2015) *Mimosa sotoi* (Leguminosae), a new species from Michoacán, Mexico. Brittonia, 67:5-10. <https://doi.org/10.1007/s12228-014-9346-0>

Grohar MC, Morales M, Fortunato RH, Rosenfeldt S (2023) Micromorphology of epicuticular waxes in genus *Mimosa* (Fabaceae). Darwiniana, 11(1):5-27. <https://doi.org/10.14522/darwiniana.2023.111.1084>

Grohar MC, Rosenfeldt S, Morales M (2018) Venation patterns in *Mimosa* subseries *Dolentes* and *Brevipedes* (Leguminosae) and their taxonomical inferences. Systematic Botany, 43(2):532-543. <https://doi.org/10.1600/036364418X697256>

Grohar MC, Rosenfeldt S, Morales M (2021) Stomatal micromorphology in a complex of *Mimosa* section *Mimosa* (Fabaceae). Protoplasma, 259(1):203–215. <https://doi.org/10.1007/s00709-021-01655-9>

Guevara E, Guenni O (2013) Densidad y longitud de raíces en plantas de *Leucaena leucocephala* (Lam) De Wit. Multiciencias, 13(4):372-380.

Gunn CR (1984) Fruits and seeds of genera in the subfamily Mimosoideae (Fabaceae). Springfield, Virginia: Technical Bulletin 1681, US Department of Agriculture.

Hammer O, Harper DAT, Ryan PD (2001) PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1):1–9.

Henry C, John GP, Pan R, Bartlett MK, Fletcher LR, Scoffoni C, Sack L (2019) A stomatal safety-efficiency trade-off constrains responses to leaf dehydration. *Nature Communications*, 10:3398. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-11006-1>

Hetherington AM, Woodward FI (2003) The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature*, 424:901-908.

Hickey LJ (1979) A revised classification of the architecture of dicotyledonous leaves. En: Metcalfe CR, Chalk L. *Anatomy of the dicotyledons Vol. I. Systematic Anatomy of Leaf and Stem, with a Brief History of the Subject*. Clarendon Press: Oxford, pp. 25-39.

Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25:1965–1978. <https://doi.org/10.1002/joc.1276>

Ho MD, Rosas JC, Brown KM, Lynch JP (2005) Root architectural tradeoffs for water and phosphorus acquisition. *Functional Plant Biology*, 32(8):737-748. <https://doi.org/10.1071/FP05043>

Inckot RC, Bona C, Souza LAD, Santos GDO (2008) Anatomia das plântulas de *Mimosa pilulifera* (Leguminosae) crescendo em solo contaminado com petróleo e solo biorremediado. *Rodriguésia*, 59(3):513-524.

Inckot RC, Dos Santos GDO, Bona C, De Souza LA (2023) Germination and post-seminal development of *Mimosa* L.(Fabaceae) in diesel oil-contaminated soil. *Bulletin of*

Environmental Contamination and Toxicology, 110(1):18. <https://doi.org/10.1007/s00128-022-03668-3>

Jáquez-Ríos MP, Sandoval-Zapotitla E (2010) VIII Raíz. En: Azcárraga RMR, Jacques-Ríos MP, Bonfil-Campos A, Sandoval-Zapotitla E. Atlas de anatomía vegetal. Ediciones Cuautitlán FESC UNAM. pp.133-148.

Kalengamaliro NE, Volenec JJ, Cunningham SM, Joern BC (1997) Seedling development and deposition of starch and storage proteins in alfalfa roots. *Crop Science*, 37(4): 1194-1200.

Karabourniotis G, Liakopoulos G, Nikolopoulos D, Bresta P (2020) Protective and defensive roles of non-glandular trichomes against multiple stresses: structure–function coordination. *Journal of Forestry Research*, 31:1–12 <https://doi.org/10.1007/s11676-019-01034-4>

Kelly CK, Beerling DJ (1995) Plant life form, stomatal density and taxonomic relatedness: a reanalysis of Salisbury (1927). *Functional Ecology*, 9:422-431.

Keshavarzi M, Zare G (2006) Anatomical study of *Salicornieae* Dumort. (*Chenopodiaceae* Vent.). *International Journal of Botany*, 2(3):278-285.

Koch K, Bhushan B, Barthlott W (2009) Multifunctional surface structures of plants: an inspiration for biomimetics. *Progress in Materials Science*, 54(2):137-178. <https://doi.org/10.1016/j.pmatsci.2008.07.003>

Lawson T, Matthews J (2020) Guard cell metabolism and stomatal function. *Annual Review of Plant Biology*, 71(1):273-302. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050718-100251>

Legume Phylogeny Working Group (LPWG) (2017) A new subfamily classification of the Leguminosae based on a taxonomically comprehensive phylogeny. *Taxon*, 66(1):44–77. <https://doi.org/10.12705/661.3>

Legume Phylogeny Working Group (LPWG) (2025). The World Checklist of Vascular Plants (WCVP): Fabaceae (R. Govaerts, ed.; 2025, v.6). Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, United Kingdom. <https://doi.org/10.15468/mvhaj3> (Accessed 23.01.2025)

Lewis G, Schrire B, Mackinder B, Lock M [eds] (2005) Legumes of the World. Royal Botanic Gardens, Kew, United Kingdom, 577 pp.

Lima MPMD (1985) Morfología dos frutos e sementes dos gêneros da tribo Mimoseae (Leguminosae-Mimosoideae) aplicada à sistemática. *Rodriguésia*, 37(62):53-78. <https://doi.org/10.1590/2175-78601985376206>

Liu C, He N, Zhang J, Li Y, Wang Q, Sack L, Yu G (2018) Variation of stomatal traits from cold temperate to tropical forests and association with water use efficiency. *Functional Ecology*, 32:20–28. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12973>

Liu C, Sack L, Li Y, Zhang J, Yu K, Zhang Q, He N, Yu, G. (2023) Relationships of stomatal morphology to the environment across plant communities. *Nature Communications*, 14(1):6629. <https://doi.org/10.1038/s41467-023-42136-2>

Loza-Cornejo S, Terrazas T (2011) Morfo-anatomía de plántulas en especies de Pachycereae: ¿Hasta cuándo son plántulas? *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, (88):1-13.

Luckow M (2002) Anatomical features of the leaves in the *Dichrostachys* group (Leguminosae: Mimosoideae) and their utility for phylogenetic studies. *Systematic Botany*, 27(1):29-40. <https://doi.org/10.1043/0363-6445-27.1.29>

Luomala E-M, Laitinen K, Sutinen S, Kellomäki S, Vapaavuori E (2005) Stomatal density, anatomy and nutrient concentrations of Scots pine needles are affected by elevated CO₂ and temperatura. *Plant, Cell and Environment*, 28:733–749. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2005.01319.x>

Malla LM, Gallego L, Villamil S, Mújica MB (1998) Arquitectura foliar de tres géneros monotípicos Sudamericanos de Fabaceae. *Darwiniana*, 35(1-4):1-8.

Marchiori JNC, Muñoz GBD (1997) Estudio anatómico do xilema secundário de *Mimosa trachycarpa* Benth. *Ciência Rural*, 27:223-228.

Martínez-Bernal A, Grether R (2006). *Mimosa*. En: Grether R, Martínez-Bernal A, Luckow M, Zarate S. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Mimosaceae, Tribu Mimoseae. 44:42-108.

Martínez-Bernal A, Grether R, González-Amaro RM (2008). *Mimosa*. En: Martínez-Bernal A, Grether R, González-Amaro RM. Flora de Veracruz, Leguminosae I, Mimosoideae *Mimosa* 147:9-126.

Matilla A (2004) Ecofisiología de la germinación de semillas. En: Sánchez A, Reigosa-Roger MJ, Pedro-Bonjoch N. La ecofisiología Vegetal: Una ciencia de síntesis. pp. 1901–922. Thomson-Paraninfo, España.

Mendes TP, Simon MF, Alonso AA, da Silva MJ (2021) *Mimosa brevicalyx* (Leguminosae-Caesalpinioideae): a new species based on molecular, anatomical, and morphological data. *Plant Systematics and Evolution*, 307(3):32. <https://doi.org/10.1007/s00606-021-01745-4>

Metcalf CR, Chalk L (1979) Anatomy of the dicotyledons. Vol I. Systematic anatomy of leaf and stem, with a brief history of the subject. Oxford, London. 276pp.

Montaño-Arias SA, Camargo-Ricalde SL, Grether R (2016) Anatomía de la madera de tres especies de *Mimosa* (Leguminosae-Mimosoideae) distribuidas en México. *Madera y Bosques*, 22(1):191-202.

Montaño-Arias SA, Camargo-Ricalde SL, Grether R (2018) Complejos estomáticos de veinticuatro taxa de *Mimosa* (Leguminosae) presentes en México. *Acta Botanica Mexicana*, 122:97–107. <https://doi.org/10.21829/abm122.2018.1260>

Montaño-Arias SA, Camargo-Ricalde SL, Grether R, Díaz-Pontones D (2015) Effect of scarification and temperature on seed germination of two Mexican species of *Mimosa* (Leguminosae-Mimosoideae). *Botanical Sciences*, 93(3):649-659. <https://doi.org/10.17129/botsci.185>

Montaño-Arias SA, Camargo-Ricalde SL, Grether R, Díaz-Pontones D (2017) Ecoanatomía de la madera de dos taxa mexicanos del género *Mimosa* (Leguminosae-Mimosoideae). *Acta Botanica Mexicana*, (118):105-120. <https://doi.org/10.21829/abm118.2017.1203>

Montaño-Arias SA, Camargo-Ricalde SL, Grether R, Díaz-Pontones D (2022) Seed morphology, anatomy and histochemistry in two Mexican species of *Mimosa* (Leguminosae, mimosoid clade). *Flora*, 286, 151970. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2021.151970>

Montaño-Arias SA, Camargo-Ricalde SL, Pérez-Olvera CDLP (2013) Ecoanatomía de los elementos de vaso de la madera de cinco especies del género *Mimosa* (Leguminosae-Mimosoideae). *Botanical Sciences*, 91(1):1-10.

Montaño-Arias SA, Grether R, Camargo-Ricalde SL, Flores-Olvera MH (2020) Comparative wood anatomy of eight tree species of *Mimosa* sect. *Batocaulon* (Leguminosae)

distributed in Mexico and their taxonomic implications. *Phytotaxa*, 428(3):209-227. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.428.3.3>

Montaño-Arias SA, Zavaleta-Mancera HA, Camargo-Ricalde SL, Grether R (2021) Effect of seed age on germination, seedling survival and growth of *Mimosa luisana* (Leguminosae). *Trees*, 35(1):231-239. <https://doi.org/10.1007/s00468-020-02031-5>

Monteiro JM, Albuquerque UPD, Araújo EDL, Amorim ELCD (2005) Taninos: uma abordagem da química à ecologia. *Química nova*, 28:892-896. <https://doi.org/10.1590/S0100-40422005000500029>

Morales M, Grohar MC, Rosenfeldt S, Fortunato RH (2019) A new species of *Mimosa* section *Mimosa* (Leguminosae) from the Paraguayan Cerrado. *Phytotaxa*, 401(1):024-032. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.401.1.2>

Morales M, Wulff AF, Fortunato RH, Poggio L (2014) Chromosome studies in southern species of *Mimosa* (Fabaceae, Mimosoideae) and their taxonomic and evolutionary inferences. *Plant Systematics and Evolution*, 300:803-817. <https://doi.org/10.1007/s00606-013-0920-9>

Muir CD (2018) Light and growth form interact to shape stomatal ratio among British angiosperms. *New Phytologist*, 218:242–252. <https://doi.org/10.1111/nph.14956>

NCSS (2020) Statistical Software. NCSS, LLC. Kaysville, Utah, USA, [ncss.com/software/ncss](https://www.ncss.com/software/ncss).

Oliveira JHGD, Iwazaki MC Oliveira DMT (2014) Morfologia das plântulas, anatomia e venação dos cotilédones e eofilos de três espécies de *Mimosa* (Fabaceae, Mimosoideae). *Rodriguésia*, 65:777-789. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201465315>

Palacio FX, Apodaca MJ, Crisci JV (2020) Análisis multivariado para datos biológicos. Teoría y su aplicación utilizando el lenguaje R. Fundación de Historia Natural Felix de Azara, Buenos Aires. 265pp.

Pande M, Pathak A (2010) Preliminary pharmacognostic evaluations and phytochemical studies on roots of *Mimosa pudica* (Lajvanti). International Journal of Pharmaceutical Sciences Review and Research, 1(1):50-52.

Panteris E, Apostolakos P, Galatis B (1994) Sinuous ordinary epidermal cells: behind several patterns of waviness, a common morphogenetic mechanism. New Phytologist, 127(4):771-780.

Parshuram ZA, Harrison TL, Simonsen AK, Stinchcombe JR, Frederickson (2022) Nonsymbiotic legumes are more invasive, but only if polyploid. New Phytologist, 237:758–765. <https://doi.org/10.1111/nph.18579>

Pavón NP, Ballato-Santos J, Pérez-Pérez C (2011) Germinación y establecimiento de *Mimosa aculeaticarpa* var. *biuncifera* (Fabaceae-Mimosoideae). Revista Mexicana de Biodiversidad, 82(2):653-661.

Piñol MT, Palazón J, Cusidó RM (2008) Introducción al metabolismo secundario. En: Azcón-Bieto J y Talón M (coord.) Fundamentos de fisiología vegetal, 2nd edn. McGraw-Hill Interamericana, Madrid, pp 323-348.

Polania JA, Rao IM, Beebe S, García R (2009) Desarrollo y distribución de raíces bajo estrés por sequía en frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.) en un sistema de tubos con suelo. Agronomía Colombiana, 27(1):25-32.

Queiroz LP, Koenen EJM, Hughes CE, Luckow M, Lewis GP, Ringelberg JJ, Bruneau A (2024) 9. Tribe Mimoseae. En: Bruneau A, Queiroz LP, Ringelberg JJ (eds) Advances in

Legume Systematics 14. Classification of Caesalpinioideae. Part 2: Higher-level classification. *Phyto-Keys*, 240:201–206. <https://doi.org/10.3897/phytokeys.240.101716>

Rasband WS (1997-2018) ImageJ. U. S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA, <https://imagej.nih.gov/ij/>.

Rivera P, Villaseñor JL, Terrazas T (2013) El aparato estomático de Asteraceae y su relación con el aumento de CO₂ atmosférico en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 84(2):499-508. <https://doi.org/10.7550/rmb.30933>

Roth I (1968) *Organografía comparada de las plantas superiores*. Universidad Central de Venezuela, Ediciones de la Biblioteca. Caracas, Venezuela. 245 pp.

Rudall P (2007) *Anatomy of flowering plants: An introduction to structure and development*. Cambridge University Press, Cambridge. 145 pp.

Ruzin SE (1999) *Plant microtechnique and microscopy*. Oxford University Press, Oxford, New York, 336 pp.

Rzedowski J (1978) *Vegetación de México*, 1st edn. Editorial Limusa S. A, México. 492pp.

Sack L, Scoffoni C (2013) Leaf venation: structure, function, development, evolution, ecology and applications in the past, present and future. *New Phytologist*, 198(4):983-1000. <https://doi.org/10.1111/nph.12253>

Salisbury EJ (1927) On the causes and ecological significance of stomatal frequency, with special reference to the woodland flora. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 216(431–439):1–65. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000520>

Sánchez-Díaz M, Aguirreolea J (2008) Transpiración y control estomático. En: Azcón-Bieto J, Talón M (Coord) Fundamentos De Fisiología Vegetal. McGraw-Hill Interamericana de España. Universidad de Barcelona. pp 41-56.

Sandoval-Zapotitla E (2005) Técnicas aplicadas al estudio de la anatomía vegetal (Vol. 38). UNAM, D.F., México, 278 pp.

Silva JRD (2011) Morfo-anatomia de sistemas subterrâneos de Leguminosae lenhosas do Chaco brasileiro. Dissertação de mestrado. Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Brasil.

Silva SJB, Nogueira LHP, Sartori ÂLB, Arruda RCO (2025) Comparative anatomy of leaflets of *Mimosa* L. (Fabaceae, Mimoseae): contributions to taxonomy. Botanical Journal of the Linnean Society, boaf044. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boaf044>

Simon MF, Grether R, de Queiroz LP, Särkinen TE, Dutra VF, Hughes CE (2011) The evolutionary history of *Mimosa* (Leguminosae) Toward a phylogen of the sensitive plants. American Journal of Botany, 98(7):1201–1221.

Skogen K.A, Senack L, Holsinger KE (2010) Dormancy, small seed size and low germination rates contribute to low recruitment in *Desmodium cuspidatum* (Fabaceae). Journal of the Torrey Botanical Society, 137(4):355-365.

Smith DL, Scott RC (1995) Cotyledon venation patterns in the Leguminosae: Mimosoideae. Botanical Journal of the Linnean Society, 119(3):213-243.

Strock CF, Lynch JP (2020) Root secondary growth: an unexplored component of soil resource acquisition. Annals of Botany, 126(2):205-218. <https://doi.org/10.1093/aob/mcaa068>

Torii KU (2021) Stomatal development in the context of epidermal tissues. Annals of Botany, 128(2):137-148. <https://doi.org/10.1093/aob/mcab052>.

Valiente-Banuet A, Ezcurra E (1991) Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacan Valley, Mexico. *Journal of Ecology*, 79:961–971. <https://doi.org/10.2307/2261091>

Velázquez Castañeda V (2019) Análisis filogenético del género *Mimosa* sect. Batocaulon: series Acanthocarpaceae, Boreales y Distachyae (Leguminosae), basado en datos moleculares. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma Metropolitana. Ciudad de México, México

Velázquez-Castañeda V, Grether R, Arias S, Martínez M (2024) Estimation of divergence times and reconstruction of ancestral morphological characters of the genus *Mimosa* (Leguminosae, Caesalpinioideae). *Systematic Botany*, 49(3):522-546. <https://doi.org/10.1600/036364424X17267811220443>

Wang T, Si Y, Dai H, Li C, Gao C, Dong Z, Jiang L (2020) Apex structures enhance water drainage on leaves. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117(4):1890-1894. <https://doi.org/10.1073/pnas.1909924117>

Woodward FI, Lake JA, Quick WP (2002) Stomatal development and CO₂: ecological consequences. *The New Phytologist*, 153(3):477-484. <https://doi.org/10.1046/j.0028-646X.2001.00338.x>

Yule TS (2012) Anatomia do sistema subterrâneo em leguminosas herbáceas e sub-arbustivas do Chaco brasileiro. Dissertação de mestrado. Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Brasil.

Zhao WL, Siddiq Z, Fu PL, Zhang JL, Cao KF (2017) Stable stomatal number per minor vein length indicates the coordination between leaf water supply and demand in three leguminous species. *Scientific Reports*, 7:2211. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-02448-y>

Zhong M, Cerabolini BEL, Castro-Díez P, Puyravaud J-P, Cornelissen JHC (2020)
Allometric co-variation of xylem and stomata across diverse woody seedlings. *Plant, Cell and Environment*, 43:2301-2310. <https://doi.org/10.1111/pce.13826>

ANEXO 1.

Características morfoanatómicas consideradas en el análisis de conglomerados y en el análisis de escalamiento multidimensional no paramétrico (NMDS) registradas en los folíolos de las siete especies de *Mimosa* estudiadas, *Caracteres considerados en el análisis de correspondencia canónica correlacionados con el hábito, el número cromosómico y las variables bioclimáticas ($p < 0.05$)

#	Caracteres	<i>M. aculeaticarpa</i> var. <i>aculeatiacarpa</i>	<i>M. biuncifera</i>	<i>M. benthamii</i> var. <i>benthamii</i>	<i>M. monanctristra</i>	<i>M. similis</i>	<i>M. pigra</i> var. <i>pigra</i>	<i>M. affinis</i>
Morfoanatomía del folíolo								
1*	Ápice del folíolo obtuso	1	1	0	0	0	0	1
2*	Ápice del folíolo mucronado o mucronulado	0	0	1	0	1	1	1
3*	Margen del folíolo ciliado	1	1	1	1	1	0	0
4*	Margen del folíolo setoso	0	0	0	0	0	1	1
5	Vena principal prominente en la superficie abaxial del folíolo	0	0	1	1	0	0	0
6	Células epidérmicas poligonales alargadas	0	0	1	0	1	1	0
7*	Células epidérmicas con paredes anticlinales con apariencia de S	1	1	0	1	0	1	0
8	Células epidérmicas con paredes anticlinales con apariencia de S y U	0	0	0	0	1	0	1
9*	Estomas anisocíticos	1	1	0	1	1	1	0
10*	Estomas anisocíticos y anomocíticos	0	0	1	0	0	0	0
11*	Folíolos anfiestomáticos	1	1	0	1	1	1	1
12*	Folíolos anfiestomáticos e hipostomáticos	0	0	1	0	0	0	0
13	Estomas paralelos sobre la vena principal	1	1	0	0	0	0	0
14*	Tricomas no glandulares, simples, unicelulares, cortos y gruesos	1	1	0	0	0	1	0
15*	Tricomas no glandulares, simples, multicelulares, largos y gruesos	0	0	0	0	0	1	0
16*	Tricomas no glandulares, simples, multicelulares, multiseriados, y tricomas glandulares, simples con una cabeza multicelular	0	0	0	0	0	1	1

17*	Tricomas no glandulares, simples, unicelulares, micropapilados	1	1	0	1	0	0	0
18*	Células epidérmicas con paredes periclinales externas tabulares	1	1	1	0	0	1	1
19*	Células epidérmicas con paredes periclinales externas cupulares	1	0	0	1	1	1	1
20	Células epidérmicas con paredes periclinales externas con apariencia de papila	0	0	1	1	0	0	1
21*	Células epidérmicas con paredes periclinales externas cónicas	0	0	0	0	0	0	1
22*	Estomas al mismo nivel de la epidermis	0	0	0	0	0	0	1
23*	Estomas al mismo nivel de la epidermis o ligeramente hundidos	1	1	1	1	1	1	0
24*	Estomas por arriba del nivel de la epidermis, al mismo nivel o ligeramente hundidos	0	1	0	0	0	0	0
25*	Mesofilo isobilateral	1	1	1	1	1	1	0
26*	Mesofilo dorsiventral	0	0	0	0	0	0	1
27*	Depósitos orgánicos en las células epidérmicas, el parénquima en empalizada, parénquima esponjoso y vainas de los haces vasculares	1	1	1	0	0	1	0
28	Depósitos orgánicos solo en el parénquima en empalizada	0	0	0	0	1	0	0
29*	Cristales prismáticos en el mesofilo adyacente a la epidermis	0	0	1	0	0	0	0
30*	Vaina de los haces vasculares de las venas secundarias con depósitos orgánicos y cristales	1	1	1	0	0	0	0
31*	Vaina de los haces vasculares de las venas secundarias sin depósitos orgánicos ni cristales	0	0	0	1	1	1	1
Vena principal								
32	Pliegues cuticulares sobre la vena principal	1	0	0	0	0	0	0
33*	Células epidérmicas con paredes periclinales externas tabulares y hemiesféricas sobre la vena principal	1	1	1	0	0	0	0
34*	Células epidérmicas con paredes periclinales externas cupulares y hemiesféricas sobre la vena principal	0	0	0	1	1	0	1
35*	Células epidérmicas con paredes periclinales externas convexas sobre la vena principal	0	0	0	0	0	1	0
36	Parénquima en empalizada continuo adyacente a la superficie adaxial del folíolo	0	1	0	0	0	0	0
37	Parénquima esponjoso continuo en la región de la vena principal	1	1	0	0	0	0	0

