

00345  
88



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA  
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS  
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

ANATOMIA FOLIAR COMPARADA DE *Senecio* sección  
*Mulgedüfolii* (ASTERACEAE: SENECEONEAE) Y  
ESPECIES RELACIONADAS

299221

**T E S I S**  
QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:  
**MAESTRA EN CIENCIAS**  
**(BIOLOGIA VEGETAL)**  
P R E S E N T A  
**A L I C I A R O J A S L E A L**

DIRECTOR DE TESIS: DR. JOSE LUIS VILLASEÑOR RIOS

MEXICO, D.F.

2001



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

## AGRADECIMIENTOS

Al Dr. José Luis Villaseñor Ríos por haber sugerido el tema, por haber proporcionado el material biológico y por todas las facilidades para la realización de este trabajo, por su apoyo y comentarios que ayudaron a enriquecerlo.

Al Dr. Oswaldo Téllez agradezco sus comentarios y todo el apoyo brindado durante la realización del trabajo. A la M. en C. Guillermina Murguía por sus acertados comentarios y sugerencias en la parte anatómica. A la Dra. Teresa Terrazas por su valiosa ayuda en la interpretación de la arquitectura foliar. A la M. en C. Esthela Sandoval por su valiosa ayuda en el análisis numérico. Al Dr. Hermilo Quero y a la Dra. Beatriz Rendón por sus atinados comentarios. A todos ellos agradezco su buena disposición para la revisión del manuscrito, sus comentarios y su confianza.

A la Biól. Sara Fuentes por su asesoría en el microscopio electrónico de barrido, por sus comentarios y sobre todo por su amistad.

A mis queridos padres Rodrigo Rojas y Matilde Leal les agradezco su constante apoyo y amor hacia mí. A mis hermanos Rosalba, Eduardo, Rodrigo, Ricardo y Julio les agradezco su voto de confianza y apoyo durante todo este tiempo que me llevó realizar el trabajo. Gracias a todos ustedes que me brindaron una segunda oportunidad para vivir.

Al Jardín Botánico del Instituto de Biología, particularmente a la M. en C. Esthela Sandoval encargada del laboratorio de Apoyo a la Investigación por las facilidades brindadas durante mi estancia en este lugar. Al Biól. Alejandro Vallejo por su asesoría en la digitalización de las imágenes.

A los buenos compañeros, pero ante todo grandes amigos, por su incondicional ayuda para finalizar este trabajo: Lourdes Carmona, Esthela Sandoval, Salvador Arias, Ulises Guzmán, Concepción Guzmán, Bárbara Estrada, Gabriel Olalde, Marina Meza, Carmen Cecilia Hernández, Elvira Yáñez, Alejandro Medina y Rosa María Cid.

A todos aquellos que confiaron en mí y que de una u otra manera participaron en la conclusión de este trabajo.

# CONTENIDO

	Página
Resumen	1
I. Introducción	2
A. Importancia de las estructuras vegetativas	2
B. Importancia de la anatomía foliar en taxonomía	3
C. Estudios anatómicos en Asteraceae	5
II. Objetivos	6
III. Antecedentes	7
A. Descripción de la sección	8
B. Distribución geográfica	9
IV. Materiales	10
V. Métodos	12
A. Aclaramiento foliar	12
B. Preparaciones cuticulares	12
C. Preparación de secciones transversales	14
D. Microscopía electrónica de barrido	15
E. Análisis fenético	16
VI. Resultados y discusión	19
A. Aclaramiento foliar	
<i>Senecio</i> sección <i>Mulgediifolii</i>	19
1.- Morfología gruesa	19
2.- Patrones de venación	22
3.- Orden de venación	25
Discusión	31
Especies de <i>Senecio</i> fuera de la sección <i>Mulgediifolii</i>	33
1.- Morfología gruesa	33
2.- Patrones de venación	37
3.- Orden de venación	38
Discusión	41
B. Preparaciones cuticulares	
<i>Senecio</i> sección <i>Mulgediifolii</i>	42
Epidermis adaxial, vista superficial	42

	Página
Epidermis abaxial, vista superficial	46
Discusión	48
Especies de <i>Senecio</i> fuera de la sección <i>Mulgediifolii</i>	49
Epidermis adaxial, vista superficial	49
Epidermis abaxial, vista superficial	50
C. Preparación de secciones transversales	
<i>Senecio</i> sección <i>Mulgediifolii</i>	52
Epidermis adaxial. Sección transversal	52
Epidermis abaxial. Sección transversal	59
Mesofilo	61
Haces vasculares	61
Diente	62
Discusión	62
Especies de <i>Senecio</i> fuera de la sección <i>Mulgediifolii</i>	68
Epidermis adaxial. Sección transversal	68
Epidermis abaxial. Sección transversal	69
Mesofilo	71
Haces vasculares	71
Diente	72
D. Microscopía electrónica de barrido	
<i>Senecio</i> sección <i>Mulgediifolii</i>	73
1.- Relieve de la pared celular externa	73
2.- Ornamentación de los tricomas	75
3.- Secreciones epicuticulares: ceras	75
Discusión	78
Especies de <i>Senecio</i> fuera de la sección <i>Mulgediifolii</i>	82
1.- Relieve de la pared celular externa	82
2.- Ornamentación de los tricomas	83
3.- Secreciones epicuticulares: ceras	83
E. Análisis fenético	
1.- Análisis de conglomerados	86
a) Primer análisis	86
b) Segundo análisis	87

	Página
c) Tercer análisis	88
d) Cuarto análisis	89
2.- Análisis de componentes principales	90
a) Primer análisis	91
b) Segundo análisis	94
c) Tercer análisis	99
d) Cuarto análisis	103
Discusión	108
VII. Conclusiones	112
VIII. Bibliografía	115
Anexo I	120
Anexo II	124
Anexo III	126
Anexo IV	128
Anexo V	129
Anexo VI	131

## ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro	Página
1 Lista de especies estudiadas de <i>Senecio</i> sección <i>Mulgediifolii</i> y especies afines.	11
2 Intervalos de los tricomas con base en la abundancia promedio y sus categorías asignadas.	13
3 Morfología de las hojas basales de <i>Senecio</i> sección <i>Mulgediifolii</i> .	19
4 Patrón de venación para las tres regiones de la hoja basal.	23
5 Ángulo de divergencia para las venas secundarias de las hojas basales; se da el intervalo del ángulo para cada región de la hoja (valor mínimo y máximo) así como valores de la media y una desviación estándar.	26
6 Ordenes de venación y orientación de la venación intercostal observados a través del aclaramiento foliar para las hojas basales.	27
7 Valores promedio y una desviación estándar del grado de ramificación de las venillas terminales libres y forma de las areolas para las hojas basales.	29
8 Morfología de las hojas basales de las especies no miembros de la sección <i>Mulgediifolii</i> .	33
9 Patrón de venación observado a través del aclaramiento foliar para las tres regiones de la hoja basal.	37
10 Ángulo de divergencia para las venas secundarias de las hojas basales; se da el intervalo para cada región de la hoja (valor mínimo y máximo) así como los valores de la media y una desviación estándar.	38
11 Ordenes de venación y orientación de la venación intercostal observados a través del aclaramiento foliar para las hojas basales.	39
12 Valores de la media, una desviación estándar del grado de ramificación de las venillas terminales libres y forma de las areolas para las hojas basales.	40
13 Células epidérmicas observadas tanto en vista superficial como en sección transversal de la región media de la hoja en <i>Senecio</i> sección <i>Mulgediifolii</i> .	42
14 Caracterización de los tricomas de la región media de la hoja. Para la longitud del pie se indican el intervalo (mínimo-máximo), valores de la media y una desviación estándar.	44
15 Frecuencia de los tricomas observados en vista superficial para la región media de la hoja. Los valores indican el intervalo (mínimo-máximo), la media y una desviación estándar. Se menciona la categoría asignada a cada frecuencia.	45
16 Caracterización de los estomas observados tanto en vista superficial como en sección transversal, así como el valor de la media del índice estomático en la región media de la hoja.	46
17 Células epidérmicas observadas tanto en vista superficial como en sección transversal de la región media de la hoja para las especies no miembros de la sección <i>Mulgediifolii</i> .	49
18 Caracterización de los tricomas de la región media de la hoja. Para la longitud del pie se indican el intervalo (mínimo-máximo), valores de la media y una desviación estándar.	49
19 Frecuencia de los tricomas observados en vista superficial para la región media de la hoja. Los valores indican el intervalo (mínimo-máximo), la media y una desviación estándar. Se menciona la categoría asignada a cada frecuencia.	50
20 Caracterización de los estomas observados tanto en vista superficial como en sección transversal, así como el valor de la media del índice estomático en la región media de la hoja.	50
21 Caracteres de la lámina para la región media de la hoja, observados en sección transversal para <i>Senecio</i> sección <i>Mulgediifolii</i> .	52
22 Tipos de tricomas y su ubicación en las diferentes zonas de la hoja observados en sección transversal; ornamentación de los mismos vista a través del microscopio electrónico de barrido, para la región media de la hoja.	55

23	Caracteres de la vena media de la región media de la hoja, observados en sección transversal.	62
24	Caracteres de la lámina para la región media de la hoja, observados en sección transversal. Especies no miembros de la sección <i>Mulgediifolii</i> .	68
25	Tipos de tricomas y su ubicación en las diferentes zonas de la hoja, observados en sección transversal; ornamentación de los mismos a través del microscopio electrónico de barrido, para la región media de la hoja.	70
26	Caracteres de la vena media de la región media de la hoja, observados en sección transversal.	72
27	Ornamentación y depositación de cera de las células epidérmicas en la región media de la hoja, observadas superficialmente en el microscopio electrónico de barrido, para <i>Senecio</i> sección <i>Mulgediifolii</i> .	73
28	Ornamentación en dientes, observados en vista frontal en el microscopio electrónico de barrido.	74
29	Forma de depositación de cera sobre los tricomas en vista superficial, observados al microscopio electrónico de barrido para las hojas basales.	76
30	Ornamentación y depositación de cera de las células epidérmicas en la región media de la hoja, observadas superficialmente en el microscopio electrónico de barrido, para especies no miembros de la sección <i>Mulgediifolii</i> .	82
31	Ornamentación en dientes, observados en vista frontal en el microscopio electrónico de barrido, para especies no miembros de la sección <i>Mulgediifolii</i> .	83
32	Forma de depositación de cera sobre los tricomas en vista superficial, observados al microscopio electrónico de barrido para las hojas basales.	84
33	Vectores característicos de los caracteres con mayor carga y porcentaje de variación explicada por cada uno de los tres primeros componentes principales para los caracteres anatómicos de todos los taxa.	91
34	Vectores característicos de los caracteres con mayor carga y porcentaje de variación explicada por cada uno de los tres primeros componentes principales para los caracteres anatómicos de <i>Senecio</i> sección <i>Mulgediifolii</i> .	96
35	Vectores característicos de los caracteres con mayor carga y porcentaje de variación explicada por cada uno de los tres primeros componentes principales para los caracteres anatómicos, morfológicos y flavonoides de todos los taxa.	100
36	Vectores característicos de los caracteres con mayor carga y porcentaje de variación explicada por cada uno de los tres primeros componentes principales para los caracteres anatómicos, morfológicos y flavonoides de <i>Senecio</i> sección <i>Mulgediifolii</i> .	105

## ÍNDICE DE FIGURAS

Figuras	Página
1 - 4 Forma de las hojas basales y patrón de venación de <i>Senecio</i> sección <i>Mulgediifolii</i> .	20
5 - 8 Forma de las hojas basales y patrón de venación de <i>Senecio</i> sección <i>Mulgediifolii</i> .	21
9 - 12 Forma de las hojas caulinares de <i>Senecio mulgediifolius</i> y <i>S. multidentatus</i> .	24
13 - 15 Hoja basal, venación intercostal y terminación de un diente.	30
16 - 17 Forma de la hoja basal de <i>Senecio multidentatus</i> .	34
18 - 21 Forma de las hojas basales y patrón de venación de <i>Senecio madreensis</i> y <i>S. prionopterus</i> .	35
22 - 23 Forma de la hoja basal de <i>Senecio toluccanus</i> .	36
24- 27 Epidermis adaxial y abaxial vista superficial y formas de cristales en <i>Senecio</i> sección <i>Mulgediifolii</i> .	43
28 - 33 Secciones transversales de la lámina y vena media.	53
34 - 36 Epidermis vista superficial, vista bajo el microscopio electrónico de barrido.	56
37 - 42 Variedad morfológica de tricomas.	57
43 - 48 Variedad morfológica de tricomas.	58
49 - 51 Hidátodos en el diente.	67
52 - 55 Depositación de cera en epidermis y tricomas.	80
56 - 60 Variación en la ornamentación de las células epidérmicas.	81
61 Dendrograma con base en los caracteres anatómicos para <i>Senecio</i> sección <i>Mulgediifolii</i> y las especies no miembros de la sección.	87
62 Dendrograma con base en los caracteres anatómicos para <i>Senecio</i> Sección <i>Mulgediifolii</i> .	88
63 Dendrograma con base en los caracteres anatómicos, morfológicos y tipo de flavonoides para <i>Senecio</i> sección <i>Mulgediifolii</i> y las especies no miembros de la sección.	89
64 Dendrograma con base base en los caracteres anatómicos, morfológicos y tipo de flavonoides para <i>Senecio</i> sección <i>Mulgediifolii</i> .	90
65 Gráfica bidimensional para los componentes 1 y 2 a partir de caracteres anatómicos para <i>Senecio</i> sección <i>Mulgediifolii</i> y las especies no miembros de la sección.	93
66 Gráfica bidimensional para los componentes 1 y 3 a partir de caracteres anatómicos para <i>Senecio</i> sección <i>Mulgediifolii</i> y las especies no miembros de la sección.	94
67 Gráfica bidimensional para los componentes 1 y 2 a partir de caracteres anatómicos para <i>Senecio</i> sección <i>Mulgediifolii</i> .	98
68 Gráfica bidimensional para los componentes 1 y 3 a partir de caracteres anatómicos para <i>Senecio</i> sección <i>Mulgediifolii</i> .	99
69 Gráfica bidimensional para los componentes 1 y 2 a partir de caracteres anatómicos, morfológicos y flavonoides para <i>Senecio</i> sección <i>Mulgediifolii</i> y las especies no miembros de la sección.	102
70 Gráfica bidimensional para los componentes 1 y 3 a partir de caracteres anatómicos, morfológicos y flavonoides para <i>Senecio</i> sección <i>Mulgediifolii</i> y las especies no miembros de la sección.	103