38	Vaina del haz vascular de la vena principal extendiéndose hacia la superficie abaxial	0	0	0	1	1	0	0
39*	Haz vascular de la vena principal elíptico	0	0	0	1	1	1	1
40*	Haz vascular de la vena principal elíptico u ovado	1	1	0	0	0	0	0
41*	Haz vascular de la vena principal ovado	0	0	1	0	0	0	0
42	Haz vascular de la vena principal elíptico, ovado o circular	0	1	0	0	0	0	0
Patrones de venación								
43*	Venación de primer orden pinnada	1	1	1	1	1	0	1
44*	Venación de primer orden paralelógrama	0	0	0	0	0	1	0
45*	Vena principal de grosor masivo	1	1	1	0	0	1	0
46*	Vena principal de grosor fuerte	0	0	0	1	1	0	1
47*	Vena principal con recorrido recto	1	1	1	0	0	1	1
48	Vena principal con recorrido ligeramente sinuoso	0	0	0	1	1	0	0
49*	Vena principal que termina en el ápice	0	0	1	0	0	1	1
50	Vena principal que termina antes del ápice	0	1	0	0	1	0	0
51*	Vena principal que termina antes o en el ápice	1	0	0	1	0	0	0
52	Vena principal que termina en un grupo de traqueidas convencionales	1	0	0	0	0	0	0
53*	Vena principal que termina en un grupo de traqueidas dilatadas	0	1	0	1	1	0	0
54*	Vena principal sin ramificaciones apicales	0	0	0	0	0	1	1
55*	Vena principal con ramificaciones apicales	1	1	1	1	1	0	0
56*	Ramificaciones apicales de la vena principal solo con traqueidas dilatadas	0	0	1	0	0	0	0
57*	Ramificaciones apicales de la vena principal con traqueidas convencionales y dilatadas	1	1	0	1	1	0	0
58*	Ramificaciones apicales de la vena principal lineares	1	1	0	1	0	0	0
59	Ramificaciones apicales de la vena principal ensanchadas	0	0	1	0	1	0	0
60*	Traqueoblastos en la vena principal	0	0	0	0	0	1	0
61*	Venas basales laterales en el lado basiscópico del folíolo dos o menos	1	1	1	1	1	0	0
62*	Venas basales laterales en el lado basiscópico del folíolo tres o más	0	0	0	0	0	1	1
63*	Una vena basal lateral en el lado acroscópico del folíolo	0	0	0	0	0	1	1
64*	Vena basal lateral ramificada adyacente a la vena principal	0	0	0	0	0	1	0

65*	Vena basal lateral adyacente a la vena principal formando el primer arco en el lado basiscópico	1	1	1	1	1	0	1
66*	Vena basal lateral externa formando un arco hacia la vena basal lateral adyacente a la vena principal, en el lado basiscópico del folíolo	1	1	1	1	1	0	0
67*	Vena basal lateral externa no forma arcos hacia la vena basal lateral adyacente a la vena principal, en el lado basiscópico del folíolo	0	0	0	0	0	1	1
68*	Venación secundaria camptodroma-broquidódroma	1	1	1	1	1	0	1
69*	Venas secundarias conectando con las basales laterales en la venación de tipo paralelógrama	0	0	0	0	0	1	0
70*	Venas secundarias de grosor moderado	1	1	1	0	0	1	1
71	Venas secundarias delgadas	0	0	0	1	1	0	0
72*	Traqueoblastos en las venas terciarias	0	0	0	0	1	1	1
73*	Vénulas de las areolas simples	0	1	1	0	0	0	0
74	Vénulas de las areolas simples o una vez ramificadas	1	0	0	1	0	1	1
75	Vénulas de las areolas simples, una o dos veces ramificadas	0	0	0	0	1	0	0
76	Vénulas de las areolas finalizando en traqueidas convencionales	1	1	1		1		1
77*	Vénulas de las areolas finalizando en traqueidas convencionales o dilatadas	0	0	0	1	0	1	0
78*	Traqueidas con engrosamientos helicoidales	0	0	1	0	0	1	1
79	Traqueidas con engrosamientos helicoidales y punteaduras escalariformes	1	1	0	1	1	0	0
80	Traqueidas con engrosamientos helicoidales y punteaduras escalariformes o reticuladas	1	1	0	0	0	0	0
81	Venación última marginal formando arcos, pero incompleta en algunas áreas	1	1	0	0	0	0	0
82*	Venación última marginal formando arcos completos	0	0	1	0	0	0	0
83*	Venación última marginal fimbriada	0	0	0	0	0	1	1
84	Venación última marginal incompleta	0	0	0	1	1	0	0
85*	Agregados de traqueidas cerca del margen del folíolo	0	0	1	0	0	0	0
86*	Vénulas lineares cerca del margen del folíolo	1	1	0	1	0	0	0
87*	Vénulas anchas cerca del margen del folíolo	1	0	1	0	1	0	0

88	Vénulas globulares cerca del margen del folíolo	0	0	0	0	1	0	0
89*	Vainas de los haces vasculares evidentes en todos los órdenes de venación	1	1	1	1	1	0	0
90*	Vainas de los haces vasculares evidentes solo en el primer y segundo orden de venación	0	0	0	0	0	1	1
91*	Vainas de los haces vasculares compuestas por células lobadas	1	1	1	1	1	0	0
92*	Vainas de los haces vasculares compuestas por células poligonales	0	0	0	0	0	1	1
Caracteres mensurables								
93	Anchura de la vena principal > 81 μm	1	0	1	0	0	0	1
94	Anchura de la vena principal 70-80 μm	0	1	0	1	0	1	0
95	Anchura de la vena principal < 70 μm	0	0	0	0	1	0	0
96*	Anchura del folíolo > 2 mm	0	0	0	0	1	0	1
97*	Anchura del folíolo 1-2 mm	1	0	1	0	1	1	0
98	Anchura del folíolo < 2 mm	0	1	0	0	0	0	0
99*	Grosor del mesofilo > 90 μm	1	1	1	1	1	1	0
100*	Grosor del mesofilo < 90 μm	0	0	0	0	0	0	1
101*	Grosor de la epidermis adaxial > 15 μm	1	1	0	0	0	0	1
102*	Grosor de la epidermis adaxial < 15 μm	0	0	1	1	1	1	0
103	Grosor de la epidermis abaxial > 15 μm	1	1	0	0	0	0	0
104*	Grosor de la epidermis abaxial < 15 μm	0	0	1	1	1	1	1
105	Grosor de la cutícula adaxial > 2 μm	0	1	0	0	0	1	0
106*	Grosor de la cutícula adaxial 1-2 μm	1	0	1	0	1	0	0
107*	Grosor de la cutícula adaxial < 1 μm	0	0	0	1	0	0	1
108	Grosor de la cutícula abaxial > 2 μm	0	1	0	0	0	0	0
109*	Grosor de la cutícula abaxial 1-2 μm	1	0	1	0	1	1	0
110*	Grosor de la cutícula abaxial < 1 μm	0	0	0	1	0	0	1
111*	Grosor del folíolo > 140 μm	1	1	1	0	1	0	0
112*	Grosor del folíolo < 140 μm	0	0	0	1	0	1	1

ANEXO 2.

Densidad estomática registrada en cada superficie en la zona central de los folíolos de *Mimosa*. Ad=adaxial, Ab=abaxial

Individuo	Folíolo	<i>M. aculeaticarpa</i> var. <i>aculeaticarpa</i>		<i>M. affinis</i>		<i>M. benthamii</i> var. <i>benthamii</i>		<i>M. biuncifera</i>		<i>M. monancistra</i>		<i>M. pigra</i> var. <i>pigra</i>		<i>M. similis</i>	
		Ad	Ab	Ad	Ab	Ad	Ab	Ad	Ab	Ad	Ab	Ad	Ab	Ad	Ab
1	1	16	43	39	206	113	14	52	53	104	105	240	171	56	31
	2	42	65	23	153	128	43	36	45	88	99	215	222	39	26
	3	18	60	14	153	57	74	59	71	59	54	213	220	57	42
	4	25	70	24	128	107	63	43	35	100	124	202	285	38	64
	5	23	73	10	161	100	58	75	60	71	110	248	103	73	63
2	1	23	38	33	92	94	163	17	62	67	78	286	62	57	35
	2	35	48	34	97	190	17	20	51	57	60	100	288	77	76
	3	34	33	26	87	71	86	14	56	101	104	102	302	59	72
	4	36	30	43	43	78	75	18	53	47	61	306	127	74	85
	5	28	41	19	92	107	79	21	57	69	85	141	356	38	77
3	1	28	40	17	145	94	61	21	75	67	85	69	74	110	91
	2	41	49	7	90	73	70	26	55	49	80	85	212	82	112
	3	19	31	50	121	135	63	22	60	52	65	69	79	93	92
	4	30	17	25	159	115	50	20	55	32	67	91	186	89	80
	5	34	35	48	111	145	25	34	55	55	62	194	201	121	90
4	1	32	46	30	98	3	150	35	57	57	65	187	288	57	54
	2	13	37	48	101	8	146	55	69	58	80	95	326	73	74
	3	28	34	23	104	32	143	26	69	77	67	78	326	50	80
	4	24	33	16	106	48	165	22	55	62	61	102	319	72	79
	5	31	45	50	73	35	137	24	60	58	79	100	323	56	45
5	1	24	34	53	144	40	113	69	96	127	102	184	281	67	56
	2	28	28	79	131	9	134	61	125	133	113	113	264	64	61
	3	40	32	107	141	14	153	66	101	47	62	87	321	36	73
	4	26	27	69	89	33	147	61	102	71	134	108	281	55	73
	5	33	92	102	134	5	168	56	59	70	94	158	301	72	67

ANEXO 3.

Densidad de células epidérmicas registrada en cada superficie en la zona central de los folíolos de *Mimosa*. Ad=adaxial, Ab=abaxial

Individuo	Folíolo	<i>M. aculeaticarpa</i> var. <i>aculeaticarpa</i>		<i>M. affinis</i>		<i>M. benthamii</i> var. <i>benthamii</i>		<i>M. biuncifera</i>		<i>M.</i> <i>monancistra</i>		<i>M. pigra</i> var. <i>pigra</i>		<i>M. similis</i>	
		Ad	Ab	Ad	Ab	Ad	Ab	Ad	Ab	Ad	Ab	Ad	Ab	Ad	Ab
1	1	464	522	392	304	1202	2217	820	755	804	876	1312	916	940	1195
	2	440	558	388	234	2152	2307	794	804	765	763	1936	2000	961	1023
	3	540	514	560	260	2664	2814	818	861	837	686	1104	660	576	612
	4	558	594	316	298	2421	2124	794	656	644	668	752	649	1584	1192
	5	606	617	420	198	2416	2458	532	620	496	688	900	945	592	681
2	1	623	566	288	192	2207	2113	619	806	794	647	634	755	1392	1372
	2	460	520	273	278	2684	2016	588	681	536	517	715	724	696	960
	3	433	420	304	196	2288	2928	526	620	720	608	432	1064	724	776
	4	546	507	220	197	3120	3120	360	356	872	900	620	540	625	756
	5	534	461	335	217	3209	2880	344	308	586	516	596	1112	612	605
3	1	351	448	504	304	2576	2895	556	580	344	388	1160	1021	636	532
	2	505	480	429	320	4321	3364	452	548	440	452	1206	1503	664	676
	3	393	465	428	176	2592	3426	440	456	488	492	1040	944	658	689
	4	517	417	396	248	3528	4128	380	476	332	412	832	1328	588	540
	5	481	427	421	421	2736	2624	447	620	260	328	772	476	596	643
4	1	586	489	304	252	2448	2381	548	496	456	580	609	664	296	289
	2	438	427	289	212	2489	2318	612	712	628	460	560	780	668	671
	3	707	775	305	207	2756	2689	572	716	421	503	676	644	450	570
	4	558	585	288	188	2513	2324	384	464	396	456	648	655	836	876
	5	442	448	263	208	2786	2451	436	448	596	380	416	876	356	484
5	1	624	532	415	228	2856	2703	1264	1204	656	508	443	888	603	660
	2	552	543	345	164	2495	2358	1552	1088	624	544	596	836	536	600
	3	542	528	296	204	2987	2812	1680	1429	304	448	600	957	588	660
	4	383	466	246	244	2401	2354	1627	1124	592	503	621	698	628	644
	5	509	671	276	188	2589	2503	1495	1473	420	501	628	758	940	948

ANEXO 4.

Longitud de las células guarda de los estomas (μm) registrada en cada superficie de los folíolos de *Mimosa*. Ad=adaxial, Ab=abaxial

Individuo	Folíolo	<i>M. aculeaticarpa</i> var. <i>aculaticarpa</i>		<i>M. affinis</i>		<i>M. benthamii</i> var. <i>benthamii</i>		<i>M. biuncifera</i>		<i>M. monancistra</i>		<i>M. pigra</i> var. <i>pigra</i>		<i>M. similis</i>	
		Ad	Ab	Ad	Ab	Ad	Ab	Ad	Ab	Ad	Ab	Ad	Ab	Ad	Ab
1	1	27.1	22.1	16.1	19.5	13.7	19.2	28.8	26.8	20.4	22.2	16.6	17.6	20.5	22.5
		28.8	24.5	17.0	20.6	15.8	20.3	29.2	20.8	18.6	20.2	16.3	16.4	20.0	17.5
		22.5	27.1	18.8	19.8	15.0	19.4	25.5	26.0	18.5	23.1	15.6	16.6	18.4	19.1
		23.3	25.3	16.7	17.9	17.3	17.6	23.9	23.8	21.3	19.9	16.3	15.4	22.2	16.9
		24.4	22.4	18.7	17.2	19.5	19.3	24.3	24.5	21.5	19.0	19.5	16.6	22.0	15.0
	2	26.1	24.8	14.4	16.7	20.0	20.2	23.9	17.5	20.5	22.9	17.4	15.7	18.3	16.2
		26.3	23.0	18.9	20.9	15.2	20.0	28.6	24.2	21.1	24.8	17.1	15.1	14.0	19.0
		25.3	23.7	15.7	18.9	15.6	22.8	28.3	30.8	18.4	22.1	16.1	17.3	18.8	26.8
		28.0	26.5	18.2	18.0	14.7	22.7	30.3	28.9	18.4	19.2	15.6	15.9	21.7	23.9
		27.5	24.7	17.3	18.2	19.4	20.2	18.5	27.2	21.1	24.9	18.5	13.6	26.0	20.2
2	1	24.6	24.5	20.9	17.6	13.6	16.8	27.9	26.2	22.3	25.5	16.2	15.1	17.1	18.9
		24.0	22.9	17.6	16.6	13.1	15.9	26.5	25.4	21.4	23.6	15.1	13.9	19.7	15.8
		23.2	24.1	15.3	17.1	15.5	17.0	31.4	24.1	19.5	22.0	17.4	17.5	18.5	16.8
		24.0	24.3	17.4	17.8	15.1	16.4	28.1	26.4	19.6	24.7	16.5	17.7	19.2	16.3
		22.8	26.9	17.7	19.5	12.7	14.5	28.7	23.8	21.4	22.3	16.3	16.9	15.5	18.9
	2	25.8	25.6	16.4	17.5	16.5	19.6	30.2	26.1	23.0	22.8	16.9	16.2	18.7	17.4
		29.2	27.6	16.9	17.0	18.1	16.5	27.2	23.5	17.5	20.0	16.0	13.5	20.4	19.6
		28.5	25.2	19.8	15.2	18.1	22.6	27.8	26.7	17.9	22.4	16.8	14.4	22.0	22.9
		24.3	23.7	15.8	16.1	20.1	25.9	29.2	24.1	23.6	20.6	14.6	17.4	22.1	20.9
		28.1	23.8	15.8	15.3	16.0	19.6	30.3	23.4	21.0	20.3	16.6	16.4	19.9	18.8
3	1	28.5	28.1	18.8	19.9	16.2	18.7	25.3	21.9	26.5	20.3	13.2	15.7	20.8	19.5
		27.2	27.1	20.9	19.7	18.0	16.8	23.9	18.7	25.7	18.8	15.2	16.3	24.0	20.1
		27.6	28.0	17.4	17.5	17.8	17.4	28.9	19.5	24.7	20.6	15.4	14.8	21.3	19.7
		23.1	26.2	17.8	18.9	15.6	14.7	24.5	20.1	24.2	17.3	14.7	17.1	22.1	18.5
		26.8	28.4	19.4	19.2	17.6	17.2	24.3	29.0	25.3	22.8	17.6	15.4	21.1	16.0
	2	27.6	29.3	16.1	18.5	17.1	19.2	28.1	27.1	26.6	25.0	14.4	15.8	22.7	19.5
		28.5	26.8	19.4	19.1	15.6	18.5	28.5	20.1	23.8	23.5	14.8	16.9	19.1	18.7
		29.9	27.7	18.6	17.9	17.3	21.6	26.2	27.1	22.8	22.4	16.6	14.9	16.6	16.4
		27.0	26.5	18.2	19.9	13.6	18.4	29.7	27.9	24.5	24.3	16.3	18.9	20.1	21.8
		28.6	28.7	21.3	17.8	15.4	19.8	28.9	27.7	26.7	20.7	19.7	15.2	16.1	18.7
4	1	30.2	27.1	18.7	20.9	19.1	21.8	28.8	28.2	23.3	22.4	16.4	15.5	19.6	19.6
		26.4	28.6	17.8	17.4	16.9	18.2	27.2	27.8	23.3	21.6	17.1	14.7	20.5	16.4

		28.2	27.2	18.7	19.3	13.7	17.6	28.2	27.2	24.5	22.3	16.1	17.0	22.8	21.5
		27.4	28.3	21.4	19.8	15.8	12.9	28.6	26.1	21.2	23.3	18.2	17.2	21.6	19.2
		27.9	25.7	16.3	19.5	15.0	14.2	25.8	26.2	23.1	24.0	16.3	17.9	16.9	17.0
		26.1	25.6	18.8	17.8	18.1	14.4	29.2	24.3	25.8	25.4	17.6	17.3	24.7	23.1
		25.6	25.3	17.7	17.8	17.9	17.8	32.6	24.9	18.5	25.8	19.3	17.9	23.8	21.7
	2	28.7	22.7	16.3	18.4	21.2	17.5	30.4	25.0	22.9	24.8	17.2	16.8	23.7	19.3
		26.0	26.5	17.1	17.4	20.0	15.5	31.8	23.7	23.8	22.9	17.3	17.2	26.1	22.3
		26.8	27.7	18.3	17.8	17.4	16.1	28.3	24.9	20.1	23.5	15.9	19.2	25.4	23.3
		26.2	25.2	18.4	19.9	16.2	18.4	16.8	25.6	19.3	23.6	16.7	17.0	24.6	18.0
		28.1	24.2	18.0	17.5	16.1	15.5	18.4	30.8	16.1	25.7	15.3	15.6	18.1	15.4
	1	24.6	24.3	15.2	18.1	17.8	15.0	18.3	18.7	17.8	24.7	16.8	16.1	24.2	14.8
		29.7	24.1	15.9	19.0	15.2	14.9	17.4	21.3	20.0	25.0	17.7	17.2	19.9	16.0
		26.9	28.0	18.8	18.6	15.6	16.0	18.3	18.1	18.3	23.9	14.8	17.1	20.3	19.1
5		30.3	23.7	19.4	20.6	14.7	17.5	21.4	19.9	21.3	23.4	14.0	14.0	25.5	23.3
		27.8	29.0	17.5	15.3	19.4	17.7	19.6	19.9	22.4	22.0	13.5	14.7	24.6	20.2
	2	28.5	26.8	18.4	19.0	17.6	15.0	20.8	19.1	23.6	22.7	16.0	14.4	19.1	21.3
		25.4	27.6	18.7	18.2	13.8	14.6	20.6	19.7	20.1	22.4	14.4	15.8	28.8	24.9
		27.7	28.9	20.6	17.9	19.2	16.8	21.2	20.8	23.1	22.5	14.1	15.9	18.8	20.9

ANEXO 5. Artículos publicados



Ecological implications of stomatal density and stomatal index in the adult stage of *Mimosa* L. (Leguminosae, Caesalpinioideae)

Manuel Alberto Ayala-Ramos¹ · Susana Adriana Montaña-Arias² · Teresa Terrazas³ · Rosaura Grether²

Received: 23 September 2023 / Accepted: 9 November 2023
© The Author(s), under exclusive licence to Springer-Verlag GmbH Austria, part of Springer Nature 2023

Abstract

Differences in stomatal density (SD) and stomatal index (SI) are associated with the conditions of the environment in which they are distributed. *Mimosa* species are important elements in different plant communities, yet knowledge of the ecological implications of its stomatal characteristics is scarce. For this reason, SD and SI were determined in seven *Mimosa* species from different environments in this study. Five individuals per species were selected, and a sample of leaflets was obtained from each. Fifteen mature leaflets per individual were then extracted and observed by optical microscopy. SD, SI, epidermal cell density (ECD), and guard cell length (GCL) values were obtained. Differences between species were analyzed through a balanced analysis of variance test, and the correspondence between the stomatal characteristics and 21 climate variables was determined by canonical correspondence analysis. The species differed in all evaluated characteristics. It should be noted that only *M. affinis* showed differences between the leaflet surfaces. Both DE and ECD were negatively associated with altitude and solar radiation and positively with temperature and precipitation. SI was explained by temperature and seasonality of precipitation, and GCL by temperature oscillation and seasonality of precipitation. The results suggest that the stomatal characteristics of the leaflets confer resistance in the species to alterations in environmental conditions.

Keywords *Mimosa* · Epidermis · Stomatal density · Stomatal index · Different environments

Introduction

In plants, gas exchange is a process controlled by the number of stomata formed in the leaf epidermis; that is, by the density (SD) and size of the stomata (Papanatsiou et al. 2016; Torii 2021). During this exchange, the CO₂ necessary for photosynthesis is allowed to enter, while at the same time, water escapes into the atmosphere from the interior of the

tissues; thus, one of the functions of stomata is to ensure that the loss of water does not exceed its supply (Rudall 2007; Lawson and Matthews 2020).