- |    |   |     |
|----|---|-----|
| 71 | Gráfica bidimensional para los componentes 1 y 2 a partir de los caracteres anatómicos, morfológicos y flavonoides para <i>Senecio</i> sección <i>Mulgediifolii</i> . | 106 |
| 72 | Gráfica bidimensional para los componentes 1 y 3 a partir de los caracteres anatómicos, morfológicos y flavonoides para <i>Senecio</i> sección <i>Mulgediifolii</i> . | 108 |
| 73 | Cladograma de <i>Senecio</i> sección <i>Mulgediifolii</i> . Tomado de Villaseñor (1991).  | 111 |

## RESUMEN

Se presenta un estudio de la anatomía foliar de las especies de *Senecio* sección *Mulgediifolii* y de 4 especies no miembros de la sección, para reconocer caracteres anatómicos con valor en sistemática que ayuden a una mejor circunscripción de la sección.

El trabajo consistió en aclaramientos foliares, preparaciones cuticulares, secciones transversales y la revisión de la superficie foliar a través del microscopio electrónico de barrido. Fueron hechas preparaciones permanentes de hojas aclaradas con la mezcla de fucsina básica e hidróxido de sodio al 10%; de material incluido en parafina, seccionado en un micrótopo rotatorio y teñidas con safranina-verde rápido y, de preparaciones cuticulares teñidas con safranina.

Se describió la arquitectura foliar, la arquitectura cuticular y la anatomía foliar de 14 especies pertenecientes a *Senecio* sección *Mulgediifolii* y de 4 especies no miembros de la sección. Con los datos obtenidos, aunados a datos morfológicos y químicos se realizó un análisis de conglomerados y de componentes principales. La taxonomía de la sección *Mulgediifolii* no puede ser determinada únicamente por su anatomía ya que los caracteres anatómicos considerados son compartidos entre las diferentes especies de la sección *Mulgediifolii* y los no miembros de la sección. A través de la combinación de los caracteres en los diferentes análisis realizados, se observó que existe la posibilidad de que la sección no sea un grupo monofilético. Sin embargo, nos muestran que dentro de la sección existe un grupo natural compuesto por tres especies: *Senecio helodes*, *S. jacalensis* y *S. roseus*.

La información anatómico foliar generada no apoya la actual circunscripción de *Senecio* sección *Mulgediifolii*, sin embargo, aporta nueva información que amplía el conocimiento de los senecios mexicanos.

## I. INTRODUCCIÓN

El género *Senecio* L. de la familia Asteraceae o Compositae, con más de 1,400 especies es uno de los más diversos dentro de las fanerógamas y es también el género más grande de la familia. *Senecio* es también uno de los géneros cosmopolitas más exitosos, pues se encuentra desde los trópicos cálido-húmedos hasta los páramos de altura, prácticamente en cualquier tipo de hábitat. Sin embargo, es menos abundante en la regiones tropicales, haciéndose más diverso en las regiones montañosas templadas y frías. El género *Senecio* taxonómicamente es un grupo de plantas notoriamente difícil debido al alto número de especies descritas lo cual dificulta su agrupación en las diferentes secciones que lo componen.

En la familia existen revisiones taxonómicas para tribus, géneros o especies nuevas que se basan en la morfología, principalmente en los caracteres florales. Sin embargo, actualmente se propone que los estudios taxonómicos no deben sólo basarse en el estudio de las características morfológicas externas tradicionales, sino que es necesario reforzarlos también con estudios histológicos (Fahn, 1974; Stuessy, 1990), químicos, citológicos, entre otros.

### A. IMPORTANCIA DE LAS ESTRUCTURAS VEGETATIVAS.

Las características vegetativas de las plantas, tales como hojas, tallos, yemas, hábito de crecimiento, etc., son generalmente fáciles de observar y en ocasiones no se requiere el uso del microscopio. Sin embargo, generalmente su valor como criterio taxonómico es limitado debido a que el número de caracteres vegetativos utilizados es reducido, si es comparado con el número de especies de plantas vasculares existentes y además porque los caracteres vegetativos no son considerados como constantes (Lawrence, 1963).

Las estructuras de reproducción han sido consideradas como las más constantes y por lo tanto han sido usadas preferencialmente en la clasificación de las plantas. Esto se atribuye generalmente a que los caracteres florales están relativamente "conservados" en cuanto a la variación evolutiva y por lo tanto dan una mayor información de las relaciones filogenéticas (Stace, 1984). En este sentido, Tomlinson (1984) discute el hecho del conservacionismo de los órganos reproductores en las plantas, argumentando

que esto se debe a la construcción modular de las partes vegetativas en plantas superiores; es decir, el cuerpo de una planta está hecha de un número indefinido de unidades repetidas, sin definir el número de partes y además estas unidades tienen la capacidad de repararse y replicarse (dividirse). Por el contrario, una flor usualmente tiene un número fijo de partes arregladas en una secuencia constante y no tienen la capacidad de autorrepararse. Desde un punto de vista funcional, la unidad reproductora (la flor) tiene una serie de funciones que son invariables y relacionadas para objetivos precisos: la producción de gametos, cigotos y embriones.

Al contrario de las flores, las partes vegetativas tienen una gran diversidad de funciones posibles, tales como fotosíntesis, soporte mecánico, almacenamiento y anclaje. Por lo tanto, una hoja puede presentarse como diferentes estructuras en la planta, pudiendo ser un cotiledón, una escama en la yema, un apéndice fotosintético, una espina, un zarcillo, un órgano de atracción o una yema. Debido a esta diversidad de estructuras y funciones de la hoja, se observa que a menudo su función o especialización es el rasgo de mayor valor diagnóstico en estudios taxonómicos. Y es debido a su fácil observación (además de las diferencias existentes en forma y tamaño) que la lámina de la hoja ha sido extensivamente examinada (Stuessy, 1990).

Desafortunadamente se sabe que muchas de las diferencias anatómico-morfológicas de las hojas son de tipo adaptativo y por lo tanto varían de una región a otra. Sin embargo, los caracteres anatómicos vegetativos proveen datos adicionales para resolver problemas taxonómicos produciendo así diferente información de la de los órganos reproductivos (Stuessy, 1990).

## **B. IMPORTANCIA DE LA ANATOMÍA FOLIAR EN TAXONOMÍA.**

La estructura de las hojas generalmente no es considerada en estudios taxonómicos y de morfología comparada, debido en gran parte a la ausencia de una clasificación detallada, uniforme y concreta de sus características (Hickey, 1973). A pesar de esto, los caracteres de la hoja son los más ampliamente usados de todos aquellos órganos no reproductores.