In several families of angiosperms such as Brassicaceae Burnett (Woodward et al. 2002), Proteaceae Juss. (Drake et al. 2013), Poaceae Barnhart (Ganem et al. 2014), Rosaceae Juss., and Salicaceae Mirb. (Asamaa and Söber 2011), changes in the number of stomata have been observed, and these are associated with fluctuations in the environment in which the plants develop, e.g. light intensity (Naizaque et al. 2014), temperature, precipitation, atmospheric humidity, soil characteristics (Toral et al. 2010; Agurla et al. 2018), and ambient CO₂ concentration (Rivera et al. 2013). This allows for the regulation of water loss through assimilation of CO₂ and generation of increased photosynthetic activity resulting from the higher CO₂ uptake, without jeopardizing the plant's hydraulic integrity.

Stomata have a common origin and share space in the epidermis with other cell types such as trichomes and pavement cells (Torii 2021). Epidermal cell development can be modified by the amount of light received, which can change the number of stomata in the leaf epidermis

Handling Editor: Peter Nick

✉ Susana Adriana Montaña-Arias
sama@xanum.uam.mx

- ¹ Doctorado en Ciencias Biológicas y de La Salud, Universidad Autónoma Metropolitana, Ciudad de México, México
- ² Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad-Iztapalapa, Departamento de Biología, División de Ciencias Biológicas y de La Salud, Apdo. Postal 55-535, 09340 Ciudad de México, México
- ³ Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Coyoacán, Ciudad de México, CP 04510, México

Published online: 29 November 2023

Springer

(Carins-Murphy et al. 2016). Salisbury (1927) established a value that expresses the number of stomata regardless of other foliar characteristics such as leaf size or epidermal cell size, depending exclusively on the number of epidermal cells (ECD) and SD. He referred to this value as the stomatal index (SI). Woodward et al. (2002) indicates that, like SD, SI can be changed by environmental conditions, and that the number of stomata can be modified independently of changes in other leaf cell types.

These changes, observed in different families, have also been reported in Leguminosae Juss., one of the six most diverse plant families in the world, with a cosmopolitan distribution and diverse habits, distributed in practically all biomes, even in those that are most extreme (The Legume Phylogeny Working Group (LPWG) 2017). It has been reported that *Anthyllis vulneraria* L., *Glycine max* L., *Phaseolus vulgaris* L., *Trifolium repens* L., *Vicia faba* L., and *Ceratonia siliqua* L. show changes in SD at high CO₂ concentrations (Woodward and Kelly 1995). Similarly, Carins-Murphy et al. (2016) reported that in *Bauhinia purpurea* L. and in *Glycine max*, both SI and SD increase when the plants are grown under direct sunlight compared to those grown under shade.

Among the different groups that constitute the family Leguminosae, the mimosoid clade (previously subfamily Mimosoideae), now nested within subfamily Caesalpinioideae (The Legume Phylogeny Working Group (LPWG) 2017), shows the second-highest species diversity (The Legume Phylogeny Working Group (LPWG) 2013). In some members of this group such as *Pentaclethra macroloba* (Willd.) Kuntze, it has been reported that SD changes in association with atmospheric CO₂ concentration (Woodward and Kelly 1995). It should be noted that SD can vary according to leaflet surface area, as occurs in different species of *Neltuma* Raf. (= *Prosopis* L.) (Vilela 1996), or in *Vachellia aroma* (Gillies ex Hook. & Arn.) Seigler & Ebinger (= *Acacia aroma* Gillies ex Hook. & Arn.) (Hernández and Aramburri 2010).

Within the tribe Mimosae, the genus *Mimosa* is notable for its great diversity of habits and distribution in a wide variety of plant communities (Grether et al. 2015). In addition, it has been reported that several *Mimosa* species form resource islands (Camargo-Ricalde et al. 2010) and act as nurse plants for the individuals inhabiting these islands in the early stages of their development (Valiente-Banuet and Ezcurra 1991). However, knowledge about stomatal characteristics and their ecological implications in *Mimosa* is scarce; of the ca. 600 spp. that constitute the genus (Sauter 2019, cited in Jordão et al. 2021), SD or SI are only known in 11 species, eight of which are South American (Grohar et al. 2021) and three were collected in eastern Nigeria, although they have a wide distribution (Edeoga et al. 2008), which represents less than 2% of the total number of species.

As for the Mexican mimosas, Montaña-Arias et al. (2018) reported the stomatal complex type of 24 taxa, but their SD and SI values remain unknown.

Therefore, the aim of this study was to determine the stomatal density and stomatal index of seven *Mimosa* species, working under the premise that the SD and SI values would depend on the conditions of the environments in which the species develop.

Materials and methods

Selection of species

Mimosa aculeaticarpa Ort. var. *aculeaticarpa*, *M. affinis* B.L. Rob., *M. benthamii* J.F. Macbr. var. *benthamii*, *M. biuncifera* Benth., *M. monancistra* Benth., *M. pigra* L. var. *pigra*, and *M. similis* Britton & Rose were selected due to their different habits, leaflets of various shapes and sizes, and the fact that they establish in different environments and altitudes (Table 1).

Collection of plant material

Five adult individuals with similar characteristics were selected for each species. Since *Mimosa* species are characterized by their bipinnate, rarely unipinnate, leaves with one to many pairs of pinnae and each pinna with one to many pairs of leaflets, of various shapes and sizes (Grether 2023), in the present work it was determined that the leaflet should be the morphological unit for the study of the stomata.

The crown of each individual, in the arboreal and shrubby species, was divided into four quadrants from which the pinnae were taken, and these were later mixed to obtain a composite sample that would represent the variability of the individual. In the case of *M. affinis*, a decumbent herb, the complete leaves of all individuals were collected. The collected pinnae were fixed in FAA (Ruzin 1999). The fixed material was kept at room temperature in the Legume Biosystematics Laboratory at UAM-Iztapalapa, in Mexico City. The voucher specimens are deposited in the Herbario Metropolitano (UAMIZ) at Universidad Autónoma Metropolitana, campus Iztapalapa.

Selection and treatment of leaflets

Leaflets from the middle part of each pinna were selected; for leaves with more than two pairs of pinnae, the leaflets were taken from the central pinnae. The selected leaflets were washed with distilled water to remove excess FAA. They were subsequently placed in 10% commercial bleach for 4 to 72 h at room temperature. Once cleared, they were dehydrated in a series of alcohols (30–100%). Finally, they

Table 1 *Mimosa* species selected, geographic information, habit, plant communities, and climatic information. (AMT = Annual mean temperature and AP = Annual precipitation, from Cuervo-Robayo et al. (2014); SR = Solar radiation from Hijmans et al. (2005))

Species	State, coordinates, and altitude (masl)	Habit	Plant communities (Rzedowski 1978)	AMT (°C)	AP (mm)	SR (kJ m ⁻² dia ⁻¹)
<i>M. affinis</i>	Puebla 18°24'11.6" N 98°49'45.5" W, 996	Decumbent herb	Tropical deciduous forest	24.47	858	19,642
<i>M. aculeaticarpa</i> var. <i>aculeaticarpa</i>	Querétaro 20°48.406' N 100°30.6886' W, 2060	Shrub	Tropical deciduous forest	16.45	566	21,481
<i>M. bianciferu</i>	Querétaro 20°48'24.2" N 100°30'36.5" W, 2040	Shrub	Xerophytic scrubland	16.45	566	21,481
<i>M. monancistra</i>	Querétaro 20°48'24.7" N 100°30'41.8" W, 2040	Shrub	Xerophytic scrubland	16.45	566	21,481
<i>M. pigra</i> var. <i>pigra</i>	Veracruz 17°41'13.2" N 94°56'16.8" W, 250	Shrub	Grassland,	25.4	2036	18,674
<i>M. similis</i>	Querétaro 20°56'39.7" N 99°44'59.9" W, 1509	Shrub	Xerophytic scrubland	20.23	420	22,176
<i>M. benthamii</i> var. <i>benthamii</i>	Oaxaca 18°07.733" N 97°41.023" W, 1720	Tree	Tropical deciduous forest	19.01	517	18,791

were immersed in xylene for a few seconds before permanent slides were prepared using synthetic resin.

In each slide, five leaflets per individual were observed, for a total of 25 leaflets per species (175 leaflets in all). Using an optical microscope (Velab, VE-653) a photographic record was obtained, comprising 50 photomicrographs per species, of the central zone of both leaflet surfaces (10 photographs per individual). The photographs were taken at 10X magnification, equivalent to the observation of a surface area of 850 µm².

Calculation of stomatal index and stomatal density

In the photomicrographs, the number of stomata was counted (stomatal density or SD) as well as the number of epidermal cells (ECD) using the public-domain program ImageJ (Rasband 1997). The SD per species was obtained by calculating the mean number of stomata on each leaflet surface per individual. The stomatal index (SI) was obtained according to Salisbury (1927) using the following formula: $SI = (SD / (SD + ECD)) \times 100$, where SI = stomatal index, SD = stomatal density, and ECD = epidermal cell density.

Stomatal guard cell length

Two leaflets from each individual were chosen and, using the measuring tool of the ImageJ program (Rasband 1997),

guard cell length was obtained for five stomata selected at random from the central zone of each leaflet surface.

Statistical analysis

We tested for intraspecific differences using ANOVA ($p < 0.05$) but none were found. Subsequently, the data were analyzed with the Balanced Design Analysis of Variance test ($p < 0.05$) in the NCSS statistical package (NCSS 2020 Statistical Software 2020), considering the species and leaflet surface as factors, followed by a Tukey–Kramer test ($p < 0.05$) to assess the existence of statistically significant differences.

Since SD and stomatal size can be correlated with altitude (Alt) (Woodward et al. 2002), habit (Liu et al. 2018), chromosome number (Aryavand et al. 2003), and solar radiation (SR) (Naizaque et al. 2014; Carins-Murphy et al. 2016), a canonical correspondence analysis (CCA, $p < 0.05$; permutation test $N = 1000$) was performed between SD, ECD, SI, and GCL and 19 bioclimatic variables (Table 2), also, habit and chromosome number of each species, Alt and SR, using the PAST statistical package (Hammer et al. 2001).

The data for the 19 bioclimatic variables were obtained from the bioclimatic surface package for Mexico (Cuervo-Robayo et al. 2014); the SR values for the layer are available in the WorldClim database (Hijmans et al. 2005). The data for each collection point were obtained by intersecting the previously mentioned layers in the open-source application

Table 2 Bioclimatic variables considered in the canonical correspondence analysis (CCA) and their abbreviations

Variable	Abbreviation	Variable	Abbreviation
Habit		Mean temperature of the driest trimester (Bio 9)	MTDT
Chromosome number		Mean temperature of the warmest trimester (Bio 10)	MTWaT
Altitude	Alt	Mean temperature of the coldest trimester (Bio 11)	MTCT
Solar radiation	SR	Annual precipitation (Bio 12)	AP
Annual mean temperature (Bio 1)	AMT	Precipitation of the wettest period (Bio 13)	PWeP
Diurnal oscillation temperature (Bio 2)	DOT	Precipitation of the driest period (Bio 14)	PDP
Isothermality (Bio 3)	ISO	Seasonality of precipitation (Bio 15)	SP
Seasonality of temperature (Bio 4)	ST	Precipitation of the wettest trimester (Bio 16)	PWeT
Maximum temperature of the warmest month (Bio 5)	MTWaM	Precipitation of the driest trimester (Bio 17)	PDT
Maximum temperature of the coldest month (Bio 6)	MTCM	Precipitation of the warmest trimester (Bio 18)	PWaT
Annual temperature oscillation (Bio 7)	AOT	Precipitation of the coldest trimester (Bio 19)	PCT
Mean temperature of the wettest trimester (Bio 8)	MTWeT		

QGIS version 3.22.6 (QGIS Development Team). The chromosome number of each species was taken from Dahmer et al. (2011) and Morales et al. (2014). The Alt data were recorded at the time of the collection of the plant material.

Results

All species showed amphistomatic leaflets, and only *Mimosa benthamii* var. *benthamii* additionally displayed hypostomatic leaflets. Most species had paracytic and anisocytic stomata, and in *M. benthamii* var. *benthamii*, in addition to these, anomocytic stomata were found, the exception being *M. affinis* with only paracytic stomata (Fig. 1).

Stomatal density (SD) and epidermal cell density (ECD) The species showed statistically significant differences for SD and, in the case of *M. affinis*, also for leaflet surfaces ($F = 2.29$, $p = 0.048$). In all species, the highest SD was observed on the abaxial leaflet surface (Online Resource 1).

The results showed that the adaxial leaflet surface of *M. pigra* var. *pigra* had the highest SD, differing from the majority of the species except for *M. monanctra* and *M. similis*, while *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa* differed from *M. monanctra*. As for the abaxial surface, *M. pigra* var. *pigra* had the highest SD and differed from the rest of the species except *M. affinis*. *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa* showed the lowest SD and differed from *M. affinis*. No statistically significant differences were found among the rest of the species (Fig. 2).

The species also showed differences in ECD ($F = 115.9$, $p < 0.001$), but without significant differences between the two surfaces. ECD was higher on the adaxial leaflet surface except in *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa*, *M. similis*, and *M. pigra* var. *pigra* (Online Resource 2).

M. benthamii var. *benthamii* registered the highest ECD, distinguishing it from the other six species. *M. affinis* showed the lowest ECD, distinguishing it from *M. biuncifera*, *M. pigra* var. *pigra*, and *M. similis*. It should be noted that the ECD of *M. pigra* var. *pigra* was also different from that of *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa* (Fig. 3).

Stomatal index (SI) Statistically significant differences were found among the studied species, and in the case of *M. affinis*, with regard to the leaflet surfaces ($F = 11.68$, $p < 0.001$). On the adaxial surface, the highest SI was that of *M. pigra* var. *pigra*, differing from those of *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa*, *M. benthamii* var. *benthamii*, and *M. biuncifera*, which showed low SI values. The SI of *M. monanctra* only differed from that of *M. benthamii* var. *benthamii*. Among the SI values shown by *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa*, *M. affinis*, *M. benthamii* var. *benthamii*, *M. biuncifera*, and *M. similis*, no significant differences were found. On the abaxial surface, *M. affinis* was distinguished from the rest of the species by having the highest SI. Additionally, the SI of *M. pigra* var. *pigra* was different from those of all other species except *M. monanctra*. Another difference with regard to SI was found between *M. benthamii* var. *benthamii* and *M. monanctra*, and no significant differences were observed among the rest of the species (Fig. 4).

Stomatal guard cell length (GCL) The species' stomatal guard cell lengths also showed statistically significant differences ($F = 63.03$, $p < 0.001$).

Mimosa aculeaticarpa var. *aculeaticarpa* and *M. biuncifera* had the stomata with the longest guard cells, distinguishing them from the other five species. In contrast, *M. benthamii* var. *benthamii* and *M. pigra* var. *pigra* had the stomata with the shortest guard cells, differentiating them from all other species except *M. affinis*; no differences were found between *M. affinis* and *M. similis* in the length of their

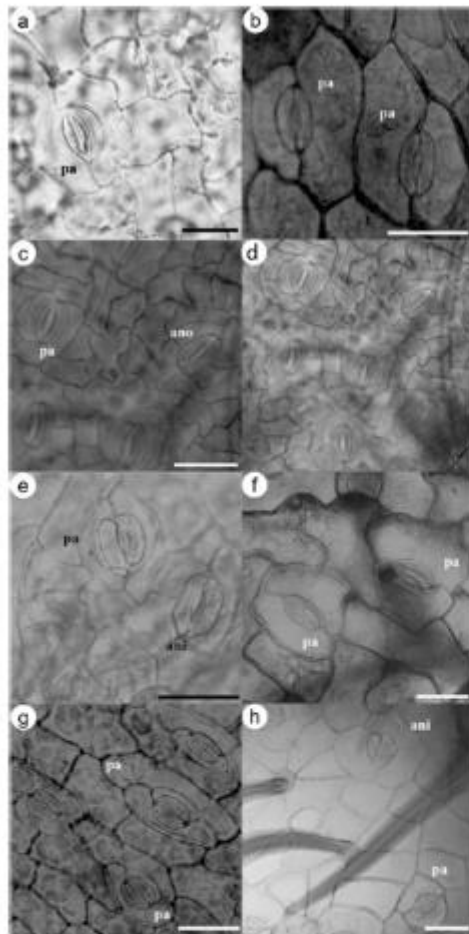


Fig. 1 Stomatal complexes observed in the *Mimosa* species studied. **a** *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa*; **b** *M. affinis*; **c, d** *M. benthamii* var. *benthamii*; **e** *M. biuncifera*; **f** *M. monancistra*; **g** *M. pigra* var. *pigra*; **h** *M. similis*. Anisocytic (ani), anomocytic (ano) and paracytic (pa). Scale = 25 μ m

guard cells, nor between those of *M. monancistra* and *M. similis* (Online Resource 3; Fig. 5).

Correspondence between variables The canonical correspondence analysis (CCA) explained 97.1% of the variance in its first two axes and the permutation test yielded a value of $p=0.0169$.

The CCA showed a group of species that corresponds to those distributed in the Mexican highlands (*M. aculeaticarpa*

var. *aculeaticarpa*, *M. biuncifera*, *M. monancistra*, and *M. similis*), and the rest of the species were not grouped (Fig. 6).

The SD, SI, GCL, and ECD values for *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa* and *M. biuncifera* were associated with Alt, SR, and temperature oscillation, while in *M. affinis*, *M. monancistra*, and *M. similis* they were related to diurnal temperature oscillation (DTO), the maximum temperature of the warmest month (MTWaM), and seasonality of precipitation (SP). In *M. benthamii* var. *benthamii* they were associated with Alt and habit, and in *M. pigra* var. *pigra* with the variables related to temperature and precipitation (Fig. 6).

Discussion

Stomata can be found on both surfaces of the foliar blade (amphistomatic leaflets) or on only one (hypostomatic leaflets). According to de Boer et al. (2016a), species from arid environments are amphistomatic, a characteristic which is related to habit and the amount of light received by the leaves (Muir 2018). The species under study, however, regardless of their habit and the amount of rain that they receive, showed amphistomatic leaflets, suggesting better control in CO₂ uptake and water use since they have twice the leaf area for the development of stomata (Drake et al. 2019; Xiong and Flexas 2020). The results of this study taken together with the reports of Edeoga et al. (2008), Montaña-Arias et al. (2018), and Grohar et al. (2021) indicate that amphistomy does not appear to be related to habit or precipitation since, regardless of these factors, in *Mimosa* most of the species studied thus far have shown amphistomatic leaflets.

Sánchez-Díaz and Aguirreolea (2008) reported that large plants show high SD; Liu et al. (2018) associated high SD with tree species; in this study, however, no association was found between SD and species habit, which is consistent with Kelly and Beerling (1995) and Beerling and Kelly (1997). Nor did habit show any association with SI or GCL; only ECD was higher in the arboreal species *M. benthamii* var. *benthamii*, though no differences were found among *M. affinis*, the herbaceous species, and *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa* and *M. monancistra*, which possess a shrubby habit.

Changes in the number and size of the stomata can be related to the chromosome number of the species, since fewer but larger stomata have been reported at high ploidy levels (Aryavand et al. 2003). In this regard, it is known that *M. affinis*, *M. monancistra*, *M. similis*, and *M. benthamii* var. *benthamii* are diploid, while *M. biuncifera* and *M. pigra* var. *pigra* are tetraploid (Dahmer et al. 2011; Morales et al. 2014) and *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa* is polyploid (Parshuram et al. 2022), yet as a function of ploidy level, we

Fig. 2 Stomatal density recorded in the *Mimosa* species studied. Letters indicate significant differences, capital letters between species, lowercase letters among leaflet surfaces

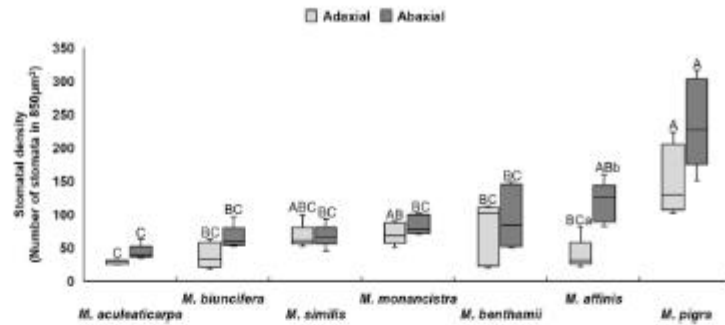


Fig. 3 Epidermal cell density recorded in the *Mimosa* species studied. Different letters between species indicate significant differences

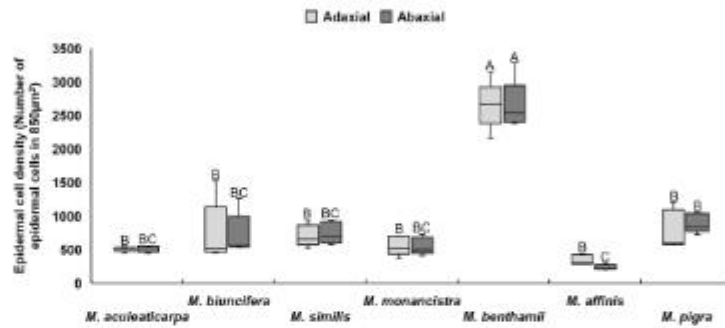
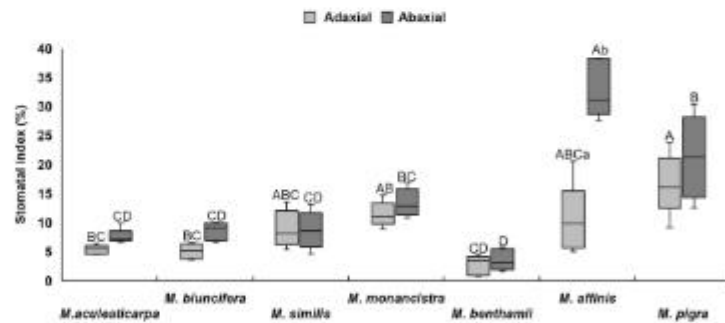


Fig. 4 Stomatal index recorded in the *Mimosa* species studied. Letters indicate significant differences, capital letters between species, lowercase letters among leaflet surfaces



found no statistically significant differences in SD, ECD, SI, or GCL values. Nevertheless, in South American *Mimosa* species, Grohar et al. (2021) reported fewer stomata that grew in size as their ploidy increased.

A positive correlation between Alt (Woodward et al. 2002; Alvarado et al. 2020) and SR (Gay and Hurd 1975; Carins-Murphy et al. 2016; Zhao et al. 2017) has been found with SD and ECD. In the studied *Mimosa* species, SD and

ECD decreased as Alt and SR exposure increased. Previous works assert that SD can increase (Dunlap and Stettler 2001; Ganem et al. 2014) or decrease (Beerling and Chaloner 1993; Luomala et al. 2005) with a rise in temperature, yet in the studied *Mimosa* species, SD was positively associated with seven variables related to temperature.

As for water use, stomatal control is the first defense against drought (Henry et al. 2019). A positive correlation

Fig. 5 Guard cell length recorded in the *Mimosa* species studied. Different letters between species indicate significant differences

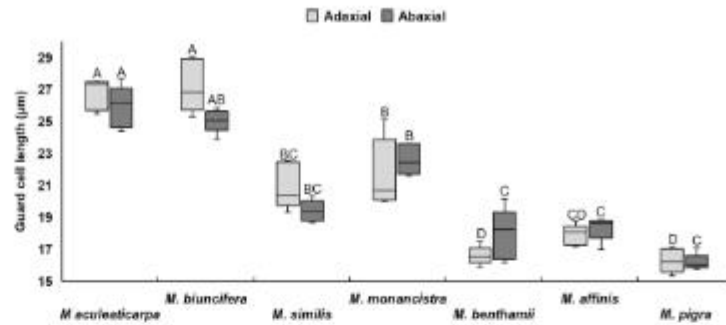
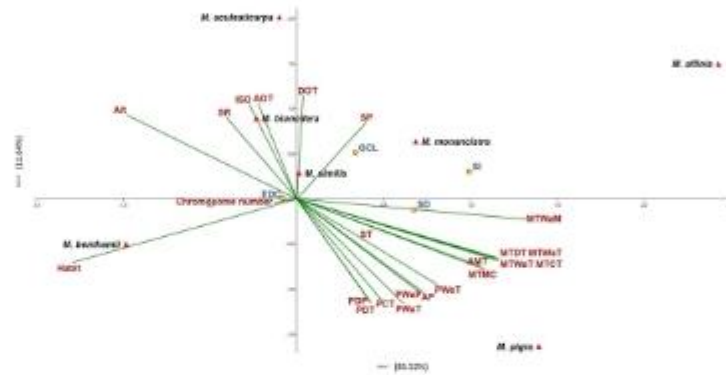


Fig. 6 Canonical correspondence analysis (CCA) showing the relationships between the bioclimatic variables and the epidermal characteristics (Abbreviations in Table 2)



has been reported between SD and leaf vein density, as a response to the need to maintain a constant water supply (Zhao et al. 2017; Zhong et al. 2020; Xiong and Flexas 2020). This type of information is absent in *Mimosa*, however; it is only known that there are differences among species in the size of the primary vein (Flores-Cruz et al. 2004).

As for observed SD, Grohar et al. (2021) reported that, in South American *Mimosa* species, SD is higher in species distributed in environments with high SR and a marked SP, while in several of the *Mimosa* species studied here, SD was explained by increased temperature and precipitation, which coincides with that was reported by Liu et al. (2023), who indicated that water availability is the characteristic that determines stomatal traits.

The studied *Mimosa* species that are found at a higher Alt, exposed to greater amounts of SR, and experience constant fluctuations in the temperature of their environment, such as *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa* and *M. biuncifera*, showed lower SD and ECD, while the species that inhabit lower altitudes, namely *M. affinis*, *M. benthamii* var.

benthamii, *M. monancistra*, *M. similis*, and *M. pigra* var. *pigra*, displayed high SD and ECD values. *M. benthamii* var. *benthamii* and *M. pigra* var. *pigra*, which inhabit environments with similar levels of rainfall and temperature, also showed the highest SD and ECD.

Several studies have reported that increased SR (Carins-Murphy et al. 2016) or temperature (Luomala et al. 2005; Ganem et al. 2014) may or may not influence the SI value. In the *Mimosa* species studied, the SI seems to be better explained by SP and increment in temperature.

Franks and Beerling (2009), Rivera et al. (2013), Carins-Murphy et al. (2016), and Haworth et al. (2018) assert a negative correlation between SD and stomatal size, while Hetherington and Woodward (2003), Drake et al. (2013), and Lawson and Matthews (2020) reported that smaller stomata generate faster responses to environmental stimuli, preventing the waste of water in transpiration, making water use and photosynthetic capacity more efficient, which indicates that *M. affinis*, *M. benthamii* var. *benthamii*, and *M. pigra* var. *pigra* are the most efficient species with regard to water use. However, it is necessary

to study the implications of the morphology of stomata present in these species, since it is related to stomatal conductance and could indicate why these species inhabit different environments (de Boer et al. 2016b).

Conclusions

The seven studied species showed amphistomatic leaflets. No association was found between the leaflet epidermal characteristics (except ECD) and the plant habit, nor between the epidermal characteristics and the species' chromosome numbers, in agreement with previous reports. The epidermal characteristics of the studied *Mimosa* species were explained by several environmental variables, which may, in turn, affect more than one characteristic. The environmental variables that explained the variation in SD and ECD to the greatest extent were Alt and SR (negatively), and temperature and precipitation (positively). SI was explained by temperature. For its part, GCL was associated with AOT and SP.

This study reports for the first time the SD, ECD, SI, and GCL of seven *Mimosa* species, increasing the number of species studied to 17 in the genus. However, given the great diversity of environments in which the species of the genus develop, it is important to continue to study these characteristics and their relationship with the environment, determining their relevance in the regulation of the water status of the species that live in different conditions, which could potentially be considered for restoration and conservation projects.

Supplementary Information The online version contains supplementary material available at <https://doi.org/10.1007/s00709-023-01909-8>.

Acknowledgements The first author wishes to thank the Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías (CONAHCYT, Spanish initials) for the doctoral grant (CVU 742973). He would also like to recognize the Ciencias Biológicas y de la Salud PhD program of Universidad Autónoma Metropolitana for all the support given in the conduct of this study. We also wish to recognise Patrick Weill for his excellent translation of this article into English.

Author contributions SAM-A and MAA-R provided the samples that produced the results. SAM-A and MAA-R conceived and designed the study, processed the samples, and carried out the analysis and the interpretation of the results. MAA-R drafted the manuscript with assistance from SAM-A, RG, and TT. All authors contributed to the discussion of the results as well as the review and approval of the final manuscript.

Funding The authors declare that no funds, grants, or other support were received during the preparation of this manuscript.

Data availability The datasets generated during and/or analysed during the current study are available from the corresponding author on reasonable request.

Declarations

Conflicts of interest The authors have no conflicts of interest to declare.

References

- Aasamaa K, Söber A (2011) Stomatal sensitivities to changes in leaf water potential, air humidity, CO₂ concentration and light intensity, and the effect of abscisic acid on the sensitivities in six temperate deciduous tree species. *Environ Exp Bot* 71(1):72–78. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2010.10.013>
- Agurla S, Gabir S, Munemasa S, Murata Y, Raghavendra AS (2018) Mechanism of stomatal closure in plants exposed to drought and cold stress. In: Iwaya-Inoue M, Sakurai M, Uemura M (eds) *Survival strategies in extreme cold and desiccation: Adaptation mechanisms and their applications*. Springer, Singapore, pp 215–232
- Alvarado G, Jáuregui D, Garcia M, Alvarado H, Zambrano F (2020) Anatomía foliar de *Calliandra riparia* Pittier en un gradiente altitudinal de la cuenca del río Tocuyo, Lara, Venezuela. *Investigatio* 13:13–24. <https://doi.org/10.31095/investigatio.2020.13.2>
- Aryavand A, Ehdai B, Tran B, Waines JG (2003) Stomatal frequency and size differentiate ploidy levels in *Aegilops neglecta*. *Genet Resour Crop Evol* 50:175–182. <https://doi.org/10.1023/A:1022941532372>
- Beerling DJ, Chaloner WG (1993) The impact of atmospheric CO₂ and temperature change on stomatal density: observations from *Quercus robur* Lammas leaves. *Ann Bot* 71(3):231–235
- Beerling DJ, Kelly CK (1997) Stomatal density responses of temperate woodland plants over the past seven decades of CO₂ increase: A comparison of Salisbury (1927) with contemporary data. *Am J Bot* 84(11):1572–1583
- Camargo-Ricalde SL, Reyes-Jaramillo I, Montaño NM (2010) Forestry insularity effect of four *Mimosa* L. species (Leguminosae-Mimosoideae) on soil nutrients of a Mexican semiarid ecosystem. *Agrofor Syst* 80:385–397. <https://doi.org/10.1007/s10457-010-9330-y>
- Carins-Murphy MR, Jordan GJ, Brodribb TJ (2016) Cell expansion not cell differentiation predominantly co-ordinates veins and stomata within and among herbs and woody angiosperms grown under sun and shade. *Ann Bot* 118(6):1127–1138. <https://doi.org/10.1093/aob/mcw167>
- Cuervo-Robayo AP, Téllez-Valdés O, Gómez-Albores MA, Venegas-Barrera CS, Manjarrez J, Martínez-Meyer E (2014) An update of high-resolution monthly climate surfaces for Mexico. *Int J Climatol* 34:2427–2437. <https://doi.org/10.1002/joc.3848>
- Dahmer N, Simon MF, Schifino-Wittmann MT, Hughes CE, Miotto STS, Giuliani JC (2011) Chromosome numbers in the genus *Mimosa* L.: cytotoxic and evolutionary implications. *Plant Syst Evol* 291:211–220. <https://doi.org/10.1007/s00606-010-0382-2>
- de Boer HJ, Drake PL, Wendt E, Price CA, Schulze ED, Turner NC, Nicolle D, Veneklaas EJ (2016a) Apparent overinvestment in leaf venation relaxes leaf morphological constraints on photosynthesis in arid habitats. *Plant Physiol* 172:2286–2299. <https://doi.org/10.1104/pp.16.01313>
- de Boer HJ, Price CA, Wagner-Cremer F, Dekker SC, Franks PJ, Veneklaas EJ (2016b) Optimal allocation of leaf epidermal area for gas exchange. *New Phytol* 210:1219–1228. <https://doi.org/10.1111/nph.13929>
- Drake PL, Froend RH, Franks PJ (2013) Smaller, faster stomata: scaling of stomatal size, rate of response, and stomatal conductance. *J Exp Bot* 64(2):495–505. <https://doi.org/10.1093/jxb/ers347>

- Drake PL, de Boer HJ, Schymanski SJ, Veneklaas EJ (2019) Two sides to every leaf: water and CO₂ transport in hypostomatous and amphistomatous leaves. *New Phytol* 222(3):1179–1187. <https://doi.org/10.1111/nph.15652>
- Dunlap JM, Stettler RF (2001) Variation in leaf epidermal and stomatal traits of *Populus trichocarpa* from two transects across the Washington Cascades. *Canad J Bot* 79:528–536. <https://doi.org/10.1139/cjb-79-5-528>
- Edeoga HO, Omosun G, Osuagwu GGE, Emezue OO (2008) Micromorphology of the leaf cuticle in *Mimosa* species (Leguminosae-Mimosoideae). *Asian J Plant Sci* 7(4):424–426. <https://doi.org/10.3923/ajps.2008.424.426>
- Flores-Cruz M, Santana-Lira HD, Koch SD, Grether R (2004) Taxonomic significance of leaflet anatomy in *Mimosa* series Quadrivalves (Leguminosae, Mimosoideae). *Syst Bot* 29(4):892–902. <https://doi.org/10.1600/0363644042451099>
- Franks PJ, Beerling DJ (2009) Maximum leaf conductance driven by CO₂ effects on stomatal size and density over geologic time. *Proc Natl Acad Sci USA* 106(25):10343–10347. <https://doi.org/10.1073/pnas.0904209106>
- Ganem DG, Equiza MA, Lorenzo M, Tognetti JA (2014) Cambios en la anatomía epidérmica foliar de cereales de clima templado en respuesta al frío. *Rev Fac Agron La Plata* 113(2):157–164
- Gay AP, Hurd RG (1975) The influence of light on stomatal density in the tomato. *New Phytol* 75:37–46
- Grether R (2023) *Mimosa*. In: Flora of North America Editorial Committee (eds.). *Flora of North America North of Mexico*. New York Oxford 11(part 1):93–104
- Grether R, Camargo-Ricalde SL, Martínez-Bernal A, Montaño-Arias SA, Fraile ME (2015) Diversity and geographical distribution patterns of the genus *Mimosa* (Mimosoideae) in the United States, Mexico, and Central America. In: R. Fortunato (ed) V Conferencia Internacional de Leguminosas (VILC). Buenos Aires, Argentina: Fundación CICCUS. 224
- Grohar MC, Rosenfeldt S, Morales M (2021) Stomatal micromorphology in a complex of *Mimosa* section *Mimosa* (Fabaceae). *Protoplasma* 259(1):203–215. <https://doi.org/10.1007/s00709-021-01655-9>
- Hammer O, Harper DAT, Ryan PD (2001) PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontol Electron* 4(1):1–9
- Haworth M, Scutt CP, Douthe C, Marino G, Gaudio GMT, Loreto F, Flexas J, Centritto M (2018) Allocation of the epidermis to stomata relates to stomatal physiological control: Stomatal factors involved in the evolutionary diversification of the angiosperms and development of amphistomaty. *Environ Exp Bot* 151:55–63. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.04.010>
- Henry C, John GP, Pan R, Bartlett MK, Fletcher LR, Scoffoni C, Sack L (2019) A stomatal safety-efficiency trade-off constrains responses to leaf dehydration. *Nat Commun* <https://doi.org/10.1038/s41467-019-11006-1>
- Hernández MP, Arambarri AM (2010) Stomatal distribution, stomatal density and daily leaf movement in *Acacia aroma* (Leguminosae). *Bol Soc Argent Bot* 45(3–4):273–284
- Hetherington AM, Woodward FI (2003) The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature* 424:901–908
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int J Climatol* 25:1965–1978. <https://doi.org/10.1002/joc.1276>
- Jordão LSB, Morim MP, Simon MF, Dutra VF, Baumgratz JFA (2021) New species of *Mimosa* (Leguminosae) from Brazil. *Syst Bot* 46(2):339–351. <https://doi.org/10.1600/036364421X16231782047271>
- Kelly CK, Beerling DJ (1995) Plant life form, stomatal density and taxonomic relatedness: a reanalysis of Salisbury (1927). *Funct Ecol* 9:422–431
- Lawson T, Matthews J (2020) Guard cell metabolism and stomatal function. *Annu Rev Plant Biol* 71(1):273–302. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050718-100251>
- Liu C, He N, Zhang J, Li Y, Wang Q, Sack L, Yu G (2018) Variation of stomatal traits from cold temperate to tropical forests and association with water use efficiency. *Funct Ecol* 32:20–28. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12973>
- Liu C, Sack L, Li Y, Zhang J, Yu K, Zhang Q, He N, Yu N (2023) Relationships of stomatal morphology to the environment across plant communities. *Nat Commun* 14:6629. <https://doi.org/10.1038/s41467-023-42136-2>
- Luomala E-M, Laitinen K, Sutinen S, Kellomäki S, Vapaavuori E (2005) Stomatal density, anatomy and nutrient concentrations of Scots pine needles are affected by elevated CO₂ and temperature. *Plant Cell Environ* 28:733–749. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2005.01319.x>
- Montaño-Arias SA, Camargo-Ricalde SL, Grether R (2018) Complejos estomáticos de veinticuatro taxa de *Mimosa* (Leguminosae) presentes en México. *Act Bot Mex* 122:97–107. <https://doi.org/10.21829/abm122.2018.1260>
- Morales M, Wulff AF, Fortunato RH, Poggio L (2014) Chromosome studies in southern species of *Mimosa* (Fabaceae, Mimosoideae) and their taxonomic and evolutionary inferences. *Plant Syst Evol* 300(5):803–817
- Muir CD (2018) Light and growth form interact to shape stomatal ratio among British angiosperms. *New Phytol* 218:242–252. <https://doi.org/10.1111/nph.14956>
- Naizaque J, García G, Fischer G, Melgarejo LM (2014) Relación entre la densidad estomática, la transpiración y las condiciones ambientales en feijoa (*Acca sellowiana* [O. Berg] Burret). *Rev. U.D.C.A Act. & Div Cient* 17(1):115–121. <https://doi.org/10.31910/rudca.v17.n1.2014.946>
- NCSS 2020 Statistical Software (2020) NCSS, LLC. Kaysville, USA. [ncss.com/software/ncss](https://www.ncss.com/software/ncss)
- Papanatsiou M, Amtmann A, Blatt MR (2016) Stomatal spacing safeguards stomatal dynamics by facilitating guard cell ion transport independent of the epidermal solute reservoir. *Plant Physiol* 172(1):254–263. <https://doi.org/10.1104/pp.16.00850>
- Parshuram ZA, Harrison TL, Simonsen AK, Stinchcombe JR, Frederickson (2022) Nonsymbiotic legumes are more invasive, but only if polyploid. *New Phytol*. 237(3):758–765. <https://doi.org/10.1111/nph.18579>
- Rasband WS (1997–2018) ImageJ. U. S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA. <https://imagej.nih.gov/ij/>
- Rivera P, Villaseñor JL, Terrazas T (2013) El aparato estomático de Asteraceae y su relación con el aumento de CO₂ atmosférico en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel. *México Rev Mex Biodivers* 84(2):499–508. <https://doi.org/10.7550/rmb.30933>
- Rudall P (2007) *Anatomy of flowering plants: An introduction to structure and development*. Cambridge University Press, Cambridge
- Ruzin SA (1999) *Plant microtechnique and microscopy*. Oxford University Press, Oxford, New York
- Rzedowski J (1978) *Vegetación de México*, 1st edn. Editorial Limusa S. A, México
- Salisbury EJ (1927) On the causes and ecological significance of stomatal frequency, with special reference to the woodland flora. *Philos Trans R Soc Lond* 216(431–439):1–65. <https://doi.org/10.1098/rstb.1928.0001>
- Sánchez-Díaz M, Aguirreola J (2008) Transpiración y control estomático. In: Azcón-Bieto J, y Talón M. (Coordinadores). *Fundamentos De Fisiología Vegetal*. McGraw-Hill Interamericana de España. Universidad de Barcelona, Barcelona 41–56
- Sauter B (2019) *Evolutionary diversification of Mimosa and the Piptadenia Group – An example of phylogenetic biome conservatism*. Dissertation. University of Zurich, Zurich

- The Legume Phylogeny Working Group (LPWG) (2013) Towards a new classification system for legumes: Progress report from the International Legume Conference. *S Afr J Bot* 89:3–9. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2013.07.022>
- The Legume Phylogeny Working Group (LPWG) (2017) A new sub-family classification of the Leguminosae based on a taxonomically comprehensive phylogeny. *Taxon* 66(1):44–77. <https://doi.org/10.12705/661.3>
- Toral M, Manríquez A, Navarro-Cerrillo R, Tersia D, Naulina P (2010) Características de los estomas, densidad e índice estomático en secuoya (*Sequoia sempervirens*) y su variación en diferentes plantaciones de Chile. *BOSQUE* 31(2):157–164. <https://doi.org/10.4067/S0717-92002010000200009>
- Torii KU (2021) Stomatal development in the context of epidermal tissues. *Ann Bot* 128(2):137–148. <https://doi.org/10.1093/aob/mcab052>
- Valiente-Banuet A, Ezcurra E (1991) Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacan Valley, Mexico *J Ecol* 79:961–971. <https://doi.org/10.2307/2261091>
- Vilela AE (1996) Morfología y anatomía foliar de especies Sudamericanas del género *Prosopis* (Leguminosae-Mimosoideae): un enfoque adaptativo. Dissertation, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina
- Woodward FI, Kelly CK (1995) The influence of CO₂ concentration on stomatal density. *New Phytol* 131(3):311–327. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1995.tb03067.x>
- Woodward FI, Lake JA, Quick WP (2002) Stomatal development and CO₂: ecological consequences. *New Phytol* 153(3):477–484. <https://doi.org/10.1046/j.0028-646X.2001.00338.x>
- Xiong D, Flexas J (2020) From one side to two sides: the effects of stomatal distribution on photosynthesis. *New Phytol* 228:1754–1766. <https://doi.org/10.1111/nph.16801>
- Zhao WL, Siddiq Z, Fu PL, Zhang JL, Cao KF (2017) Stable stomatal number per minor vein length indicates the coordination between leaf water supply and demand in three leguminous species. *Sci Rep* 7:2211. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-02448-y>
- Zhong M, Cerabolini BEL, Castro-Díez P, Puyravaud J-P, Cornelissen JHC (2020) Allometric co-variation of xylem and stomata across diverse woody seedlings. *Plant Cell Environ* 43:2301–2310. <https://doi.org/10.1111/pce.13826>

Publisher's Note Springer Nature remains neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.

Springer Nature or its licensor (e.g. a society or other partner) holds exclusive rights to this article under a publishing agreement with the author(s) or other rightsholder(s); author self-archiving of the accepted manuscript version of this article is solely governed by the terms of such publishing agreement and applicable law.



Relevance of leaflet morphoanatomical characters in the taxonomy and ecology of seven species of the genus *Mimosa* (Leguminosae, Caesalpinioideae, Mimoseae)

Manuel Alberto Ayala-Ramos^{a, *}, Susana Adriana Montano-Arias^{b, *}, Teresa Terrazas^{c, *}, Rosaura Grether^{b, *}

^a Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana, Ciudad de México, México

^b Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, Departamento de Biología, División de Ciencias Biológicas y de la Salud, Apdo. Postal 55-535, CP 09340, Ciudad de México, México

^c Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Coyoacán, Ciudad de México CP 04510, México.

ARTICLE INFO

Edited by: Alessio Papini

Keywords:

Leaflet anatomy
Leaflet architecture
Taxonomic implications
Functional ecology
Mimosa

ABSTRACT

The genus *Mimosa* is complex; it is distributed in a wide variety of habitats, and the delimitation of several of its species remains problematic. To date, leaflet morphoanatomy has not been explored in most of its species, despite the fact that such exploration would not only make it possible for the species to be distinguished but also provide information about the environment. It was for these reasons that the taxonomical and ecological implications of the morphoanatomical characters of seven *Mimosa* species' leaflets were determined. The architecture and anatomy of three leaflets were observed in three individuals per species. Interspecific differences were evaluated through analysis of variance. Similarity analysis and a non-metric multidimensional scaling analysis were performed. Traits showed associations with several environmental variables using canonical correspondence analysis. The characters with specific taxonomic value include primary venation type, stomatal complex type, mesophyll type, presence or absence of twice-branched veinlets, and cuticular folds over the primary vein. The analysis of similarities grouped the species according to the section to which they belong (*M. sect. Batocaulon*, *M. sect. Habbausa*, and *M. sect. Mimosa*). Furthermore, the characters are associated with protection against solar radiation, reduction of water loss, and optimization of water transport and photosynthesis. This study demonstrates that leaflet morphoanatomical characters are important for the resolution of taxonomic problems and can provide insight into the survival strategies employed by *Mimosa* species, thus pointing the way for future exploration of the topic.