Es importante resaltar la importancia que tiene el análisis de la arquitectura foliar y caracteres cuticulares en la interpretación de la evolución de las angiospermas, debido

a que son los caracteres que mejor se han preservado en el registro fósil. Además, estos aspectos se proponen como herramientas para la interpretación de paleoclimas (Dilcher, 1974). Algunos autores señalan el poco interés que la arquitectura foliar de angiospermas ha recibido por parte de muchos sistemáticos; así, también manifiestan que este carácter, junto con los análisis cuticulares y la anatomía, cobran mayor importancia para los estudios paleobotánicos, donde la identificación de angiospermas fósiles se basa principalmente en estructuras vegetativas como las hojas (Wolfe, 1972; Dilcher, 1974; Doyle y Hickey, 1976; Levin, 1986a, 1986b; Hershkovitz, 1991). Con este planteamiento en mente, se han realizado trabajos de arquitectura foliar con la finalidad de lograr un catálogo que pueda contribuir en la identificación de especies o géneros de Compuestas de Cerrados, Brasil, cuyos datos también serían útiles para estudios ecológicos (Felippe y Alencastro, 1966; Paula, 1966). Carlquist (1957, citado en Felippe y Alencastro, 1966) propone que el estudio de la arquitectura foliar puede contribuir en la solución de problemas filogenéticos en la familia Compositae.

Otra de las finalidades de la arquitectura foliar es contribuir al conocimiento de las angiospermas actuales. Y este conocimiento será potencialmente útil en estudios de evolución de la morfología foliar, de la relación entre forma y función de la hoja y de morfogénesis foliar (Levin, 1986a, 1986b; Hershkovitz, 1991).

Caracteres como los tricomas, el complejo estomático, la depositación de cera epicuticular y la escultura u ornamentación de la superficie externa, son útiles tanto para plantas actuales como para el estudio de hojas fósiles (Dilcher, 1974). Los tricomas, debido a su variedad y presencia casi universal en angiospermas, son más a menudo listados para comparación sistemática (Carlquist, 1961; Metcalfe y Chalk, 1972; Payne, 1978). Según Barthlott (1990) la superficie epidérmica es poco afectada por las condiciones ambientales en las cuales se desarrollan las plantas y por esta razón esta información puede ser utilizada en sistemática. La micromorfología de los depósitos de cera epicuticular de las hojas ha sido empleada como carácter taxonómico a distintos niveles en varios grupos de angiospermas y gimnospermas (Denton, 1994). Ciertos trabajos manejan aspectos estructurales, funcionales y taxonómicos de la micromorfología de la cera epicuticular y de otros elementos de la superficie de las

plantas (Martin y Juniper, 1970; Hallam y Juniper, 1971; Barthlott, 1981, 1990). Algunos trabajos se han enfocado a aspectos bioquímicos, como la síntesis y composición de las ceras (Holloway, 1971; Kolattukudy, 1980); también hay estudios quimiotaxonómicos basados en la composición de las ceras (Osborne y Stevens, 1996). Otros trabajos sugieren que puede haber una relación entre la morfología y la composición química de las ceras epicuticulares, la cual puede estar sujeta a continuas modificaciones por el ambiente (Baker, 1974). Así como los caracteres superficiales de la hoja son considerados útiles, de igual manera lo son las secciones transversales de la lámina, que también proveen numerosos datos con potencial valor taxonómico (Radford et al., 1974; Stace, 1980 y 1984), como son la epidermis, la hipodermis, la disposición del esclerénquima, el arreglo y forma de los haces vasculares, el mesofilo, la forma y distribución de cuerpos de sílice y de carbonato de calcio y varios tipos de tricomas y papilas. En consecuencia, el estudio de la morfología y anatomía foliar de las dicotiledóneas, dado su potencial para proveer información sistemática, está volviéndose cada vez más apreciada (HersHKovitz, 1991).

### C. ESTUDIOS ANATÓMICOS EN ASTERACEAE.

Los trabajos de anatomía foliar en Compuestas abarcan diferentes aspectos, como son el desarrollo de cavidades secretoras (Lersten y Curtis, 1988; Russin et al., 1988), caracteres xeromorfos (Anderson y Creech, 1975; Ragonese, 1990), morfología de tricomas (Jeffrey, 1987), ontogenia de tricomas glandulares (Carlquist, 1958, 1959a, 1959b), cristales (Dormer, 1961) o hidátodos (Lersten y Curtis, 1985). Algunos otros trabajos tratan de las interrelaciones entre los miembros de alguna tribu empleando caracteres anatómicos (Doroszynski, 1984); otros más hacen mención de la anatomía, pero sin darle mayor peso en las interrelaciones de las especies (Nordenstam, 1978; Anderson, 1983; Villaseñor, 1991).

Hasta el momento no hay datos de la anatomía foliar para las especies de *Senecio* sección *Mulgediifolii*; por tal motivo se ha considerado de interés llevar a cabo este estudio ya que es un grupo de especies básicamente mexicanas.

## II. OBJETIVOS

1. Analizar la anatomía foliar y la arquitectura de la hoja y de la cutícula de *Senecio* sección *Mulgediifolii* y de algunas especies fuera de la sección anteriormente tratadas como parte de ella.

2. A partir de los caracteres anatómicos y de arquitectura foliar y cuticular, y de otras fuentes de evidencia establecer la semejanza anatómica entre las especies que constituyen la sección.

3. Reconocer caracteres anatómicos que ayuden a circunscribir mejor a la sección.

### III. ANTECEDENTES

México, con más de 130 especies de *Senecio* L. *sensu stricto*, es un importante centro de diversificación del género (Barkley, 1985, 1990). Greenman (1901, 1915) y Barkley (1985) estudiaron los senecios mexicanos, reconociendo grupos de especies y sugirieron que estos grupos representan linajes particulares en el género. Sin embargo, existen datos limitados sobre dichos grupos, lo que hace difícil proponer relaciones entre las especies. *Senecio* sección *Mulgediifolii* Greenm. es uno de estos grupos.

*Senecio* sección *Mulgediifolii* comprende especies que se distribuyen en México y Guatemala. Esta sección se caracteriza por una combinación de caracteres morfológicos que no son encontrados en ninguna de las otras especies del género en México, Centroamérica o Norteamérica. La sección *Mulgediifolii* está definida por la presencia de hojas basales arregladas en una roseta, pedúnculos con tricomas multicelulares y ausencia de flores radiadas (Villaseñor, 1991).

Las especies de la sección *Mulgediifolii* han sido comúnmente confundidas con especies del género *Erechtites* Raf. (Belcher, 1956) o con los miembros Cacalioides de la flora de México, un grupo que fue segregado de *Senecio* con bases citológicas, morfológicas y microestructurales (Rydberg, 1924; Phippen, 1968; Barkley, 1985). Hemsley (1881) realizó el primer análisis taxonómico de los senecios mexicanos y centroamericanos. Aunque él no subdividió al género, reconoció 7 especies de la sección *Mulgediifolii*, más tarde nombrada así por Greenman (1901), quien subdividió las especies mexicanas y norteamericanas de *Senecio* en 22 secciones, pero no proveyó las descripciones ni tipificó los nuevos taxa por él nombrados.

Los resultados de un análisis cladístico inicial realizado por Villaseñor (1991), donde consideró, además de la morfología externa, datos como números cromosómicos y análisis de ADN, revelan que la sección *Mulgediifolii*, como la concibió Greenman (1901), es polifilética. Sin embargo, Villaseñor excluye de *Senecio* sección *Mulgediifolii* las especies *Senecio madrensis* y *S. prionoapterus*, conformándose un grupo monofilético y así las dos especies constituyen el grupo externo. Evidencias biogeográficas y ecológicas también apoyan la exclusión de *S. madrensis* y *S. prionoapterus* de la sección *Mulgediifolii*.

## A. DESCRIPCIÓN DE LA SECCIÓN.

Todas las especies de la sección *Mulgediifolii* son hierbas rizomatosas perennes. El tamaño de las plantas es variable, con un rango de 20 cm a más de 2 m de alto en la madurez. Sus tallos son solitarios, erectos, estriados y fistulados, los cuales se ramifican sólo en las inflorescencias. Algunas especies tienen tallos engrosados, particularmente en su porción basal. Los entrenudos más bajos son más cortos que los entrenudos superiores, por esta razón las hojas basales, que son las más grandes de la planta, dan el aspecto de estar amontonadas, como si formaran una roseta. Las hojas son de dos tipos: basales y caulinares. Las hojas basales varían en tamaño y forma entre las especies de la sección *Mulgediifolii*. La lámina de las hojas basales puede ser no dividida a profundamente lobulada; todas tienen grandes pecíolos. Las hojas caulinares son similares a las basales, aunque más pequeñas y progresivamente reducidas en tamaño hacia arriba. Los márgenes de las hojas basales y caulinares son conspicuamente serrados, dentados, biserrados o doble dentados. Los dientes más grandes presentan un engrosamiento en el ápice denominado callo. Todas las especies muestran algún tipo de tricoma, al menos en alguna etapa de su desarrollo, aunque algunas especies pueden parecer glabras en la madurez (Villaseñor, 1991).

Todas las especies de *Senecio* sección *Mulgediifolii* exhiben capítulos monotélicos (Weberling, 1989) que se caracterizan porque el eje principal finaliza en una cabezuela terminal. Las cabezuelas son homógamas y discoides; estas varían notablemente en tamaño, en una amplitud de 5 a 20 mm de largo y ancho (incluyendo las flores). Las flores son hermafroditas, fértiles, tubulares. El número de flores por cabezuela es variable tanto inter- como intraespecíficamente. Las corolas pueden ser amarillas, blancas a blanco-cremosas o purpúreas a púrpura intenso y son generalmente campanuladas. El limbo de la corola está dividido en 5 lóbulos principalmente deltados. El polen en todas las especies de la sección es equinado, con las espinas uniformemente espaciadas. Los aquenios son principalmente oblongos, columnares o ligeramente clavados, de color café en la madurez. El ápice del aquenio forma un anillo en donde el vilano está unido. El vilano está formado por numerosas cerdas blancas fácilmente desprendibles, las cerdas compuestas por dos series de células de paredes engrosadas, las

células laterales se proyectan en una pequeña espina (Villaseñor, 1991).

## B. DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA.

Las especies de *Senecio* sección *Mulgediifolii* se encuentran exclusivamente en regiones montañosas, en una amplitud de 1,300 m a 4,300 m de altitud, aunque la mayoría de las especies se encuentran por arriba de los 2,500 m. Comúnmente se encuentran en bosques de *Pinus* o *Abies* y son menos frecuentes en bosques de *Quercus*, *Quercus-Pinus*, o bosques nublados. La principal área de diversificación de la sección *Mulgediifolii* es el Eje Volcánico y las regiones montañosas de Chiapas y Guatemala. *Senecio madrensis* es endémica de la Sierra Madre Oriental, en los estados de Coahuila y Nuevo León y por lo tanto difiere del patrón general de distribución de los otros miembros de la sección; en cambio, *S. prionoapterus* está presente en el Eje Volcánico pero se le encuentra en latitudes bajas y en ambientes más cálidos, bosques de *Quercus*, bosque tropical deciduo o tierras bajas, siendo una de las razones por las cuales Villaseñor (1991) las excluyó de *Senecio* sección *Mulgediifolii*.

La sección *Mulgediifolii* comprende 15 taxa sensu Villaseñor (1991): *Senecio bracteatus* Klatt, *S. callosus* Sch. Bip., *S. conzattii* Greenm., *S. deformis* Klatt, *S. doratophyllus* Benth., *S. godmanii* Hemsl., *S. helodes* Benth., *S. iodanthus* Greenm., *S. jacalensis* Greenm., *S. mulgediifolius* Schauer, *S. orizabensis* Sch. Bip. ex Hemsl., *S. polypodioides* (Greene) Greene, *S. rhyacophilus* Greenm., *S. roseus* Sch. Bip. y *S. runcinatus* Less.

#### IV. MATERIALES

Se estudiaron 14 especies de *Senecio* sección *Mulgediifolii* sensu Villaseñor (1991) (*Senecio bracteatus*, *S. callosus*, *S. conzattii*, *S. deformis*, *S. doratophyllus*, *S. godmanii*, *S. helodes*, *S. iodanthus*, *S. jacalensis*, *S. mulgediifolius*, *S. orizabensis*, *S. polypodioides*, *S. roseus* y *S. runcinatus*), además de otras 4 especies no incluidas en esta sección (*S. madrensis* A. Gray, *S. multidentatus* Sch. Bip. ex Hemsl., *S. prionoapterus* B.L. Rob. & Greenm. y *S. toluccanus* DC). Estas cuatro especies representan otras secciones en las cuales Jeffrey (1993) coloca a los senecios mexicanos: sección *Lugentes* representada por *Senecio madrensis*, *S. prionoapterus* y *S. toluccanus* y la sección *Triangulares* representada por *S. multidentatus*.

Debido a la restringida distribución de *S. rhyacophilus* (endémica de Guatemala), no fue posible procesar este material.

Todo el material proveniente de colectas en el campo o de material herborizado del Herbario Nacional del Instituto de Biología (MEXU), de la Universidad Nacional Autónoma de México, fue proporcionado e identificado por el Dr. José Luis Villaseñor (Cuadro 1). Se utilizaron ejemplares maduros, tanto para las hojas basales como caulinares.

Como las hojas basales están presentes en una roseta, se seleccionó cualquiera de ellas; para las hojas caulinares se seleccionaron la segunda y tercera hoja de la base hacia el ápice del escapo floral. El material fresco fue fijado en FAA (Sass, 1961) durante 24 horas, lavado en agua corriente una hora y preservado en alcohol etílico al 70%. El material herborizado primero fue rehidratado en agua hirviendo por 3 minutos (para restaurar la flexibilidad de la hoja) y posteriormente se colocó en una solución sobresaturada de hidrato de cloral por 6 semanas (para restaurar la forma y tamaño de las células) (Locquin y Langeron, 1985). Para el análisis de las secciones transversales y cuticulares, tanto las hojas basales y caulinares se dividieron en tres porciones utilizándose únicamente el tercio medio. Se trabajó sólo con un ejemplar por especie, utilizándose en cada especie dos hojas basales y dos caulinares.