1. Introduction

Comparative morphoanatomy has made possible the taxonomic identification of members of the orders Cucurbitales Juss. ex Bercht. & J. Presl, Malvales Juss. (Baas et al., 2000), Asterales Link (Lundberg and Bremer, 2003), and Boraginales Juss. ex Bercht. & J. Presl (Mustafa et al., 2018), and of taxa belonging to the families Amaranthaceae (Kadereit et al., 2003), Brassicaceae Burnett (Qader, 2018), Caryophyllaceae Juss. (Al-Taie et al., 2018), Lamiaceae Martinov (Alosaimi, 2023), Leguminosae Juss. (Endo, 2012; Mas'udah et al., 2024), Rubiaceae (Torres-Montañar and Jiménez, 2025), and Orchidaceae Juss. (Rai et al., 2024), among others. Thus, morphoanatomy facilitates the

resolution of taxonomic problems (Steeves and Sawhney, 2017).

Morphoanatomical characters can also be associated with the environment; for example, medullary bundles in the stems of members of the order Caryophyllales Juss. ex Bercht. & J. Presl (da Cunha-Neto et al., 2020), thick cuticles, leaflets with isolateral mesophyll, and sclerenchyma around the primary vein in the subfamily Caesalpinioideae DC. (Leguminosae) (Ferreira and Flores, 2013), as well as reduced stomatal density in *Psychotria viridis* Ruiz & Pav. (Rubiaceae Juss.) (de Miranda et al., 2020), have all been associated with improved water use efficiency in water-deficient environments. Similarly, in plants growing in soils with an abundance of minerals such as gypsum, the presence of crystals is an indication of the species' ability to accumulate large

* Corresponding author.

E-mail address: sama@xamm.unam.mx (S.A. Montano-Arias).

<https://doi.org/10.1016/j.flora.2025.152849>

Received 28 May 2025; Received in revised form 29 August 2025; Accepted 30 September 2025

Available online 1 October 2025

0367-2530/© 2025 Elsevier GmbH. All rights are reserved, including those for text and data mining, AI training, and similar technologies.

amounts of sulfur, calcium, and gypsum, thereby counteracting the toxicity of these substances (Müller et al., 2017).

According to Ramírez and Briceno (2022), traits with taxonomic value can also have adaptive implications; for example, Torres-Montufar and Jiménez (2025) report that *Randia tomatillo* Loess is distinguished by the presence of prismatic crystals in its leaves, which may provide a defense against herbivory, and by the presence of fruits with spongy pericarps that allow dispersal via water. Despite the importance of morphoanatomy in the taxonomy and ecology of species, there are still taxonomic groups with problems in the delimitation of their members, or with adaptations to their environments that remain unexplained; for instance, the genus *Mimosa* L. (Leguminosae, Caesalpinioideae, Mimosoideae) (Queiroz et al., 2024), comprises 615 spp. (Borges et al., 2024), for several of which there are recognition of problems at the specific or infraspecific level (Grether, 2000; Grether and Steinmann, 2015; León de la Luz et al., 2015; Borges et al., 2017; Grether and Simon, 2018; Morales et al., 2019; Silveira et al., 2019; Jordao et al., 2021; Mendes et al., 2021), hence the constant search for new characters that support the accurate circumscription of the taxa.

The anatomical characteristics of *Mimosa* wood have been studied (Marchiori and Muniz, 1997; Montano-Arias et al., 2020) as well as the anatomical characteristics of *Mimosa* leaflets, leading to reports that the presence of crystals, the characteristics of the base and apex of the leaflet (Flores-Cruz et al., 2004), the characteristics of venation (Flores-Cruz et al., 2004; Grohar et al., 2018; Morales et al., 2019), of the trichomes (Santos-Silva et al., 2013; Grohar et al., 2016), the types of stomatal complexes (Montano-Arias et al., 2018; Grohar et al., 2022), and the micromorphology of epicuticular waxes (Grohar et al., 2023) make it possible for the species to be distinguished, yet these characters have only been studied in ca. 20 % of the species in the genus.

It has also been documented that some leaf morphoanatomical characters depend on the environment, allowing plants to cope with prevailing conditions (Rudall, 2007). For example, under higher levels of light *Mimosa scabrella* Benth. leaflets show increased thickness of adaxial epidermal cells and palisade parenchyma (Chiamolera et al., 2011). Likewise, in *M. brevicalyx* T.P.Mendes & M.J.Silva the thick cuticle of the leaflet epidermis has been associated with low water availability (Mendes et al., 2021), and Grohar et al. (2022) associate low stomatal densities in *Mimosa* species with seasonal droughts and high solar radiation. It is imperative to acknowledge that, despite the advancement in taxonomic knowledge, the comprehension of the functions and adaptations of these traits remains constrained.

Nevertheless, leaflet morphoanatomy in most species of the genus remains unknown, so the aim of this study was to determine the taxonomic and ecological relevance of the morphoanatomical characters of the leaflets of seven species of *Mimosa*.

2. Methods

2.1. Selection of species

Based on: (1) the existence of any taxonomic problems at the specific level, (2) geographic distribution patterns, (3) altitude ranges, and (4) growth habit, the following species were selected: *Mimosa aculeatocarpa* Ort. var. *aculeatocarpa*, *M. affinis* B.L. Rob., *M. benthamii* J.F. Macbr. var. *benthamii*, *M. btancifera* Benth., *M. monactra* Benth., *M. pigra* L. var. *pigra*, and *M. stultis* Britton & Rose (Table 1). It should be noted that the determination of species was in accordance to Barneby (1991), Martínez-Bernal and Grether (2006), and Grether et al. (2007).

2.2. Collection of material

Three individuals were selected from each species; the crown of each individual was divided into four sections, from which the pinnae were taken, and these were later mixed to obtain a composite sample that would represent the variability of the individual. In the case of *M. affinis*, which is herbaceous, the entire plant was used in order to obtain the material. A composite sample was obtained from each individual, and the pinnae were selected, then fixed in formalin-ethanol-acetic acid (Ruzin, 1999). Subsequently, they were stored at the Legume Systematics and Ecology Laboratory of UAM-Iztapalapa, in Mexico City (20 °C, 50–60 % relative humidity). The voucher specimens were deposited in the Herbario Metropolitano (UAMIZ) at Universidad Autónoma Metropolitana, Campus Iztapalapa (Table 1).

2.3. Selection and treatment of leaflets

Given that *Mimosa* species exhibit bipinnate leaves with one or more pairs of pinnae, each pinna bearing one or more pairs of leaflets (Grether, 2023), the present work treats the leaflet as the morphological unit of study. *Mimosa aculeatocarpa* var. *aculeatocarpa* exhibits leaves with 6–10 pairs of pinnae, each bearing 8–10 pairs of leaflets; *M. btancifera* has leaves with 2–8 pairs of pinnae, each pinna bearing 5–10 pairs of leaflets; *M. benthamii* var. *benthamii* displays leaves with

Table 1
Classification, geographic information, habit, Herbarium specimen number, and types of vegetation of the *Mimosa* species studied.

Section (Barneby 1991)	Series	Species	State, coordinates and altitude (masl)	Specimen number (herbarium UAMIZ)	Habit	Types of vegetation (Jardónski 1978)
Boreocaulae	Acanthocarpeae	<i>M. aculeatocarpa</i> var. <i>aculeatocarpa</i>	Quintana Roo 20° 48' 24.3" N 100° 30' 41.16" W, 2060	83,141	Shrub	Disturbed tropical deciduous forest
		<i>M. btancifera</i>	Quintana Roo 20° 48' 24.2" N 100° 30' 36.5" W, 2040	82,842	Shrub	Xerophytic scrubland
	Distachyae	<i>M. benthamii</i> var. <i>benthamii</i>	Oaxaca 18° 07' 43.9" N 97° 41' 1.3" W, 1720	65,761	Tree	Tropical deciduous forest
Brevatae	<i>M. monactra</i>	<i>M. monactra</i>	Quintana Roo 20° 45' 24.7" N 100° 30' 41.8" W, 2040	82,850	Shrub	Xerophytic scrubland
		<i>M. stultis</i>	Quintana Roo 20° 56' 39.7" N 99° 44' 59.9" W, 1509	83,153	Shrub	Xerophytic scrubland
Habbaeae	Habbaeae	<i>M. pigra</i> var. <i>pigra</i>	Veracruz 17° 41' 13.2" N 94° 56' 16.8" W 250	74,261	Shrub	Disturbed grassland
Mimosa	Mimosa	<i>M. affinis</i>	Puebla 18° 24' 11.6" N 98° 49' 45.5" W, 996	86,417	Decumbent herb	Open areas of tropical deciduous forest

15–27 pairs of pinnae per leaf and 9–25 pairs of leaflets per pinna (Martínez-Bernal and Grether, 2009; Grether et al., 2007; Martínez-Bernal et al., 2008); the leaves of *M. monanctra* have 2–3 pairs of pinnae and those of *M. stultis* 1–3 pairs; as for the leaflets, the former has 5–8 pairs of leaflets per pinna and the latter 2–4 pairs; *M. púru* var. *púru* has 4–14 pairs of pinnae on its leaves and 16–40 pairs of leaflets per pinna (Martínez-Bernal et al., 2008); the leaves of *M. affinis* have one pair of pinnae and 8–12 pairs of leaflets per pinna (Grether, 1997).

Mature leaflets were selected from the middle portion of each pinna; for leaves with more than two pairs of pinnae, they were taken from the central pinnae. Two groups of 15 leaflets per species (3 per individual) were formed and the fixative removed therefrom. One group was designated for the leaflet architecture study and the other for the anatomical study.

For the leaflet architecture study, the leaflets underwent a clearing process to remove their pigments, for which they were placed in sodium hydroxide (20 %) and then in commercial bleach (10 %). Next, they were stained with aqueous safranin and dehydrated in an alcohol series (30–100 %), and permanent slides were prepared using synthetic resin (Sandoval-Zapotitla, 2005). These slides were observed by means of a stereo microscope (VELAB, VE-56) and an optical microscope (OMAX, M837L). Descriptions are based on Hickey (1979), Metcalfe and Chalk (1979), Flores-Cruz et al. (2004), and Ellis et al. (2009).

For the anatomical study, the leaflets were dehydrated in an alcohol series (30–100 %), then infiltrated with and embedded in Paraplast (Leica). That done, they were sectioned transversely (at 8–12 µm thickness) with a rotary microtome (Jung AG, Heidelberg) and stained with safranin-fast green. Permanent slides were then prepared with synthetic resin (Sandoval-Zapotitla, 2005). The sections were observed by means of an optical microscope (OMAX, M837L) and stored at the Legume Biosystematics and Ecology Laboratory. The descriptions follow the terminology of Metcalfe and Chalk (1979) and Koch et al. (2009).

2.4. Statistical analysis

The data were analyzed with descriptive statistics (mean, standard deviation, standard error, maximum, minimum). To explain the greatest possible variance of each dependent variable, and to recognize the existence of interspecific differences, given that the data met the assumptions of normality and homoscedasticity of variances, a one- and two-way analysis of variance (ANOVA) was performed ($p < 0.05$) using the NCSS statistical package (NCSS, 2020), followed by the Tukey-Kramer test ($p < 0.05$).

In addition, a cluster analysis of the leaflets' morphoanatomical characters was performed, and the Sørensen-Dice similarity index was obtained by the unweighted pair-group method using arithmetic averages (UPGMA). To this end, a presence-absence matrix was constructed with 112 morphoanatomical characters (Supplementary materials 1), of which 92 were qualitative and 20 quantitative, transformed into presence-absence data (Crisci and López-Armengol, 1983). Subsequently, an analysis of similarities (ANOSIM) was performed to determine statistically significant differences within and among groups. Likewise, to identify the characteristics that best contributed to group differentiation, a non-metric multidimensional scaling (NMDS) analysis was performed, as it allowed us to visualize and interpret the relationship between the study units and the variables (Palacio et al., 2020).

Additionally, a Pearson correlation analysis ($p < 0.05$) was applied to the 112 morphoanatomical characters with the habit and altitude recorded during the collection of the plant material, the chromosome number of each species (Dahmer et al., 2011; Morales et al., 2014), the solar radiation obtained from WorldClim (Hijmans et al., 2005), and the 19 environmental variables from the bioclimatic surface package for Mexico (Cuervo-Robayo et al., 2014) (Table 2). All layers have a 30-arc-second spatial resolution ($\approx 1 \text{ km}^2$).

Subsequently, a canonical correspondence analysis (CCA) of the environmental variables, habit, altitude, and chromosome number, was

Table 2

Abbreviations of habit, chromosome number, and bioclimatic variables considered in the Canonical Correspondence Analysis (CCA).

Variable	Abbreviation	Variable	Abbreviation
Habit	Habit	Mean temperature of the driest trimester (Bio 9)	MTDT
Chromosome number	CN	Mean temperature of the warmest trimester (Bio 10)	MTWt
Altitude	Alt	Mean temperature of the coldest trimester (Bio 11)	MTCT
Solar radiation	SR	Annual precipitation (Bio 12)	AP
Annual mean temperature (Bio 1)	AMT	Precipitation of the wettest period (Bio 13)	PWtP
Diurnal oscillation of temperature (Bio 2)	DOT	Precipitation of the driest period (Bio 14)	PDP
Isothermality (Bio 3)	ISO	Seasonality of precipitation (Bio 15)	SP
Seasonality of temperature (Bio 4)	ST	Precipitation of the wettest trimester (Bio 16)	PWtT
Maximum temperature of the warmest month (Bio 5)	MTWm	Precipitation of the driest trimester (Bio 17)	PDT
Maximum temperature of the coldest month (Bio 6)	MTCM	Precipitation of the warmest trimester (Bio 18)	PWtT
Annual oscillation temperature (Bio 7)	AGT	Precipitation of the coldest trimester (Bio 19)	PCT
Mean temperature of the wettest trimester (Bio 8)	MTWt		

performed with 81 morphoanatomical characters of the leaflets (Supplementary materials 1). The data on the environmental conditions for each collection site were obtained by overlapping the aforementioned layers in the open-source application QGIS version 3.22.6 (QGIS Development Team). All analyses were performed with the PAST program (version 4, Hammer et al., 2001).

3. Results

3.1. Leaflet architecture

All seven species have obliquely oblong leaflets, but in *M. monanctra* obliquely lanceolate leaflets predominate, while in *M. stultis* some leaflets are obliquely elliptic. The primary vein is eccentric and divides the leaflets into two sides: the outer side, which is wide and basispic, and the inner, which is narrow and acroscopic (Fig. 1). It should be noted that in *M. benthamii* var. *benthamii* and *M. monanctra* the primary vein is prominent on the abaxial surface of the leaflets.

Most of the species exhibit leaflets with ciliate margins, but in *M. affinis* and *M. púru* var. *púru* they are setose. The studied species' leaflets have an acute apex and an oblique base; however, in *M. aculeatocarpa* var. *aculeatocarpa* and *M. blunckera* obtuse apices were also observed, while in *M. benthamii* var. *benthamii* and *M. púru* var. *púru*, apices can be acuminate or acute-mucronate, and in *M. stultis* they can be rounded-mucronulate or obtuse-mucronulate. Notably, the leaflets of *M. affinis* exhibit all the aforementioned apex types except for the rounded type.

The leaflets of the studied species show differences in width ($F = 5.6$, $p = 0.003$) (Fig. 2a) and in the width of the primary vein ($F = 16.48$, $p = 0.013$) (Fig. 2b). The majority of the species have a massive primary vein, save for *M. affinis*, *M. monanctra*, and *M. stultis*, in which it is stout. The first-order venation is pinnate in all species (Fig. 3a–f), except

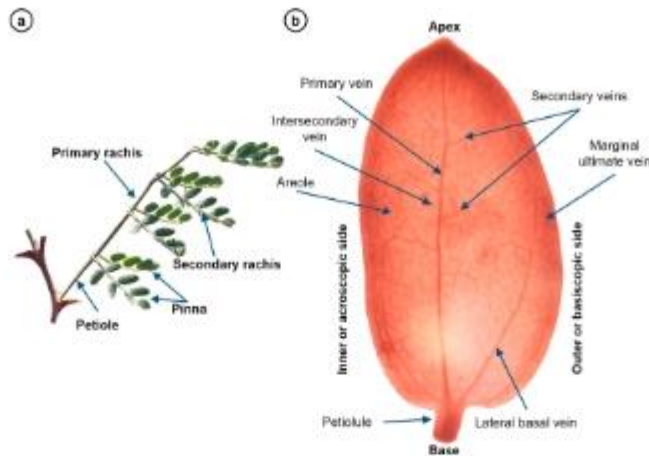


Fig. 1. *Mimosa stuhlms*. Veins forming the leaflet architecture. a. Bipinnate leaf. b. Leaflet parts.

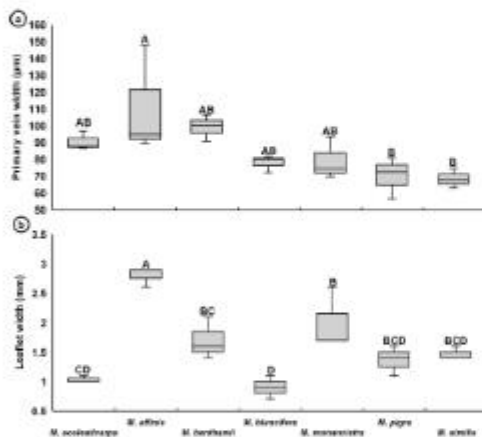


Fig. 2. Primary vein and leaflet width recorded in the *Mimosa* studied species. a. Primary vein width ($F = 16.48$, $p = 0.013$). b. Leaflet width ($F = 5.6$, $p = 0.003$). Different letters indicate significant differences between species ($p < 0.05$).

in *M. ptgra* var. *ptgra* in which it is parallelodromous (Fig. 3g). The course of the primary vein is straight in all studied species excepting *M. monacictara* and *M. stuhlms*, in which it is slightly sinuous. The primary vein may terminate at the apex as in *M. affinis*, *M. benthamii* var. *benthamii*, and *M. ptgra* var. *ptgra* (Fig. 3h), before the apex as in *M. btuncifera* and *M. stuhlms*, or exhibit both states as in *M. aculeatocarpa* var. *aculeatocarpa* and *M. monacictara* (Fig. 3i).

In the apical area of the primary vein, conventional tracheids are observed in *M. aculeatocarpa* var. *aculeatocarpa*, dilated tracheids are observed in *M. btuncifera*, *M. monacictara*, and *M. stuhlms*, tracheoblasts in *M. ptgra* var. *ptgra*, or the primary vein may terminate without these elements as in *M. affinis* and *M. benthamii* var. *benthamii*. The primary vein also exhibits one or two branches near the apex, except in *M. affinis* and *M. ptgra* var. *ptgra*. The branches have a linear appearance in

M. aculeatocarpa var. *aculeatocarpa*, *M. btuncifera*, and *M. monacictara* and they widen in *M. benthamii* var. *benthamii* and *M. stuhlms*. The basiscopic side of the leaflet in the studied species shows one or two lateral basal veins that emerge from the petiolule (Fig. 3j), except for *M. affinis* and *M. ptgra* var. *ptgra*, which have three or four on the basiscopic side and one on the acroscopic side (Fig. 3k). In *M. ptgra* var. *ptgra*, the lateral basal veins adjacent to the primary vein on both sides of the leaflet are oriented toward the apex and they ramify; in the rest of the species, the lateral basal vein immediately adjacent to the primary vein on the basiscopic side of the leaflet forms an arch toward the primary vein.

In most species the venation of the petiolule consists of a centrally located primary vein, from which arises a lateral basal vein that runs towards the basiscopic side of the leaflet (Fig. 3j), but in *M. affinis* and *M. ptgra* var. *ptgra* the primary vein of the petiolule is accompanied by 3–4 lateral basal veins that run towards the basiscopic side of the leaflet and one that runs towards the acroscopic side (Fig. 3k).

Species with a pinnate venation pattern show brochidodromous secondary venation with an abruptly curved course, and the secondary veins have an alternate arrangement. The arches are thin in *M. monacictara* and *M. stuhlms*; in the rest of the species, they are moderate. In all species the intersecondary veins are composite. The third-order venation shows a random reticulate pattern and forms areoles with imperfect development (Fig. 3l). The areoles have simple veinlets, either linear or curved. In *M. affinis*, *M. stuhlms*, and *M. ptgra* var. *ptgra*, tracheoblasts are observed in proximity to the tertiary veins (Fig. 3m).

The veinlets of the areoles are simple in *M. benthamii* var. *benthamii* and in *M. btuncifera*; in the rest of the species they are simple or once branched (Fig. 3n); only *M. stuhlms* has up to twice-branched veinlets (Fig. 3o); in all species the veinlets terminate in conventional tracheids except in *M. monacictara* and *M. ptgra* var. *ptgra*, which show a combination of conventional and dilated tracheids. Regardless of species, the tracheids exhibit helical thickenings, but in *M. monacictara* and *M. stuhlms* they also show scalariform pitting, and in *M. aculeatocarpa* var. *aculeatocarpa* and *M. btuncifera*, scalariform and reticulate pitting (Fig. 3p).