**Cuadro 1. Lista de especies estudiadas de *Senecio* sección *Mulgediifolii* y especies afines \*\*.**

<b>Especies</b>	<b>Colector</b>	<b>Estado</b>	<b>Acrónimos</b>
<i>S. bracteatus</i> Klatt	J. I. Calzada 22422	Oaxaca	brac
<i>S. callosus</i> Sch. Bip.	J. L. Villaseñor 1345	Michoacán	call
<i>S. conzattii</i> Greenm.	J. L. Villaseñor 1404	Oaxaca	conz
<i>S. deformis</i> Klatt	J. L. Villaseñor 1269	México	defo
<i>S. doratophyllus</i> Benth.	J. L. Villaseñor 1097	Chiapas	dora
<i>S. godmanii</i> Hemsl.	J. L. Villaseñor 1215	Chiapas	godm
<i>S. helodes</i> Benth.	J. L. Villaseñor 1265	Michoacán	helo
<i>S. iodanthus</i> Greenm.	J. L. Villaseñor 1270	México	ioda
<i>S. jacalensis</i> Greenm.	J. L. Villaseñor 1223	México	jaca
* <i>S. madrensis</i> A. Gray	J. L. Villaseñor 1362	Coahuila	madr
<i>S. mulgediifolius</i> Schauer	J. L. Villaseñor 1358	México	mulg
* <i>S. multidentatus</i> Sch. Bip. ex Hemsl.	J. L. Villaseñor 1211	México	mult
<i>S. orizabensis</i> Sch. Bip. ex Hemsl.	J. L. Villaseñor 1213	México	oriz
<i>S. polypodioides</i> (Greene) Greene	J. I. Calzada 22422	Oaxaca	poly
* <i>S. prionoapterus</i> B. L. Rob. & Greenm.	J. L. Villaseñor 1407	Morelos	prio
<i>S. roseus</i> Sch. Bip.	J. L. Villaseñor 1249	Veracruz	rose
<i>S. runcinatus</i> Less.	J. L. Villaseñor 1405	Veracruz	runc
* <i>S. toluccanus</i> DC.	J. L. Villaseñor 1495	México	tolu

\* Especies no miembros de la sección.

\*\* Los ejemplares de respaldo se encuentran depositados en el Herbario Nacional del Instituto de Biología de la U.N.A.M.

## V. MÉTODOS

A continuación se describen cada una de las actividades realizadas.

### A. Aclaramiento foliar.

Dependiendo del tamaño de la hoja basal, en ocasiones fue necesario dividirla en tres o más porciones. Las porciones de la hoja se colocaron en cajas de Petri con alcohol etílico al 80% por tres a cinco días. Posteriormente se hidrataron lentamente en concentraciones decrecientes de alcohol etílico hasta agua (un día en cada solución); se retiraron del agua y se les agregó una mezcla de fucsina básica e hidróxido de sodio al 10% durante un mínimo de 12 horas y un máximo de 18 horas a 60 °C; pasado ese tiempo se decantó la solución y se lavó la hoja con mucho cuidado ya que se vuelve muy suave y se rompe fácilmente; el lavado se efectuó por 12 horas cambiando frecuentemente el agua. Después se deshidrataron lentamente (un día en cada solución) hasta xilol y se montaron en resina sintética empleando cristales de 2 mm de grosor (Mauseth, comunicación personal).

La transparentación se utilizó para examinar detalles como: 1) patrones de venación, 2) orden de venación, 3) tipo de areola, 4) distribución de los hidátodos, así como resaltar la forma de los canales y cavidades (Anderson y Creech, 1975).

El tipo de venación se describe de acuerdo con el sistema de Hickey (Hickey, 1973, 1979).

### B. Preparaciones cuticulares.

Se cortó un fragmento de aproximadamente 2 cm<sup>2</sup> del tercio medio de la hoja, se lavó en agua destilada y se colocó en una solución de KOH al 10% durante 24 horas. Posteriormente, se colocó en una solución de cloro comercial (hipoclorito de sodio) al 50% por otras 24 horas (hasta que adquirió un color blanco). Transcurrido ese tiempo se lavó en agua destilada, se tiñó con safranina "O" al 1% durante 15 minutos, se enjuagó con agua destilada y se deshidrató con una serie gradual de alcohol etílico con dos cambios de 5 minutos cada uno, se colocó en aceite de clavo durante 2 minutos, se enjuagó con xilol y se montó en resina sintética.

Se consideraron los siguientes caracteres: 1) forma de las células epidérmicas, 2) ornamentaciones, 3) forma y grosor de las paredes anticlinales, 4) tipo de estomas, 5) índice estomático, 6) tipo de tricoma, 7) base del tricoma y 8) abundancia de tricomas.

El grosor de las paredes anticlinales así como la base del tricoma, fueron determinados por apreciación a simple vista.

Los intervalos de abundancia promedio de los tricomas fueron obtenidos a partir de un análisis de varianza a través del método de la mínima diferencia significativa a un nivel de confianza del 95% y un valor de alfa = 0.05. El conteo se realizó en diez diferentes campos vistos a 160x.

Con base en la abundancia promedio de los tricomas se distinguieron cuatro categorías, las cuales son mostradas en el cuadro 2.

**Cuadro 2. Intervalos de los tricomas con base en la abundancia promedio y sus categorías asignadas.**

Intervalo	Categoría
0.4 - 4.1	escasos
4.6 - 8.5	frecuencia baja
11.0 - 20.8	frecuencia media
24.2 - en adelante	frecuencia alta.

Se calculó el índice estomático (IE) con la fórmula propuesta por Cutter (1978):

$$IE = \frac{\text{No. de estomas}}{\text{No. de estomas} + \text{No. de células epidérmicas}} \times 100$$

Los conteos se realizaron en diez diferentes campos vistos a 400x.

Se siguió la propuesta de Dilcher (1974) para la descripción de la anatomía cuticular la cual incluyó la forma de las células epidérmicas, el arreglo, complejo estomático, los tricomas (pie del tricoma, células basales del tricoma), ornamentación

del tricoma y de las células epidérmicas, estos últimos son ampliamente descritos en la sección de microscopía electrónica. También se siguió la propuesta de Barthlott (1990) para los límites de las paredes anticlinales los cuales en términos descriptivos los clasifica en los tipos s, u, v y w. La descripción de los cristales fue en base a la propuesta de Dormer (1961).