The marginal ultimate venation is incomplete in *M. monacictara* and *M. stuhlms* with veinlets close to the margin (Fig. 3q). In *M. aculeatocarpa* var. *aculeatocarpa* and *M. btuncifera* the marginal ultimate venation forms arches, but it is incomplete in some areas (Fig. 3r) and, also shows veinlets near the margin. In *M. benthamii* var. *benthamii*, the marginal ultimate venation forms complete arches and has aggregate tracheids or veinlets near the margin, while in *M. affinis* and *M. ptgra* var. *ptgra*, the

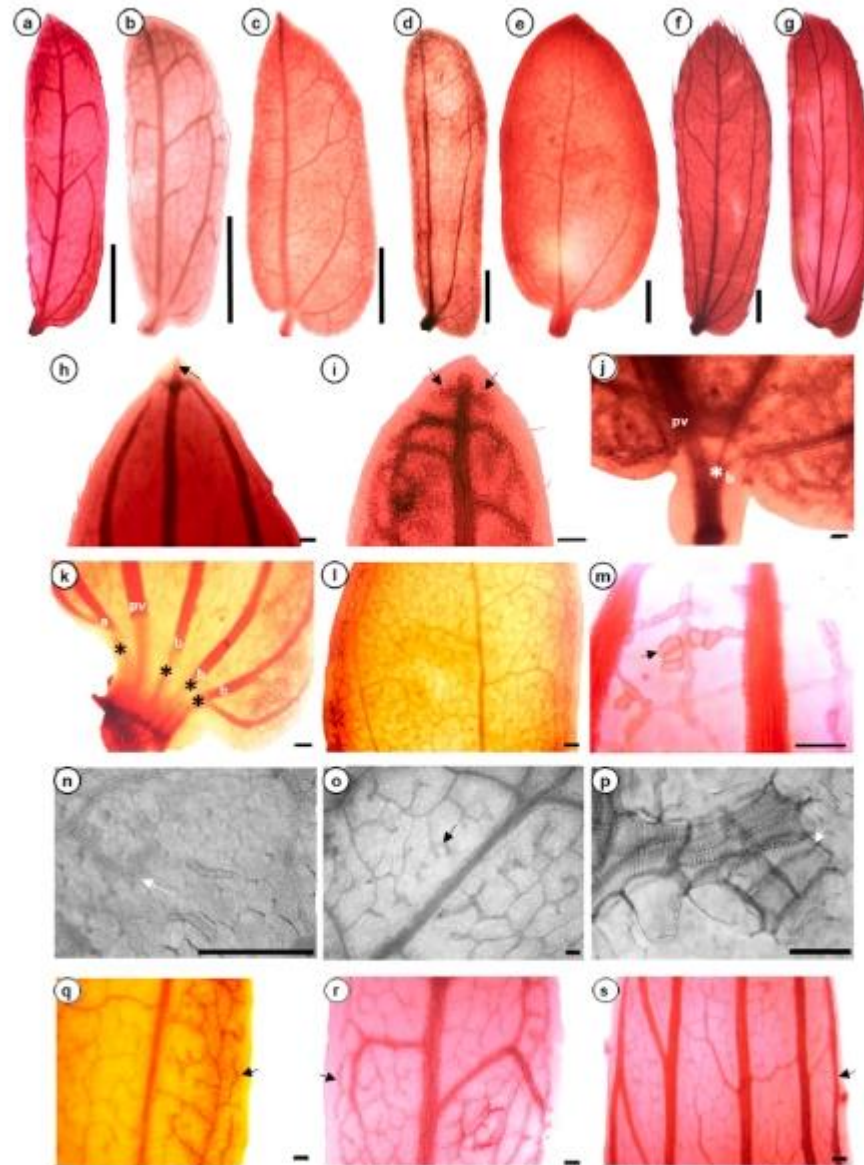


Fig. 3. Leaflet venation characteristics of the *Mimosa* studied species. a. Cleared leaflets of *M. aculeatcarpa* var. *aculeatcarpa*, b. *M. bunciferu*, c. *M. benhamii* var. *benhamii*, d. *M. monacstru*, e. *M. simlts*, f. *M. affinis*, g. *M. ptgra* var. *ptgra*. h. Primary vein terminating in leaflet apex of *M. ptgra* var. *ptgra*. i. Primary vein terminating before leaflet apex of *M. aculeatcarpa* var. *aculeatcarpa*, arrows mark the apical primary vein branches. j. Leaflet base of *M. benhamii* var. *benhamii* with one lateral basal vein on the basicopic side (b) of the leaflet. k. Leaflet base of *M. ptgra* var. *ptgra* with three lateral basal veins on the basicopic side (b) and one on the acrosopic side (a) of the leaflet. l. Tertiary venation in *M. simlts* with reticulate pattern and imperfect areoles. m. Tracheoblasts near the apex on tertiary vein of *M. ptgra* var. *ptgra* (arrow). n. Areoles with veinlets once branched in *M. affinis* (arrow). o. Areoles with veinlets twice branched in *M. simlts* (arrow). p. Veinlet simple in *M. monacstru*, terminal tracheids with reticulate (arrow) and scalariform pits. q. Marginal ultimate venation incomplete in *M. simlts*, with linear veinlets towards the margin (arrow). r. Marginal ultimate venation incomplete in the acrosopic side (arrow) and forming loops on the basicopic side of the leaflet in *M. aculeatcarpa* var. *aculeatcarpa*. s. Marginal ultimate venation fimbriate in *M. ptgra* var. *ptgra* (arrow). pv – primary vein; * – lateral basal vein; Bars: a–g – 1 mm; h–o, q–s – 50 μ m, and p – 25 μ m.

marginal ultimate venation is fimbriate (Fig. 3s).

3.2. Leaflet anatomy

3.2.1. Epidermis

In surface view, the leaflets of all species examined have epidermal cells with tetragonal, elongated tetragonal, and polygonal shapes on both surfaces. *Mimosa benthamii* var. *benthamii*, *M. ptygra* var. *ptygra*, and *M. stuebelii* also have an elongated polygonal shape. All species show epidermal cells with straight anticlinal walls, and it should be noted that this is the only type in *M. benthamii* var. *benthamii*. In *M. aculeatocarpa* var. *aculeatocarpa*, *M. blunckferi*, *M. monanctara*, and *M. ptygra* var. *ptygra*, the anticlinal walls also have a wavy “S” shape, while in *M. affinis* and *M. stuebelii* straight walls are scarce and wavy “S” shapes (Fig. 4a) and “U” shapes abundant.

The leaflets of all seven species are amphistomatic. Furthermore, most species presented a combination of paracytic and anisocytic stomata (Fig. 4b, c), with the exception of *M. affinis* which presented exclusively paracytic stomata, and *M. benthamii* var. *benthamii*, which exhibited paracytic, anisocytic, and anomocytic stomata (Fig. 4d).

Likewise, the leaflets of all species present on both surfaces and on the margin, antrorse, non-glandular, simple and unicellular trichomes (Fig. 4e), in *M. aculeatocarpa* var. *aculeatocarpa*, *M. blunckferi* and *M. monanctara* they are micropapillate (Fig. 4f). On the margin of *M. affinis* and *M. ptygra* var. *ptygra* there are also glandular, simple trichomes with a multicellular head (Fig. 4g) and non-glandular, simple, multicellular, multiserial trichomes (Fig. 4h, j). Additionally, *M. ptygra* var. *ptygra* presents simple, multicellular, uniseriate trichomes (Fig. 4i).

On both surfaces of the leaflets, the base of the simple non-glandular trichomes varies as to the number of epidermal cells, *M. benthamii* var. *benthamii* having the highest number (5 to 11), followed by *M. blunckferi* and *M. ptygra* var. *ptygra* (4 to 8), *M. affinis* (6 to 7), *M. aculeatocarpa* var. *aculeatocarpa* (5 to 7), and *M. monanctara* and *M. stuebelii* (4 to 7). In the rest of the trichomes no distinctive base is observed.

In transverse section, the leaflets show an epidermis with a smooth cuticle. This cuticle differs in thickness among the species ($F = 24$, $p < 0.000$) and among the leaflet surfaces ($F = 1.83$, $p = 0.015$). Epidermal thickness differed significantly among species ($F = 13.49$, $p < 0.000$), but not among leaflet surfaces ($F = 4.19$, $p = 0.0502$) (Table 3). Our analysis did not reveal any interaction between the factors evaluated regarding the thickness of the cuticle and the epidermis (Table 4).

In transverse section the epidermis of the leaflets of all species is constituted by a combination of cells with differently shaped outer periclinal walls (Fig. 5a–h), which include tabular, convex, hemispherical, and cupular forms, but *M. monanctara* and *M. stuebelii* do not exhibit the tabular shape and, in *M. benthamii* var. *benthamii* and *M. blunckferi* the cupular shape is absent. It should be noted that *M. affinis* present outer periclinal walls conical shape (Fig. 5a), and that *M. affinis*, *M. benthamii* var. *benthamii*, and *M. monanctara* exhibit epidermal cells with papilla-shaped outer periclinal walls.

The stomata differ in their position relative to the epidermis. In *M. affinis*, they are at the same level as the epidermal cells, and in the other studied species they are slightly sunken on both leaflet surfaces or slightly sunken on one surface and at the same level on the other; only *M. blunckferi* displays some stomata raised slightly above the epidermal surface. In addition, the epidermal cells show organic deposits (Fig. 5b, c, f, g) except in *M. affinis*, *M. monanctara*, and *M. stuebelii* (Fig. 5a, d, e, h).

3.2.2. Mesophyll

Isolateral in most of the studied species (Fig. 5c, d, g, h) and dorsiventral in *M. affinis* (Fig. 5e). The isolateral mesophyll has between one (*M. monanctara*) and five (*M. benthamii* var. *benthamii*) layers of palisade parenchyma adjacent to the adaxial surface; adjacent to the abaxial surface, between 1 and 2 layers are observed in all species. In addition, spongy parenchyma is present between both groups of palisade parenchyma layers. In *M. affinis* it is composed of a layer of palisade

parenchyma adjacent to the adaxial surface and 1–2 layers of spongy parenchyma adjacent to the abaxial surface.

Organic deposits are present in the palisade parenchyma, the spongy parenchyma, and the bundle sheaths of *M. aculeatocarpa* var. *aculeatocarpa*, *M. benthamii* var. *benthamii*, *M. blunckferi*, and *M. ptygra* var. *ptygra* (Fig. 5c, g); in *M. stuebelii* such deposits are only observed in the palisade parenchyma (Fig. 5d) and are not observed in *M. monanctara* and *M. affinis* (Fig. 5e, h). In *M. benthamii* var. *benthamii*, the first mesophyll layer adjacent to the epidermal cells at the base of the trichomes exhibits rhomboidal crystals (Fig. 5f).

The secondary venation in all species exhibits fibres associated with the phloem as well as parenchyma sheaths that lack extensions and have rhomboidal crystals.

3.2.3. Primary vein

In transverse section, the adaxial epidermis over the primary vein in the leaflets of *M. aculeatocarpa* var. *aculeatocarpa* displays cuticular folds, but in the remaining species it is smooth like the rest of the lamina. In *M. blunckferi* and *M. stuebelii*, the epidermal cells in this area show outer periclinal walls on both leaflet surfaces that are similar to those of the rest of the lamina, while in the other species the epidermis over the primary vein does not have cells with cupular, papilla-shaped, or conical outer periclinal walls. In this region of the lamina, all species exhibit continuous palisade parenchyma adjacent to the adaxial surface; adjacent to the abaxial surface, it is completely interrupted by the bundle sheath (Fig. 5g). In *M. blunckferi*, which has two layers of palisade parenchyma adjacent to the abaxial surface, the outermost layer may be continuous. In *M. monanctara* and *M. stuebelii* the palisade parenchyma adjacent to the abaxial surface is interrupted by an extension of the sheath (Fig. 5h), while in *M. affinis* and *M. benthamii* var. *benthamii* the palisade parenchyma adjacent to the abaxial surface is occasionally interrupted by parenchyma cells with characteristics distinct from those of the bundle sheath.

The bundle sheath of the primary vein is parenchymatous and contains rhomboidal crystals, and in *M. aculeatocarpa* var. *aculeatocarpa*, *M. benthamii* var. *benthamii*, *M. blunckferi*, and *M. ptygra* var. *ptygra*, it also shows organic deposits. In all species there is a cap of fibres associated with the phloem of the vascular bundle (Fig. 5g, h). The primary vein contains vascular bundles solitary, collateral, and elliptical, except in *M. aculeatocarpa* var. *aculeatocarpa* and *M. blunckferi*, where they may also be ovate; in *M. benthamii* var. *benthamii*, this latter shape is the only one present.

Notably, in the cleared leaflets, the sheaths are composed of lobed cells and are evident in all three orders of venation; however, in the leaflets of *M. affinis* and *M. ptygra* var. *ptygra*, these sheaths are composed of polygonal cells, and in the tertiary veins the sheaths are not conspicuous.

Our results indicate that the species differ in mesophyll thickness ($F = 6.1$, $p = 0.002$; Fig. 6a) and in leaflet thickness ($F = 3.66$, $p = 0.003$; Fig. 6b).

3.2.4. Analysis of similarities

Two groups were distinguished (ANOSIM, Permutations = 9999, $R = 1$, $p = 0.046$). The first group comprises *M. affinis* and *M. ptygra* var. *ptygra*, and the second the rest of the species. In the latter group, two subgroups were obtained, one comprising *M. monanctara* and *M. stuebelii*, and the other including *M. benthamii* var. *benthamii*, *M. aculeatocarpa* var. *aculeatocarpa* and *M. blunckferi* (Fig. 7). However, these subgroups do not differ statistically (ANOSIM, Permutations = 9999, $R = 1$, $p = 0.063$). The characters that best contributed to group differentiation are summarized in Table 5.

3.2.5. Correspondence among variables

The canonical correspondence analysis (CCA) showed that 57.7 % of the variation in the data can be associated with the environmental variables considered and it only grouped *M. aculeatocarpa* var.

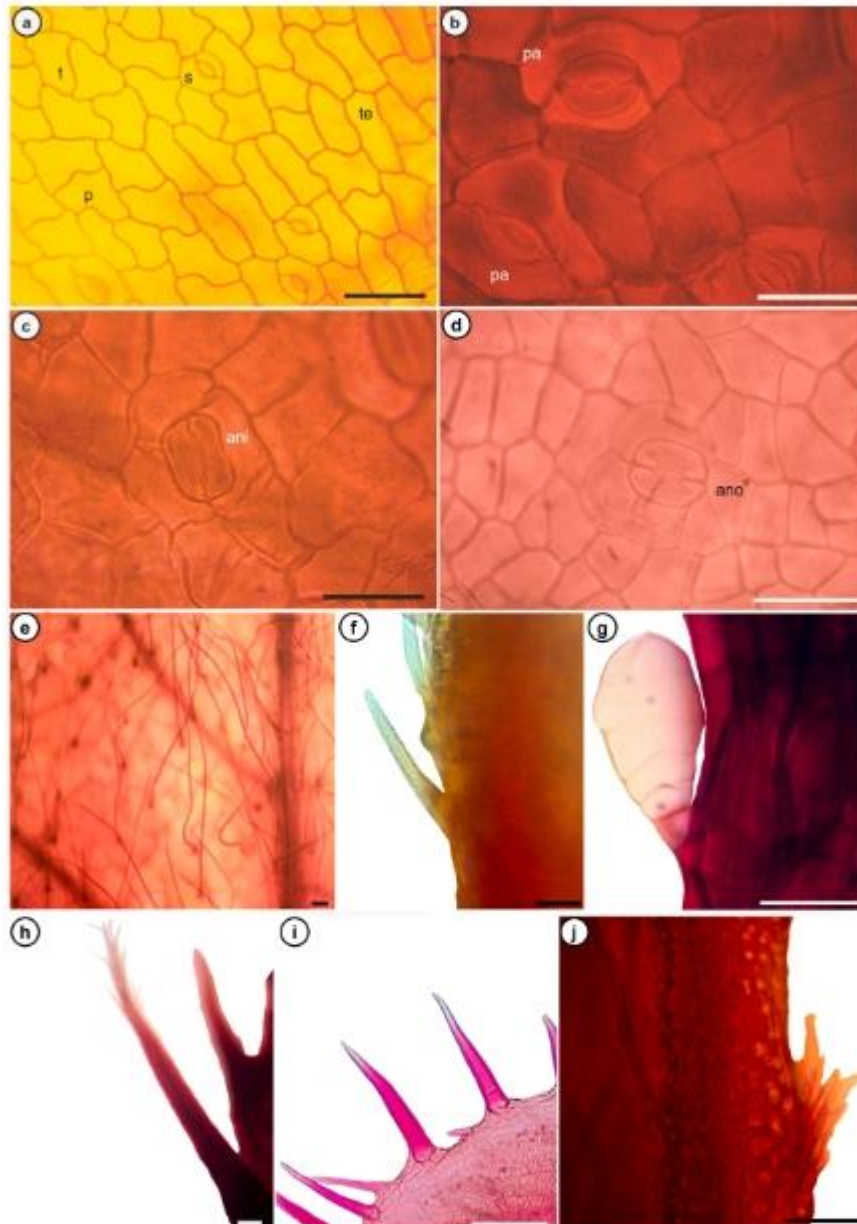


Fig. 4. Epidermal characteristics and trichome types observed in leaflets of *Mimosa* species studied. a. Epidermal cell shapes noted in *M. affinis*: tetragonal (t), elongated tetragonal (te), and polygonal (p). b. Stomatal complex paracytic (pa) in *M. stultzii*. c. Stomatal complex anisocytic (ani) in *M. aculeatocarpa* var. *aculeatocarpa*. d. Stomatal complex anomocytic (ano) in *M. benthamii* var. *benthamii*. e. Trichome simple, non-glandular, unicellular in *M. benthamii* var. *benthamii*. f. Trichome simple micropapillate in *M. hirsutifera*. g. Trichome simple, glandular, with a multicellular head in the leaflet margin of *M. affinis*. h. Trichome simple, multicellular, multiserial, in the leaflet margin of *M. affinis*. i. Trichome simple multicellular, uniseriate in the leaflet margin of *M. pigra* var. *ptgra*. j. Trichome simple, multicellular, multiserial in the leaflet margin of *M. pigra* var. *ptgra*. s = stoma. Bars: a, e, h-j = 50 μ m, and b-d, f = 25 μ m.

Table 3

Cuticle and epidermis thickness recorded in the *Mimosa* species studied. Different letters indicate significant differences between species (upper case) and leaflet surfaces (lower case) ($p < 0.05$).

Species	Cuticle thickness (µm)		Epidermis thickness (µm)	
	Adaxial	Abaxial	Adaxial	Abaxial
<i>M. aculeaticarpa</i> var. <i>aculeaticarpa</i>	1.55 ± 0.45 ^{BCa}	1.35 ± 0.4 ^{BCa}	15.7 ± 2.6 ^{AB}	15.2 ± 2.5 ^{AB}
<i>M. affinis</i>	0.70 ± 0.15 ^{Da}	0.69 ± 0.2 ^{Da}	15 ± 4.4 ^{AB}	12.9 ± 4.3 ^{ABC}
<i>M. benthhamii</i> var. <i>benthhamii</i>	1.92 ± 0.6 ^{Ca}	1.39 ± 0.35 ^{Ca}	12.3 ± 2.8 ^B	8.4 ± 1.8 ^C
<i>M. btuncifera</i>	2.89 ± 0.8 ^{Ca}	2.27 ± 0.7 ^{Ca}	17.11 ± 4.6 ^A	17.8 ± 4.7 ^A
<i>M. monanctistra</i>	0.82 ± 0.23 ^{Da}	0.92 ± 0.14 ^{Da}	10.9 ± 2.2 ^B	10.2 ± 3 ^{BC}
<i>M. púgra</i> var. <i>púgra</i>	2.045 ± 0.33 ^{Ca}	1.67 ± 0.47 ^{Ca}	10.6 ± 2.2 ^B	9.8 ± 1.8 ^{BC}
<i>M. stultis</i>	1.16 ± 0.34 ^{Ca}	1.15 ± 0.5 ^{Ca}	12.4 ± 3.4 ^{AB}	11.5 ± 3 ^{BC}

Table 4

Result of the two-way ANOVA for analysis of the cuticle and epidermis thickness of *Mimosa* species studied.

	DF	Cuticle thickness F	Epidermis thickness F
A: Species	6	54 [*]	13.49 [*]
B: Leaflet surface	1	6.68 [*]	4.19ns
AB	6	1.51ns	0.89ns

DF = degrees of freedom, ns = not significant.

^{*} $p < 0.05$.

aculeaticarpa, *M. btuncifera*, *M. monanctistra*, and *M. stultis* (Fig. 6).

The morphoanatomical characteristics of the leaflets of *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa* and *M. btuncifera* are positively correlated with habit, altitude, and isothermality, while the characteristics of *M. monanctistra* and *M. stultis* are positively correlated with solar radiation and annual and diurnal temperature fluctuations; in contrast, the characteristics of these four species are negatively correlated with mean and maximum temperature and precipitation.

The morphoanatomical characteristics of *M. benthhamii* var. *benthhamii* leaflets are positively correlated with habit and chromosome number, and negatively with precipitation and temperature seasonality. The characteristics of *M. affinis* exhibit a positive association with mean and maximum temperatures and a negative relationship with habit, while the characteristics of *M. púgra* var. *púgra* are positively associated with mean and maximum temperature in addition to precipitation, and negatively related to altitude and isothermality.

4. Discussion

4.1. Taxonomic implications

Our results indicate that the species show some unique morphoanatomical characters and others that are shared, suggesting that the taxonomic relevance of these characters depends on the taxonomic category in which they are analyzed. The analysis of similarities showed the existence of two groups, one comprising *M. affinis*, a member of *M. sect. Mimosa*, and *M. púgra* var. *púgra* of *M. sect. Habba* DC. The second group only includes the species of *M. sect. Batocaulon* DC. and it is divided into three subgroups: the first coincides with *M. ser. Boreales* Barneby (*M. monanctistra* and *M. stultis*); the second is constituted by *M. benthhamii* var. *benthhamii* belonging to *M. ser. Distachyae* Barneby; subgroup three is made up of *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa* and *M. btuncifera*, both belonging to *M. ser. Acanthocarpae* Benth. This grouping is consistent with the classification of Barneby (1991),

although the sampling of species per series remains low.

The morphological characteristics of the studied species' leaflets generally coincide with those reported by Barneby (1991), Grether (1997), Martínez-Bernal and Grether (2006), Grether et al. (2007), and Martínez-Bernal et al. (2008). The analysis of the literature and the results obtained indicate that most of the morphoanatomical characters of the studied *Mimosa* species' leaflets are shared; thus, a broader sampling is needed at the species level to evaluate their taxonomic value. The obliquely lanceolate leaflets of *M. monanctistra* and the obtuse apex of the leaflets of *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa* and *M. btuncifera* are suggested to be of taxonomic relevance, which coincides with Flores-Cruz et al. (2004), who reported that the mucronate apex of the leaflet formed by a thick apical extension of the primary vein is useful in distinguishing *M. hystrix* (Small ex Britton & Rose) B.L. Turner. Similarly, according to Barneby (1991), the setose margin and glandular trichomes observed in the leaflets of *M. affinis* and *M. púgra* var. *púgra* allow these species to be distinguished from those of *M. sect. Batocaulon*, which exhibit a ciliate margin.

Further, *M. púgra* var. *púgra* was distinguished from the rest of the studied species by its parallelodromous venation and the presence of tracheoblasts in the primary vein, which is consistent with reports from other authors (Smith and Scott, 1995; Malls et al., 1998; Luckow, 2002; Coutinho et al., 2013) who mention that venation type is taxonomically relevant; however, Grohar et al. (2018) states that *M. fernandes-casati* Barneby & Fortunato, which is included in *M. sect. Mimosa* ser. *Brevipedes* Barneby also exhibits this type of venation; accordingly, the presence of this character in different lineages could suggest the possibility of convergence or reversion, but a phylogenetic analysis would be necessary to confirm this, as reported Velázquez-Castaneda et al. (2024) for other morphological characters in the genus *Mimosa*.

Mimosa stultis is the only species that shows twice-branched areolar veinlets; the taxonomic value of this character has been previously reported, as it distinguishes *M. candollei* R. Grether and *M. roemeriana* Scheele from the rest of the species in *M. sect. Batocaulon* ser. *Quadrivalves* (Flores-Cruz et al., 2004).

Stomatal complex type is taxonomically relevant at the specific level, *M. affinis* being distinguished by its exclusively paracytic stomata and *M. benthhamii* var. *benthhamii* by three types of stomata, in agreement with Montano-Arias et al. (2018); Grohar et al. (2022), and Ayala-Ramos et al. (2024); the other species show a combination of paracytic and anisocytic stomata.

In addition to distinct stomatal complexes, *M. benthhamii* var. *benthhamii* has epidermal cells with straight anticlinal walls, which differentiates this species from the rest of those studied. Nevertheless, this character is present in other *Mimosa* species (Grohar et al., 2023); thus, its relevance depends on the species compared.

In transverse section, the conical outer periclinal walls in the epidermis and the cuticular folds in the primary vein allow for the recognition of the leaflets of *M. affinis* and of *M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa* respectively. In view of these results and upon incorporation of the observations in 32 species from Grohar et al. (2023), it is suggested that the foregoing characters may be relevant at the specific and infraspecific levels. Additionally, the dorsiventral mesophyll in *M. affinis* made it possible to distinguish this species from the others studied, though this has already been reported in other species of *M. sect. Mimosa* (Oliveira et al., 2014; Mendes et al., 2021).

The presence or absence of organic deposits in *Mimosa* leaflets has not been evaluated previously for its taxonomic relevance, but in this study such deposits were found in five of the species studied, all but for *M. affinis* and *M. monanctistra*.

At the series level, though the sampling of each is not extensive, it is recognized that the species of *M. sect. Batocaulon* ser. *Boreales* are characterized by a primary vein with a slightly sinuous course and thin secondary veins. However, Flores-Cruz et al. (2004) indicate that in *M. sect. Batocaulon* ser. *Quadrivalves*, the primary vein can have a straight or sinuous course and the secondary veins can be thin to moderate; thus,

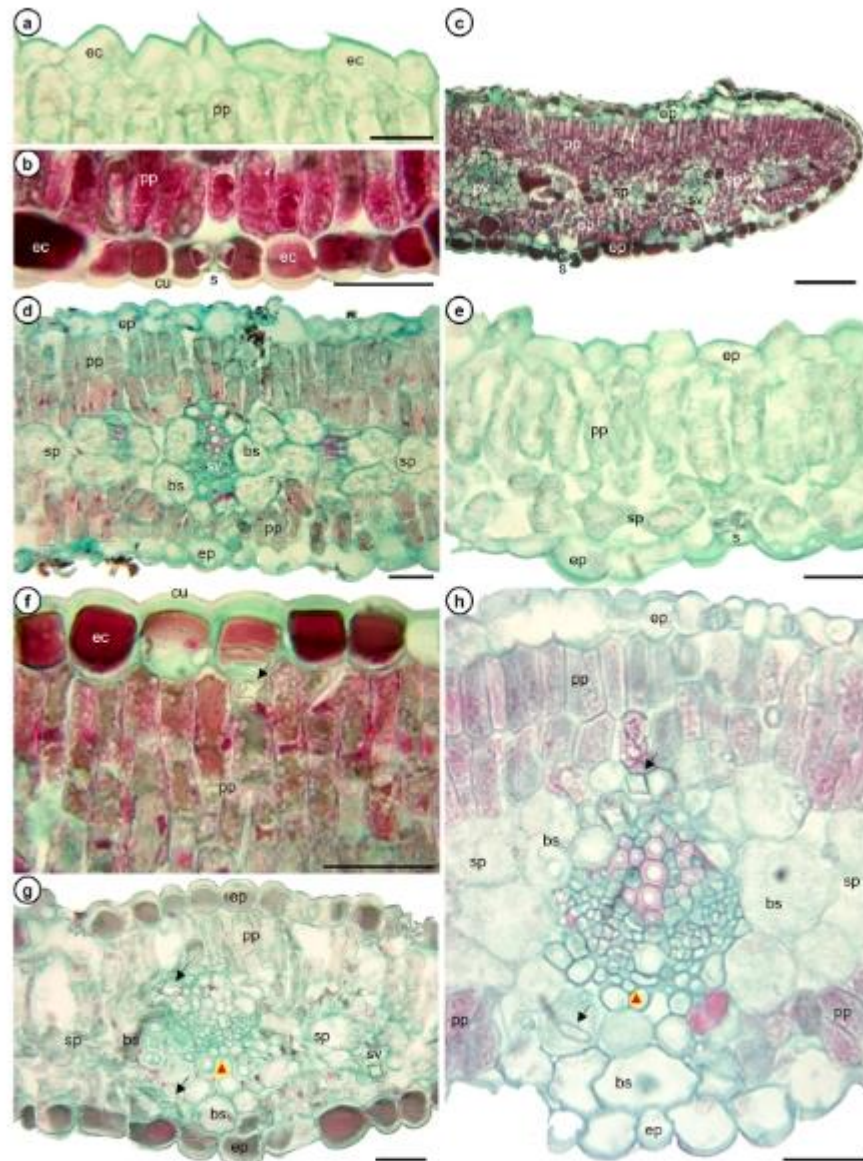


Fig. 5. Anatomical characteristics registered in transversal sections of leaflets in the *Mimosa* species studied. a. Adaxial epidermis of *M. affinis* with smooth cuticle, and epidermal cells without organic deposits. b. Abaxial epidermis of *M. benthami* var. *benthami* with smooth cuticle, and epidermal cells with organic deposits; stoma slightly sunken. c. *M. hunciferu* leaflet showing isolateral mesophyll. d. *M. stuhl* leaflet showing isolateral mesophyll, note organic deposits only in palisade parenchyma. e. *M. affinis* leaflet showing dorsiventral mesophyll. f. *M. benthami* var. *benthami* leaflet showing crystals in the mesophyll adjacent to the epidermis (arrows). g. Primary vein of *M. aculeatocarpa* var. *aculeatocarpa*. h. Primary vein of *M. stuhl* showing a bundle sheath extend to the abaxial surface. bs – bundle sheath; cu – cuticle; ec – epidermal cell; ep – epidermis; pp – palisade parenchyma; s – stoma; sp – spongy parenchyma; triangle – fibres. Bars: c – 100 μm, h – 50 μm, and a, b, d-g – 25 μm.

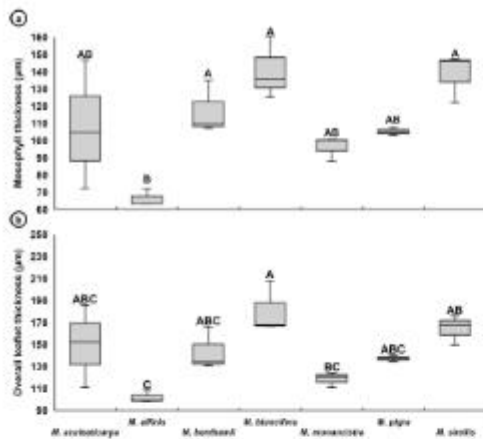


Fig. 6. Mesophyll and leaflet thickness recorded in the *Mimosa* species studied. a. Mesophyll thickness ($F = 0.1$, $p = 0.002$). b. Leaflet thickness ($F = 5.66$, $p = 0.003$). Different letters indicate significant differences between species ($p < 0.05$).

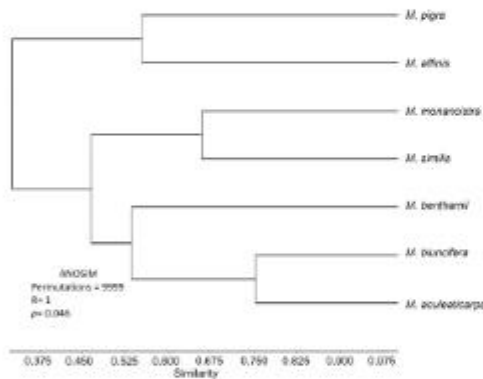


Fig. 7. Cluster analysis (ANOSIM) showing the grouping of *Mimosa* species based on their degree of similarity.

it is suggested that these characters be evaluated as to their relevance, and that species belonging to the different *Mimosa* series be included in this evaluation.

It should be noted that this study is the first to report tracheids with reticulate pitting in members of *M. ser. Acanthocarpae*, which have already been observed in other taxa of Mimoseae (Luckow, 2002). It was also found in the present study that marginal ultimate venation type can distinguish the studied species of *M. ser. Boreales* from those of *M. ser. Acanthocarpae* and of *M. benthamii* var. *benthamii* (*M. ser. Distachyae*). Yet Flores-Cruz et al. (2004) point out that in *M. ser. Quadrivalves* the marginal ultimate venation forms arches or is incomplete, indicating that this character shows variability among species; it is therefore suggested that the number of species in each series be increased to assess the relevance of this character at the interspecific level.

At the section level, the studied species belonging to *M. sect. Batocaulon* exhibit vascular bundles with conspicuous sheaths formed by lobed cells in all orders of venation, and the primary vein has branches at

the apex. These species also have the same number and arrangement of lateral basal veins on both sides of the leaflet, so these characters could be distinctive of *M. sect. Batocaulon*; however, the space in the lamina that contains the lateral basal veins may be related to the shape of the leaflet and the position of the primary vein, so the characters may be variable, as pointed out by Flores-Cruz et al. (2004) in reference to *M. ser. Quadrivalves*.

The results of this study, combined with other references, show some suggestions of characters with taxonomic value; however, we recognize that our sample size is low, which could have influenced the robustness of our analyses. Therefore, we suggest increasing the number of individuals per species, as well as the number of species, and considering possible intraspecific variations.

4.2. Ecological implications

Morphoanatomical characters of leaflets are associated with a range of environmental variables. According to Wang et al. (2020), the leaflets with an acute apex, as observed in all studied species, showed improved water drainage from the surface during heavy rainfall, thereby reducing the possibility of colonization by pathogens (Koch et al., 2009).

The CCA indicated that the shape of the anticlinal walls of the leaflet epidermal cells of the species studied is associated with solar radiation, which is consistent with Panteris et al. (1994) and Torii (2021), who indicate that this environmental variable, together with patterns of development and internal signals in the epidermis such as a differentiated arrangement of cellulose in the walls, regulation by hormones, regulation by proteins, or the expression of some gene families influence the shape of epidermal cells.

Additionally, the simple trichomes observed on the surfaces and margins of all the studied species leaflets could reduce transpiration and offer protection against different types of stress (Evert, 2006; Karabourniotis et al., 2020), while species that live at altitudes higher than 2000 m.a.s.l. in xerophilous scrublands and tropical forests (*M. aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa*, *M. blunckifera*, and *M. monanctistra*) exhibit micropapillate trichomes probably to protect them from solar radiation, which could otherwise damage their photosynthetic machinery (Bickford, 2016; Karabourniotis et al., 2020). Furthermore, *M. blunckifera* has leaflets with a thicker cuticle and epidermis, and according to Rudall (2007), Azcón-Bieto et al. (2008), and Chiamolera et al. (2011) these traits also offer protection against solar radiation.

Mimosa aculeaticarpa var. *aculeaticarpa*, *M. benthamii* var. *benthamii*, *M. blunckifera*, *M. monanctistra*, *M. pigra* var. *pigra*, and *M. similis* display sunken stomata on both surfaces as well as isolateral mesophyll; the former have been associated with reduced water loss via transpiration (Rudall, 2007), and isolateral mesophyll results in higher CO_2 assimilation rates (Azcón-Bieto et al., 2008), suggesting that these species could be efficient in the use of water and in the photosynthetic process. In the case of *M. affinis*, an annual herbaceous plant that grows in disturbed tropical forest areas and that has a thin cuticle, dorsiventral mesophyll, and non-sunken stomata, this could indicate lower water use efficiency, but *M. affinis* displays high stomatal density and a high stomatal index, in addition to small stomatal guard cells with characteristics that suggest efficient control of stomata and of gas exchange in environments with a high average temperature (Ayala-Ramos et al., 2024). This demonstrates the variety of strategies that *Mimosa* species employ in order to survive in their respective environments; however, physiological studies (e.g., transpiration rates, reflectance, photosynthetic damage) are lacking to corroborate and support our interpretations which are based on inferences from the literature and observational correlations. *Mimosa aculeaticarpa* var. *aculeaticarpa*, *M. benthamii* var. *benthamii*, *M. blunckifera*, *M. pigra* var. *pigra*, and *M. similis* exhibit organic deposits in the mesophyll and epidermis, and, while not characterized in this study, different compounds have been reported to exist in the bark (Camargo-Ricalde et al., 2001), the leaves (Gandhiraj et al., 2009), and the roots (Pande and Pathak, 2010) of other *Mimosa*

Table 5
Principal characteristics in the groups and subgroups obtained in cluster analysis, and exclusive characters of the studied species.

Group 1		Group 2				
Serrate margin		Ciliate margin				
Basiscopic side with three or more lateral basal veins and acroscopic side with one lateral basal vein		Primary vein with apical branches				
Marginal ultimate venation fibrillate		Basiscopic side with one or two lateral basal veins				
Bundle sheaths composed of polygonal cells, visible in the 1st and 2nd orders of venation		Bundle sheaths composed of lobate cells, visible in all orders of venation				
Simple, multicellular uniseriate, multicellular multiseriate, and glandular trichomes		Simple, non-glandular trichomes				
Subgroup 1	Subgroup 2	Subgroup 3				
Primary vein with sinuous course		Obtuse apex				
Secondary vein arches thin		Terminal tracheids with scalariform or reticulate pits				
Terminal tracheids only with scalariform pits		Marginal ultimate venation forming arches, but it is incomplete in some areas				
Marginal ultimate venation incomplete						
Bundle sheath of the primary vein extends to the abaxial surface						
<i>M. pigra</i> var. <i>pigra</i>	<i>M. affinis</i>	<i>M. monacistra</i>	<i>M. simlís</i>	<i>M. benthamii</i> var. <i>benthamii</i>	<i>M. aculeatocarpa</i> var. <i>aculeatocarpa</i>	<i>M. blanchifera</i>
Parallelocladous venation	Exclusively paracytic stomata	Obliquely lanceolate leaflets	Once branched or up to twice-branched veinlets in the areolae	Marginal ultimate venation forming complete arches	Cuticular folds over the primary vein	Without any particular character
Tracheoblasts in the primary vein apex	Epidermal cells with conical outer periclinal walls		Organic deposits only in palisade parenchyma	Epidermal cells only with straight anticlinal walls		
	Dorsiventral mesophyll			Three types of stomata including anomocytic		
				Crystals in the mesophyll		

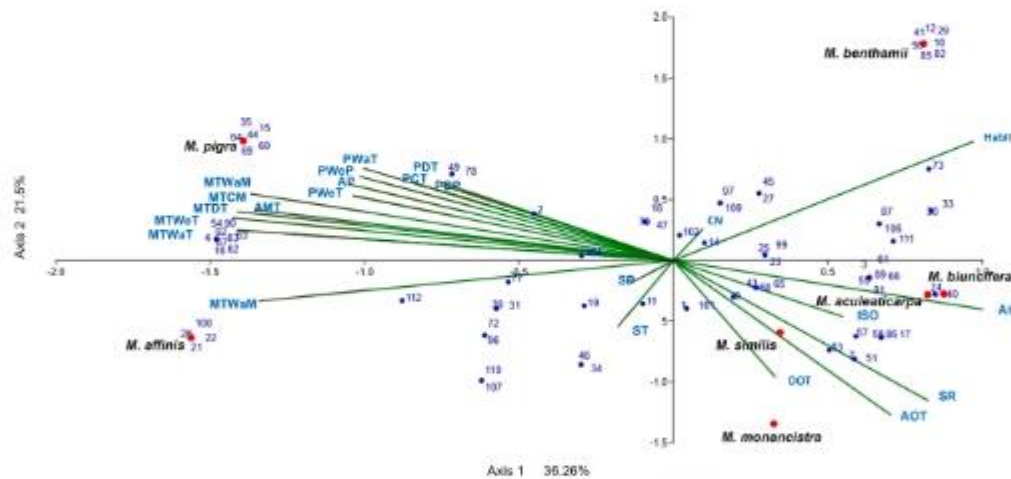


Fig. 8. Canonical correspondence analysis (CCA) showing the relationships between bioclimatic variables (Table 2) and morphoanatomical characteristics of leaflets (list in Supplementary materials 1).

species. It is suggested that these compounds be characterized, given that Pineda et al. (2008) mention them as defense mechanisms against herbivores.

Drawing from Sack and Scoffoni (2013) with regard to the transport capacity differences of primary and secondary veins in angiosperms as reflected by thickness, it is suggested that *M. affinis*, *M. monacistra*, and *M. simlís*, which have a stout primary vein and thin secondary veins, respond differently to water and photosynthate transport needs compared to *M. aculeatocarpa* var. *aculeatocarpa*, *M. benthamii* var. *benthamii*, *M. blanchifera*, and *M. pigra* var. *pigra*, which have a massive primary vein and moderate secondary veins.

Additionally, all species exhibit terminal tracheids associated with an improvement in water flow to the mesophyll (Keshavarzi and Zare,

2006; Sack and Scoffoni, 2013) and with water storage in the leaves (Andrés-Hernández et al., 2012; Alcin et al., 2017). In addition to this character, species that grow at mean temperatures above 20 °C (*M. affinis*, *M. pigra* var. *pigra*, and *M. simlís*) show tracheoblasts in the secondary and tertiary venation, aside from those observed in the primary vein of *M. pigra* var. *pigra*, which may improve water flow within the leaf and, in *M. affinis* and *M. simlís*, this improvement would occur without investment in a larger primary vein, suggesting greater protection against dehydration (de Boer et al., 2016).

In *M. monacistra* and *M. simlís*, the primary vein sheath extends to the abaxial surface of the leaflet; these extensions could increase hydraulic conductance, influence the response to solar radiation, and allow stomata to respond rapidly to changes in water status (Sack and

Scoffoni, 2013), providing these species with resistance to water loss by evaporation (Lawson and Matthews, 2020).

5. Conclusions

The systematic comparative approach to the morphological and anatomical characteristics of the leaflets in this study represents an important contribution to the knowledge of the *Mimosa* genus by providing information on the architectural and anatomical characteristics of the leaflets of seven species present in Mexico, which may have taxonomic and ecological relevance. However, the characters suggested to be of taxonomic value should be confirmed by expanding the number of species studied in different series and sections of the genus.

The morphoanatomical characteristics of the leaflets indicate that the trichomes, thicker cuticle, and sunken stomata protect the *Mimosa* species that exhibit them against environmental stressors such as solar radiation and consequently against excessive water loss during transpiration. These species show optimized water transport, and their anatomical attributes such as isolateral mesophyll, enhance their photosynthetic processes. However, these inferences are based on general knowledge of the species, so for the genus *Mimosa* this still needs to be empirically demonstrated.

Finally, we highlight that this study considered information on the architecture and anatomy of the leaflets, as well as ecological information on the species, allowing for the construction of an integrative database, which was analyzed using multivariate statistics, providing a more complete view of what occurs in the genus *Mimosa*. It should be noted that the database constructed can be used in future research.

Funding

This research did not receive any specific grant from funding agencies in the public, commercial, or not-for-profit sectors.

CRediT authorship contribution statement

Manuel Alberto Ayala-Ramos: Writing – review & editing, Writing – original draft, Software, Methodology, Investigation, Formal analysis, Data curation, Conceptualization. **Susana Adriana Montano-Arias:** Writing – review & editing, Writing – original draft, Validation, Supervision, Software, Resources, Project administration, Methodology, Investigation, Funding acquisition, Formal analysis, Data curation, Conceptualization. **Teresa Terrazas:** Writing – review & editing, Formal analysis. **Rosaura Grether:** Writing – review & editing, Funding acquisition, Formal analysis, Conceptualization.

Declaration of competing interest

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

Acknowledgments

The first author wishes to thank the Secretariat of Science, Humanities, Technology, and Innovation (SECIHTI, Spanish initials), formerly the National Council of Humanities, Sciences, and Technologies (CONAHCYT, Spanish initials) for the doctoral grant provided (CVU 742973). He would also like to recognize the Biological and Health Sciences (CBS, Spanish initials) Doctorate program of Universidad Autónoma Metropolitana for all the assistance given in the conduct of this study. This work has been supported by the project “Infrageneric phylogeny of selected groups of *Mimosa* (Leguminosae) based on molecular and morphological data. Phase III” (code 14303002) and the project “Ecoanatomical and ecophysiological attributes of legumes useful for the restoration of semi-arid environments” (14303007), approved by the

Divisional Council of CBS, UAM, Campus Iztapalapa, and by the Directorate of Research Support (DAI, Spanish initials) General Rector's Office, respectively. We also wish to recognize Patrick Weill for his excellent translation of this article into English.

Supplementary materials

Supplementary material associated with this article can be found, in the online version, at [doi:10.1016/j.flora.2025.152849](https://doi.org/10.1016/j.flora.2025.152849).

Data availability

Data will be made available on request.