### **C. Preparación de secciones transversales.**

Un fragmento de un centímetro de largo por todo lo ancho de la hoja fue en ocasiones seccionado en tres partes. En el caso de hojas pinnado-lobuladas se manejó la porción central de la hoja, empleando tanto los lóbulos como la vena media de toda la hoja. Para evitar que las secciones se doblaran por el efecto de la deshidratación e inclusión, estas fueron colocadas entre los cristales de unos cubreobjetos y amarrados presionando ligeramente, para que la lámina quedara bien extendida y plana. Este paquete fue así deshidratado en concentraciones crecientes de alcohol etílico (30%, 50%, 70%, 95%, 100%), con dos cambios de 3 horas cada uno, se cambió a xilol hasta que las secciones de la hoja se tornaron transparentes (aproximadamente 2 horas) y posteriormente se cambió a una mezcla 2:1 y 1:1 de xilol-parafina durante 2 horas en cada uno para pasarlo finalmente a parafina pura durante 12 horas en una estufa a 58 °C. Cada sección fue incluida en cajas de papel. Se realizaron cortes transversales en un micrótopo rotatorio entre 15-18  $\mu\text{m}$  de grosor.

Las secciones obtenidas se desparafinaron utilizando xilol y una mezcla 1:1 de xilol-alcohol etílico (95%) durante 2 horas en cada uno. Posteriormente se rehidrataron en concentraciones decrecientes de alcohol etílico (100%, 95%, 70%, 50%) durante 5 minutos en cada uno; se tiñeron en safranina "O" al 1% durante 24 horas, se lavaron con agua destilada y se deshidrataron en concentraciones crecientes de alcohol etílico con dos cambios de 2 minutos cada uno. Después del segundo cambio de alcohol 95% se añadió el verde rápido por 20 segundos, se lavó el exceso de colorante con alcohol absoluto (100%) y se aclaró el tejido con aceite de clavo durante 3 minutos; después se lavó con xilol y se montaron en resina sintética disuelta en xilol.

Las observaciones se complementaron con cortes paradermales. Los caracteres

considerados fueron: 1) arreglo y forma de los haces vasculares, 2) diferenciación del mesofilo, 3) colénquima, 4) aparato secretorio (cavidades), 5) disposición de esclerénquima, 6) tipos de tricomas, 7) papilas y 8) cámara subestomática (Radford et al., 1974; Anderson y Creech, 1975; Stace, 1984; Ragonese, 1990).

Para observar los diferentes tipos de tricomas se realizaron cortes a mano, no se elaboraron preparaciones permanentes. Los diferentes tipos de tricomas están descritos de acuerdo con la propuesta de Jeffrey (1987). Lo que en este trabajo se maneja como tipo de tricoma en realidad corresponde a los diferentes estados de carácter para los tricomas no glandulares, los cuales se marcaron de acuerdo con la descripción y a las letras asignadas en las figuras del mencionado trabajo (ver Jeffrey, 1987; figuras 2a - 2h, pp. 205). Para describir los aspectos de los tricomas se siguieron los puntos sugeridos por Dilcher (1974).

Se realizaron diez conteos por hoja para la longitud del pie la cual fue obtenida con el ocular micrométrico en un campo visto a 200x.

Las observaciones y fotomicrografías se realizaron en un microscopio Carl Zeiss, Axioscop en el laboratorio de Apoyo a la Investigación del Jardín Botánico del Instituto de Biología (JB-IBUNAM). Todas las fotomicrografías fueron registradas en película Velvia ASA 50 y película Ilford Pan F 50.

Las preparaciones se encuentran depositadas en el Laboratorio de Apoyo a la Investigación del Jardín Botánico del Instituto de Biología, UNAM, las cuales forman parte de la colección científica de dicho laboratorio.

#### **D. Microscopía electrónica de barrido (MEB).**

Se empleó material fijado en F.A.A. el cual fue lavado en agua corriente durante 2 horas y preservado en alcohol etílico al 70%. Se inició la deshidratación del material a partir de alcohol 95% y alcohol etílico absoluto durante 2 horas en cada uno. Posteriormente se llevó a punto crítico. Secciones de aproximadamente 1 cm<sup>2</sup> fueron montadas sobre portamuestras de aluminio con cinta de carbón de doble adhesivo; el material se cubrió con oro en una ionizadora modelo 550 Emitech a 15 mA durante un minuto. Las muestras fueron observadas tanto en la superficie adaxial

como abaxial en un microscopio electrónico de barrido Hitachi S-2460 N a 10 KV. Todas las fotomicrografías del MEB fueron registradas en película Ilford Pan F ASA 50 con una cámara Pentax Z 10 y en papel térmico. Las observaciones y fotomicrografías se realizaron en el laboratorio de Microscopía Electrónica del Instituto de Biología, UNAM. Las descripciones dadas siguen en gran parte a la terminología propuesta por Barthlott (1990).

A partir de estas secciones se consideraron los siguientes caracteres: 1) ornamentación de las células epidérmicas, 2) forma de la cera, 3) tipos de tricomas (Jeffrey, 1987), 4) base del tricoma, 5) pie del tricoma, 6) ápice del tricoma, 7) ornamentación del tricoma, 8) forma de cera en el tricoma y 9) posición del estoma respecto a la superficie. También se consideró la ornamentación de las células epidérmicas del diente.

Se denominó estría a las arrugas o pliegues de la cutícula (Metcalf y Chalk, 1988).

#### **E. Análisis fenético.**

La actual circunscripción de *Senecio* sección *Mulgediifolii* está basada en caracteres morfológicos y de flavonoides; por lo tanto, se consideraron precisamente este tipo de caracteres junto con los caracteres anatómico foliares generados en este trabajo para reforzar la circunscripción de la sección. Para conocer si los anteriores caracteres son taxonómicamente determinantes en la clasificación, se realizaron varios análisis de conglomerados. En el primer análisis se consideraron los taxa de *Senecio* sección *Mulgediifolii* y las especies no miembros de la sección, empleando únicamente los caracteres anatómicos foliares (anexo II); en el segundo análisis también se emplearon los caracteres anatómicos considerando sólo los taxa de *Senecio* sección *Mulgediifolii* (anexo III); en un tercer análisis se emplearon caracteres anatómicos, morfológicos y flavonoides tanto de la sección *Mulgediifolii* como de los no miembros de la sección (anexo V); en el último análisis se utilizaron los caracteres anatómicos, morfológicos y flavonoides sólo en *Senecio* sección *Mulgediifolii* (anexo VI). En las figuras 50-53 se muestran las diferentes agrupaciones obtenidas para cada caso.

Los caracteres morfológicos y de flavonoides (anexo IV) fueron tomados de Villaseñor (1991).

El análisis de taxonomía numérica incluyó dos métodos complementarios: análisis de conglomerados y la técnica de ordenación conocida como análisis de componentes principales. Ambos fueron realizados en una computadora personal usando el paquete estadístico NTSYS ("Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System"), versión 1.8 (Rohlf, 1993).

Se usaron 72 caracteres, de los cuales 3 fueron de tipo morfológico y 69 de tipo anatómico. Los datos se agruparon en 31 caracteres cualitativos multiestado, 17 cualitativos de doble estado, 10 cualitativos excluyentes, 13 caracteres cuantitativos continuos y un carácter cuantitativo discreto (anexo I).

Se construyó una matriz básica de datos (MBD) de 72 hileras x 18 columnas de valores promedios, en donde las hileras fueron los caracteres y las columnas fueron las Unidades Taxonómicas Operativas (UTOs), en este caso las especies.