References

- Akcin, T.A., Akcin, A., Yalcan, E., 2017. Anatomical changes induced by salinity stress in *Salsola vermiculata* (Amaranthaceae). *Braz. J. Bot.* 40, 1013–1018. <https://doi.org/10.1007/s00415-017-0393-4>.
- Al-Tai, S.S., Hussain, A., Al-Saidi, S.A.A.M., 2018. Anatomical study of some species of Caryophyllaceae in Iraq. *Biochem. Cell. Arch.* 18, 2173–2176.
- Alonso, A.A., 2023. Petiole anatomy of selected species in family Lamiaceae and its systematic relevance. *Flora* 306, 152367. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2023.152367>.
- Andrés-Hernández, A.B., Espinosa, D., Fraile-Orga, M.E., Terrazo, T., 2012. Venation patterns of *Bursera* species Jacq. ex L. (Burseraceae) and systematic significance. *Pl. Syst. Evol.* 298, 1723–1731. <https://doi.org/10.1007/s00606-012-0673-4>.
- Ayala-Ramos, M.A., Montano-Arias, S.A., Terrazas, T., Grether, R., 2024. Ecological implications of stomatal density and stomatal index in the adult stage of *Mimosa* L. (Leguminosae, Casapinioidae). *Protoplasma* 261 (3), 477–486. <https://doi.org/10.1007/s00709-023-01909-8>.
- Azcón-Bieto, J., Fleck, I., Aranda, X., Gómez-Casanova, N., 2008. Potencialidad, estructura ambiental y cambio climático. In: Aragón-Barró, J., Talón, M. (Eds.), (Coord.), *Fundamentos de Fisiología Vegetal*, 2nd ed. McGraw-Hill Interamericana de España, Madrid, pp. 247–283.
- Basu, P., Wheeler, E., Chase, M., 2000. Dicotyledonous wood anatomy and the APG system of angiosperm classification. *Bot. J. Linn.* 134 (1–2), 3–17. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.2000.tb02343.x>.
- Beneito, R.C., 1991. *Sesuvium* contains a description of the genus *Mimosa* Linnæus, (Mimosaceae) in the new world. *New York Bot. Gard.* 65, 1–335.
- Bickford, C.P., 2010. Ecophysiology of leaf trichomes. *Funct. Plant Biol.* 43 (9), 807–814. <https://doi.org/10.1071/FP10095>.
- Borges, L.M., Simon, M.F., Pirani, J.R., 2017. Less is more. Adjusting the taxonomy of the polytypic *Mimosa* genus (Leguminosae, Mimosoidae). *Rodriguezia* 68 (2), 515–540. <https://doi.org/10.1590/2175-7802R21794213>.
- Borges, L.M., Simon, M.F., Morales, M., Luckow, M., Ribeiro, P.G., Grether, R., 2024. *Mimosa* clade. In: Bruneau, A., Quilley, C.P., Ringelberg, J.J. (Eds.), *Advances in Legume Systematics 14. Classification of Casapinioidae. Part 2: Higher-level Classification, Advances in Legume Systematics 14. Classification of Casapinioidae. Part 2: Higher-level Classification*, 240. *PhytoKeys*, pp. 332–342. <https://doi.org/10.1007/978979240101710>.
- Camargo-Ricalde, S.L., Grether, R., Martínez-Soto, A., García-García, V., Barrios-del-Rosal, S., 2001. Especies nuevas del género *Mimosa* (Fabaceae-Mimosoideae) en México. *Bot. Soc. Bot. México* 68, 33–44. <https://doi.org/10.17129/bot.1634>.
- Chamblere, L.D.S., Angelo, A.C., Boger, M.R., Araújo, F.C., 2011. Aspectos anatómicos e fisiológicos de folhas de *Mimosa* acrobulla de áreas com diferentes graus de sucesso. *Flora* 31 (3), 435–450. <https://doi.org/10.1007/s11336-011-9413-2>.
- Coutinho, L.A.C., Francisco, D.M.T., Meira, R.M.S.A., 2013. Leaf anatomical studies of *Chamaecrista* subsect. *Basiphyllae* (Leguminosae, Casapinioidae): new evidence for the up-ranking of the varietal to the species level. *Plant Syst. Evol.* 299, 1709–1720. <https://doi.org/10.1007/s00606-013-0827-5>.
- Criqui, J.V., López-Amsangol, M.F., 1983. *Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica*. Washington.
- Cuervo-Robayo, A.P., Téllez-Valdés, O., Gómez-Alberca, M.A., Venegas-Barrera, C.S., Manjuez, J., Martínez-Meyer, E., 2014. An update of high-resolution monthly climate surfaces for Mexico. *Int. J. Climatol.* 34, 2427–2437. <https://doi.org/10.1002/joc.2848>.
- da Cunha Neto, I.L., Pece, M.R., Douglas, N.A., Nee, M.H., de Sá, C.F.C., Moore, M.J., Angyalosy, V., 2020. Diversity, distribution, development, and evolution of mesoflora bundles in Nymphaeaceae. *Am. J. Bot.* 107 (5), 707–725. <https://doi.org/10.1002/ajb.1471>.
- Döhner, N., Simon, M.F., Schilbo-Whitmann, M.T., Hughes, C.E., Miesch, S.T.S., Gagliardi, J.C., 2011. Chromosome numbers in the genus *Mimosa* L.: cytogenetic and evolutionary implications. *Plant Syst. Evol.* 291, 211–220. <https://doi.org/10.1007/s00606-010-0382-3>.
- de Boer, H.J., Deak, P.L., Wendi, E., Price, C.A., Schulze, E.D., Turner, N.C., Niessle, D., Veskovic, E.J., 2016. Apparent overinvestment in leaf venation relaxes leaf morphological constraints on photosynthesis in arid habitats. *Plant Physiol.* 172 (4), 2286–2299. <https://doi.org/10.1104/pp.16.01213>.
- de Miranda, O.F., de Souza, S.E.X.F., Miles, R.J., Baena, A.B., de Almeida, M., 2020. Influence of environment on the leaf morpho-anatomy and histochemical of the

- ayahuasca leaf: populations cultivated in extra-Amazonian regions. *Acta Sci. Biol. Sci.* 42, 1–12. <https://doi.org/10.4025/actaSciBiolSci.v42i1.50300>.
- Ellis, S., Daly, D.C., Hickey, L.J., Johnson, K.P., Mitchell, J.D., Will, P., Wrag, S.L., 2009. *Manual of leaf architecture*. Ithaca, New York.
- Endo, Y., 2012. Anatomical diversity of function in Leguminosae. *J. Plant. Res.* 125, 41–53. <https://doi.org/10.1007/s10265-011-0404-3>.
- Evert, R.F., 2006. *Boer's Plant Anatomy: Morphology, Cells, and Tissues of the Plant Body: Their Structure, Function, and Development*. John Wiley & Sons, USA.
- Ferreira, F.M., Flores, A.S., 2013. Anatomia foliar de espécies lenhosas de Leguminosae-Caesalpinioideae em uma área de savana em Forquilha, Brasil. *Bot. Mus. Inst. Roraima* 7 (2), 69–76. <https://doi.org/10.24079/botinst.v7i02.750>.
- Ferreira-Cruz, M., Santana-Lira, H.D., Koch, S.D., Gröther, R., 2004. Taxonomic significance of leaflet anatomy in *Mimosa* series *Quadrifidae* (Leguminosae, Mimosoideae). *Syst. Bot.* 29 (4), 892–902. <https://doi.org/10.1600/0363644042451090>.
- Gandhiya, N., Sriban, S., Meeana, V., Sriakshmi, J.K., Sankaranar, C., Rajeswari, R., 2009. Phytochemical screening and antimicrobial activity of the plant extracts of *Mimosa pudica* L. against selected microbes. *Ethnobot. Leaflet* 13, 618–624.
- Gröther, R., 1997. Revision Taxonomica Del Género *Mimosa* (Leguminosae) En Mesoamérica. Universidad Nacional Autónoma de México. Doctoral Dissertation.
- Gröther, R., 2000. Nomenclatural changes in the Genus *Mimosa* (Fabaceae, Mimosoideae) in Southern Mexico and Central America. *Novon* 10 (1), 29–37. <https://doi.org/10.2307/3393180>.
- Gröther, R., 2023. *Mimosa*. In: *Flora of North America Editorial Committee (Eds.), Flora of North America North of Mexico*. New York and Oxford. Vol. 11, part 1, 93–104.
- Gröther, R., Martínez-Bernal, A., Camargo-Ricalde, S.L., 2007. *Mimosa* L., in: Andrade, M. G., de Rzedowski, G.C., Camargo-Ricalde, S.L., Gröther, R., Hernández, H.M., Martínez-Bernal, A., Rica, L., Rzedowski, J., Sousa, S.M., *Flora del bajío y de regiones adyacentes, Familia Leguminosae, Subfamilia Mimosoideae* 150, 140–183.
- Gröther, R., Simon, M.F., 2018. *Mimosa rzedowskii* (Leguminosae), a new name for a taxon in ser. *Quadrifidae* in the southern USA and northeastern Mexico. *Phytotaxa* 38, 1–3.
- Gröther, R., Steinmann, V.W., 2015. *Mimosa aenei* (Leguminosae), a new species from Michoacán, Mexico. *Brittonia* 67 (1), 5–10. <https://doi.org/10.1007/s12228-014-0346-0>.
- Grohar, M.C., Morales, M., Fortunato, R.H., Rosenfeldt, S., 2023. Micromorphology of epicalular waxes in genus *Mimosa* (Fabaceae). *Darwiniana* 11 (1), 9–22. <https://doi.org/10.14522/darwiniana.2023.111.1084>.
- Grohar, M., Rosenfeldt, S., Morales, M., 2016. Leaflet trichome micromorphology in the *Delonix-Brevipetalis* taxonomic complex (*Mimosa* L., Mimosoideae). *Turk. J. Bot.* 40 (1), 45–56. <https://doi.org/10.3906/bot-1412-40>.
- Grohar, M.C., Rosenfeldt, S., Morales, M., 2018. Venation patterns in *Mimosa* subseries *Delonix* and *Brevipetalis* (Leguminosae) and their taxonomical inferences. *Syst. Bot.* 43 (2), 532–543. <https://doi.org/10.1600/036364418X0697256>.
- Grohar, M.C., Rosenfeldt, S., Morales, M., 2022. Stomatal micromorphology in a complex of *Mimosa* section *Mimosa* (Fabaceae). *Protoplastica* 259, 205–215. <https://doi.org/10.1007/900709-021-01655-0>.
- Hammer, G., Harper, D.A.T., Ryan, P.D., 2001. *PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis*. *Palaeontol. Electron.* 4 (1), 1–9.
- Hickey, L.J., Metcalfe, C.R., Chalk, L., 1979. A revised classification of the architecture of dicotyledonous leaves. *Anatomy of the Dicotyledons Vol. 1. Systematic Anatomy of Leaf and Stem. With a Brief History of the Subject*. Clarendon Press, Oxford, pp. 25–34.
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G., Jarvis, A., 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int. J. Climatol.* 25, 1965–1978. <https://doi.org/10.1002/clm.1276>.
- Jordão, I.S.S., Morin, M.F., Simon, M.F., Dutra, V.F., Baumgratz, J.F.A., 2021. New species of *Mimosa* (Leguminosae) from Brazil. *Syst. Bot.* 46 (2), 339–351. <https://doi.org/10.1600/036364421X11623782947271>.
- Kaderlik, G., Boroch, Y., Weising, K., Freitag, H., 2003. Phylogeny of Amaranthaceae and Chenopodiaceae and the evolution of C4 photosynthesis. *Int. J. Plant Sci.* 164 (6), 959–986. <https://doi.org/10.1086/379649>.
- Karabourniotis, G., Iliakopoulos, G., Nikolopoulos, D., Brestia, F., 2020. Protective and defensive roles of non-glandular trichomes against multiple stresses: structure-function correlation. *J. For. Res.* 31, 1–12. <https://doi.org/10.1007/s11876-019-01054-4>.
- Kishavarti, M., Zain, G., 2006. Anatomical study of *Salsola* species (Bumelia). (Chenopodiaceae Vern.). *Int. J. Bot.* 2 (3), 279–285.
- Koch, R., Bhattacha, B., Barthlott, W., 2009. Multifunctional surface structures of plants: an inspiration for biomimetics. *Prog. Mater. Sci.* 54 (2), 137–178. <https://doi.org/10.1016/j.pmatsci.2008.07.003>.
- Larrosa, T., Matthews, J., 2020. Giant cell metabolism and stomatal function. *Annu. Rev. Plant Biol.* 71 (1), 273–302. <https://doi.org/10.1146/annurev-plant-050718-100251>.
- León de la Luz, J.L., Gröther, R., Domínguez-Castellón, R., 2015. On the identity of *Mimosa marginata* and *M. strigata* in Baja California, Mexico. *Acta Bot. Mex.* 112, 5–17.
- Luckow, M., 2002. Anatomical features of the leaves in the *Dichromyctis* group (Leguminosae: Mimosoideae) and their utility for phylogenetic studies. *Syst. Bot.* 27 (1), 29–40. <https://doi.org/10.1043/0363-6445-27.1.29>.
- Lundberg, J., Bremer, K., 2003. A phylogenetic study of the order Asterales using one morphological and three molecular data sets. *Int. J. Plant Sci.* 164 (4), 553–578. <https://doi.org/10.1086/374828>.
- Martínez-Bernal, A., Gröther, R., 2006. *Mimosa*. In: Gröther, R., Martínez-Bernal, A., Luckow, M., Zarco, S. (Eds.), *Flora Del Valle de Tehuacán-Cuicatlan, Mimosaceae, Flora Del Valle de Tehuacán-Cuicatlan, Mimosaceae*, 44. Tribe Mimosaceae, pp. 42–108.
- Martínez-Bernal, A., Gröther, R., González-Arauz, R.M., 2008. *Mimosa*. In: Martínez-Bernal, A., Gröther, R., González-Arauz, R.M. (Eds.), *Flora De Veracruz, Leguminosae I, Flora De Veracruz, Leguminosae I*, 147. Mimosoideae *Mimosa*, pp. 9–126.
- Mulla, L.M., Gallego, L., Villanil, S., Májica, M.B., 1996. Arquitectura foliar de tres géneros monotípicos sudamericanos de Fabaceae. *Darwiniana* 35 (1–4), 1–8.
- Marchioni, J.N.C., Muriel, G.B.D., 1997. Estudo anatômico do sistema vascular de *Mimosa catalpaefolia* Benth. *Cienc. Rural* 27, 223–228.
- Mar'udah, S., Hagsari, L., Damayanti, J., 2024. Pollen characters of species from Leguminosae-caesalpinioideae: significance in identification and reproductive biology. In: *AIP Conference Proceedings*, 3001. AIP Publishing, 030042. <https://doi.org/10.1063/5.0184780>.
- Mendes, T.P., Simon, M.F., Alonso, A.A., da Silva, M.J., 2021. *Mimosa ibericae* (Leguminosae-Caesalpinioideae): a new species based on molecular, anatomical, and morphological data. *Plant Syst. Evol.* 307 (5), 32. <https://doi.org/10.1007/s00606-021-01745-4>.
- Metcalfe, C.R., Chalk, L., 1979. *Anatomy of the dicotyledons. Vol. 1. Systematic Anatomy of Leaf and Stem. With a Brief History of the Subject*. Oxford, London.
- Montano-Arias, S.A., Camargo-Ricalde, S.L., Gröther, R., 2018. Complejo estomático de veinticuatro taxa de *Mimosa* (Leguminosae) presentes en México. *Acta Bot. Mex.* 122, 97–107. <https://doi.org/10.21829/abm.122.2018.1200>.
- Montano-Arias, S.A., Gröther, R., Camargo-Ricalde, S.L., Flores-Olivera, M.H., 2020. Comparative wood anatomy of eight tree species of *Mimosa* sect. *Bimaculata* (Leguminosae) distributed in Mexico and their taxonomic implications. *Phytotaxa* 428 (3), 209–227. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.428.3.3>.
- Morales, M., Grohar, M.C., Rosenfeldt, S., Fortunato, R.H., 2019. A new species of *Mimosa* section *Mimosa* (Leguminosae) from the Paraguayan Cerrado. *Phytotaxa* 401 (1), 024–032. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.401.1.2>.
- Morales, M., Wulff, A.P., Fortunato, R.H., Poggio, L., 2014. Chromosome studies in southern species of *Mimosa* (Fabaceae, Mimosoideae) and their taxonomic and evolutionary inferences. *Plant Syst. Evol.* 300, 803–817. <https://doi.org/10.1007/s00606-013-0920-0>.
- Muller, C.T., Moore, M.J., Foder, Z., Tiley, H., Dronovskiy, R.E., 2017. Phylogenetic patterns of foliar mineral nutrient accumulation among gymnosperms and their relatives in the Chihuahuan Desert. *Am. J. Bot.* 104 (10), 1442–1450. <https://doi.org/10.3733/ajb.1700245>.
- Mustafa, A., Ertelci, H.J., Weigand, M., 2018. Mineralized trichomes in *Soraginaceae*: complex microscale heterogeneity and simple phylogenetic patterns. *Ann. Bot.* 121 (4), 741–751. <https://doi.org/10.1093/aob/mcx191>.
- NCSST, 2020. *Statistical Software*. NCSST, LLC, Kayville, Utah, USA. <https://www.ncsst.com/software/ncsst>.
- Oliveira, J.H.G.D., Iwazaki, M.C., Oliveira, D.M.T., 2014. Morfologia das plantas, anatomia e venação dos eufóbioes e eufóbio de tres espécies de *Mimosa* (Fabaceae, Mimosoideae). *Rodriguésia* 65 (3), 777–789. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201405315>.
- Palacio, F.X., Agudosa, M.J., Crites, J.V., 2020. *Análisis Multivariante Para Datos Biológicos. Teoría y su Aplicación Utilizando El Lenguaje R*. Fundación de Historia Natural Félix de Azara, Buenos Aires.
- Pardo, M., Pichalko, A., 2010. Preliminary pharmacognostic evaluation and physicochemical studies on roots of *Mimosa pudica* (L.) Jacq. *Int. J. Pharm. Sci. Res. Rev.* 1 (1), 50–52.
- Pentaria, E., Apostolides, P., Galati, R., 1994. Simultaneous ordinary epidermal cells behind several patterns of waxiness, a common morphogenetic mechanism. *New Phytol.* 127 (4), 771–780.
- Pérez, M.T., Palauza, J., Castiella, R.M., 2006. Introducción al metabolismo secundario. In: *Acción-Bioma, J. Talon, M. (Eds.), (Coord.) Fundamentos de Fisiología Vegetal*, 2nd ed. McGraw-Hill Interamericana de España, Madrid, pp. 323–348.
- Quílez, E.D., 2018. Taxonomic significance of anatomical characters in some species of *Bristlegrass* family in Iran. *J. The-Qar Sci.* 6 (4), 77–83.
- Quílez, L.P., Koenen, E.J.M., Hughes, C.E., Luckow, M., Lewis, G.F., Ringelberg, J.J., Brunson, A., 2024. Tribe Mimosae. In: Brunson, A., Quílez, L.P., Ringelberg, J.J. (Eds.), *Advances in Legume Systematics 14. Classification of Caesalpinioideae. Part 2: Higher-Level Classification, Advances in Legume Systematics 14. Classification of Caesalpinioideae. Part 2: Higher-Level Classification*, 240. *PhytoKeys*, pp. 201–206. <https://doi.org/10.3897/phytokeys.240.101716>.
- Rai, P., Shrestha, K., Moktan, S., 2024. Comparative study on root anatomy of six species of Himalayan *Dendrobium* species. *Flora* 310, 152424. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2023.152424>.
- Ramírez, N., Briceño, H., 2022. Influencia taxonomica en los aspectos histológicos de las comunidades de plantas. *Acta Bot Venez* 45 (1–2), 83–126.
- Rudall, P., 2007. *Anatomy of Flowering Plants: An Introduction to Structure and Development*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Rubin, S.A., 1999. *Plant Microtechnique and Microscopy*. Oxford University Press, Oxford, New York.
- Rzedowski, J., 1978. *Vegetación De México*, 1st ed. Editorial Limusa S.A. México.
- Sack, L., Scoffoni, C., 2013. Leaf venation: structure, function, development, evolution, ecology and applications in the past, present and future. *New Phytol.* 196 (4), 983–1000. <https://doi.org/10.1111/nph.12253>.
- Sandoval-Zaportilla, E., 2005. *Técnicas Aplicadas Al Estudio De La Anatomía Vegetal*, 58. UNAM, D.F., México.
- Santos-Silva, J., Tozzi, A.M.G.D.A., Simon, M.F., Urquiza, N.G., Morales, M., 2013. Evolution of trichome morphology in *Mimosa* (Leguminosae-Mimosoideae). *Phytotaxa* 119 (1), 1–20. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.119.1.1>.
- Silveira, P.S., Vargas, W.D., Fortunato-Perez, A.P., Meitlin, S.T.S., 2019. A new glandular *Mimosa* species from Southern Brazil and insights about its glandular trichomes

- micromorphology. *Acta Bot. Bras.* 33 (4), 716–723. <https://doi.org/10.1590/0102-33062019060112>.
- Smith, D.L., Smet, R.C., 1995. Cotyledon venation patterns in the Leguminosae: Mimosoideae. *Bot. J. Linn. Soc.* 119 (3), 213–243. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1995.tb00736.x>.
- Sussex, T.A., Salisbury, V.K., 2017. *Essentials of Developmental Plant Anatomy*. Oxford, London.
- Tochi, K.U., 2021. Stomatal development in the context of epidermal tissues. *Ann. Bot.* 128 (2), 137–148. <https://doi.org/10.1093/aob/mcab052>.
- Torres-Montriel, A., Jiménez, N.M.S., 2025. A small piece of a complicated puzzle: the resurrection of *Rauha venusta* Less. From the *Rauha aculeata* L. complex (Fabaceae). *Taxonomy* 5 (1), 10. <https://doi.org/10.3390/taxonomy5010010>.
- Velázquez-Castaneda, V., Grether, R., Arias, S., Martínez, M., 2024. Estimation of divergence times and reconstruction of ancestral morphological characters of the Genus *Mimosa* (Leguminosae, Caesalpinioideae). *Syst. Bot.* 49 (3), 522–546. <https://doi.org/10.1093/sysbio/ktad442>.
- Wang, Y., Si, Y., Dai, H., Li, C., Gao, C., Dong, Z., Jiang, L., 2020. Apex structures enhance water drainage on leaves. *PNAS* 117 (4), 1890–1894. <https://doi.org/10.1073/pnas.1909624117>.



Implicaciones taxonómicas y ecológicas de la morfoanatomía en el género Mimosa (*Leguminosae*).

En la Ciudad de México, se presentaron a las 12:00 horas del día 30 del mes de enero del año 2026 en la Unidad Iztapalapa de la Universidad Autónoma Metropolitana, los suscritos miembros del jurado:

- DRA. ROSAURA GREETHER GONZALEZ
- DRA. TERESA MARGARITA TERRAZAS SALGADO
- DRA. AGUSTINA ROSA ANDRES HERNANDEZ
- DRA. SARA LUCIA CAMARGO RICALDE
- DRA. SUSANA ADRIANA MONTAÑO ARIAS

Bajo la Presidencia de la primera y con carácter de Secretaria la última, se reunieron a la presentación de la Disertación Pública cuya denominación aparece al margen, para la obtención del grado de:


DOCTOR EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

DE: MANUEL ALBERTO AYALA RAMOS

y de acuerdo con el artículo 78 fracción IV del Reglamento de Estudios Superiores de la Universidad Autónoma Metropolitana, los miembros del jurado resolvieron:

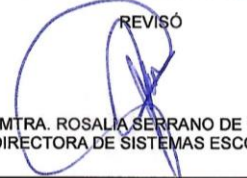
APROBAR

Acto continuo, la presidenta del jurado comunicó al interesado el resultado de la evaluación y, en caso aprobatorio, le fue tomada la protesta.



MANUEL ALBERTO AYALA RAMOS
ALUMNO

REVISÓ




MTRA. ROSALIA SERRANO DE LA PAZ
DIRECTORA DE SISTEMAS ESCOLARES

DIRECTORA DE LA DIVISIÓN DE CBS




DRA. EDITH ARENAS RIOS

PRESIDENTA




DRA. ROSAURA GREETHER GONZALEZ

VOCAL



DRA. TERESA MARGARITA TERRAZAS SALGADO

VOCAL




DRA. AGUSTINA ROSA ANDRES HERNANDEZ

VOCAL



DRA. SARA LUCIA CAMARGO RICALDE

SECRETARIA



DRA. SUSANA ADRIANA MONTAÑO ARIAS