**Análisis de conglomerados.** En primer lugar la MBD se estandarizó debido a la heterogeneidad de variables en los caracteres empleados. La estandarización se realizó utilizando el programa STAND, incluyendo los parámetros Ybar y Std para las operaciones de sustracción y división respectivamente. La estandarización se realiza con el fin de que todos los atributos contribuyan de igual manera en la similitud global. Posteriormente se calculó el índice de similitud utilizando el programa SIMINT, para este caso se utilizó el Coeficiente de Distancia Taxonómica Promedio porque el tipo de datos empleados fueron mixtos. La matriz obtenida indica la similitud entre cada par de especies y entre cada par de variables. El análisis fue por el modo Q (permite descubrir las relaciones entre las UTOs por medio del análisis de sus caracteres). A la matriz de distancia obtenida se le aplicó un análisis de conglomerados, siguiendo el método Secuencial, Aglomerativo, Jerárquico y Anidado (SAHN) el cual realizó el ligamiento de las especies, empleando la Media Aritmética no Ponderada (UPGMA). Finalmente se realizó el ligamiento de las especies con ayuda del programa SAHN, utilizando el método UPGMA debido a que conserva el espacio original entre los organismos bajo estudio, ya que está basado en el cálculo de

la media (promedio) aritmética entre un par de valores. Con la matriz obtenida a partir del programa SAHN, se procedió a graficar y obtener así el diagrama fenético para las especies del presente estudio.

**Método de ordenación.** El análisis de componentes principales (ACP) es una técnica que permite determinar dos aspectos básicos del grupo en estudio: las relaciones entre las UTOs dadas por el arreglo espacial de las mismas y la variabilidad de los caracteres; además permite conocer el peso de cada carácter. En primer lugar se estandarizó la MBD. A la matriz estandarizada se le aplicó el coeficiente de correlación, por el modo R (permite descubrir las relaciones entre los caracteres). A la matriz obtenida se le aplicó el Análisis de Componentes Principales. Se estimaron las matrices de Valores y Vectores característicos en tres dimensiones (los primeros tres componentes principales). Se utilizó la raíz cuadrada de los valores característicos como coeficiente de la longitud de los Vectores Característicos. La matriz eigenvalores señalará el porcentaje de la variabilidad que explica cada uno de los componentes principales. La matriz eigenvectores señalará el "peso" de cada variable en los tres primeros componentes principales. Con el MOD 3D se graficó la proyección tridimensional a partir de los tres primeros componentes.

## VI. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### A. Aclaramiento foliar

#### *Senecio* sección *Mulgediifolii*

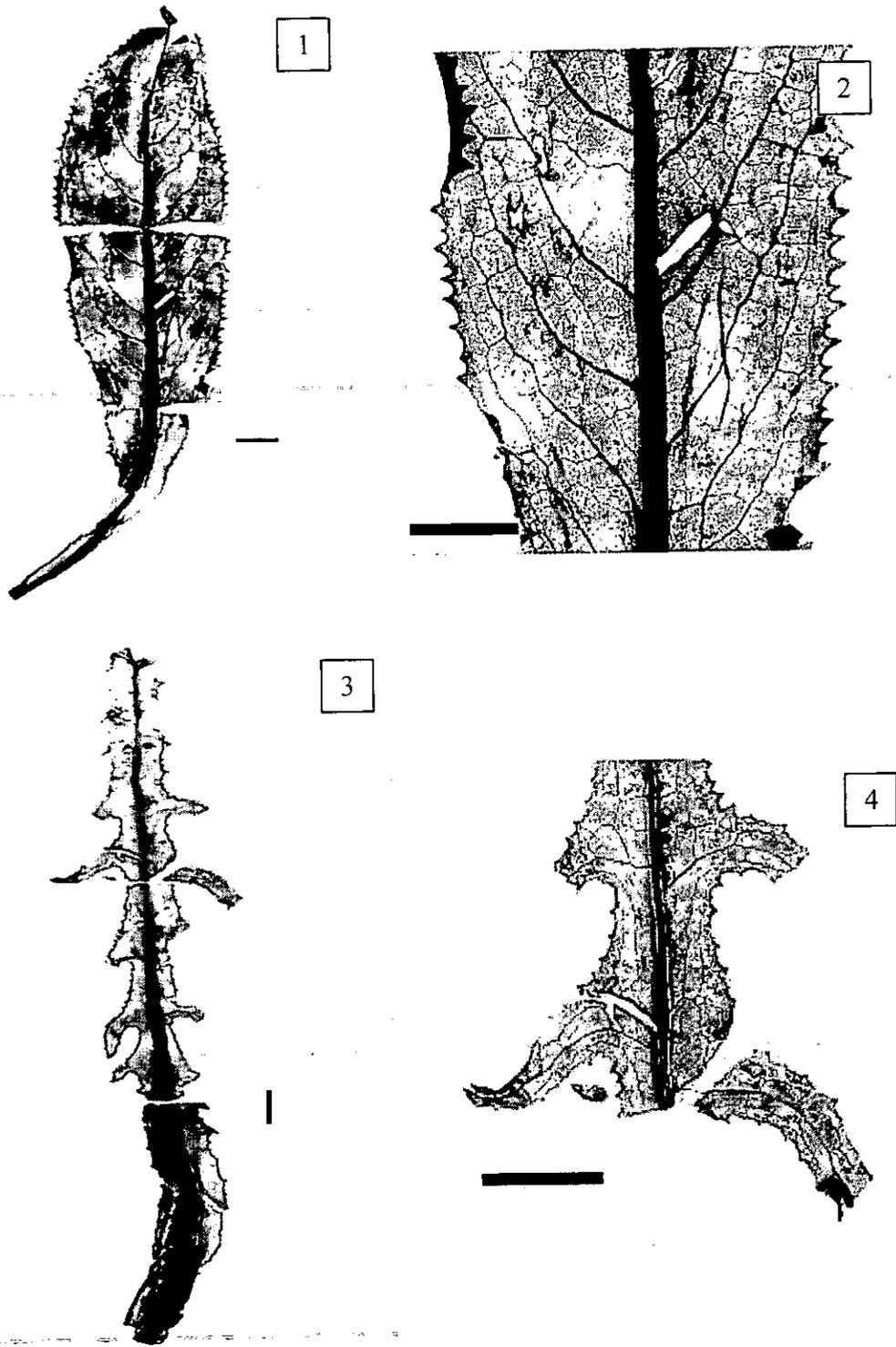
#### 1.- MORFOLOGIA GRUESA. HOJA BASAL.

La división basal de la hoja es variable, pudiendo ser runcinada (variando en 1 a 3 lóbulos en la mitad basal de la lámina), no dividida y pinnatifida, en este último tipo la lámina de cada lóbulo es decurrente en un ala de tejido foliar corriendo a lo largo de la vena media. La lámina es más o menos simétrica (figuras 1, 3, 5, 7). La forma del ápice foliar también varía, pudiendo ser agudo a obtuso, acuminado u obtuso. La base de la hoja es también variable, pudiendo ser decurrente, truncada, cuneada, oblicua u obtusa (cuadro 3).

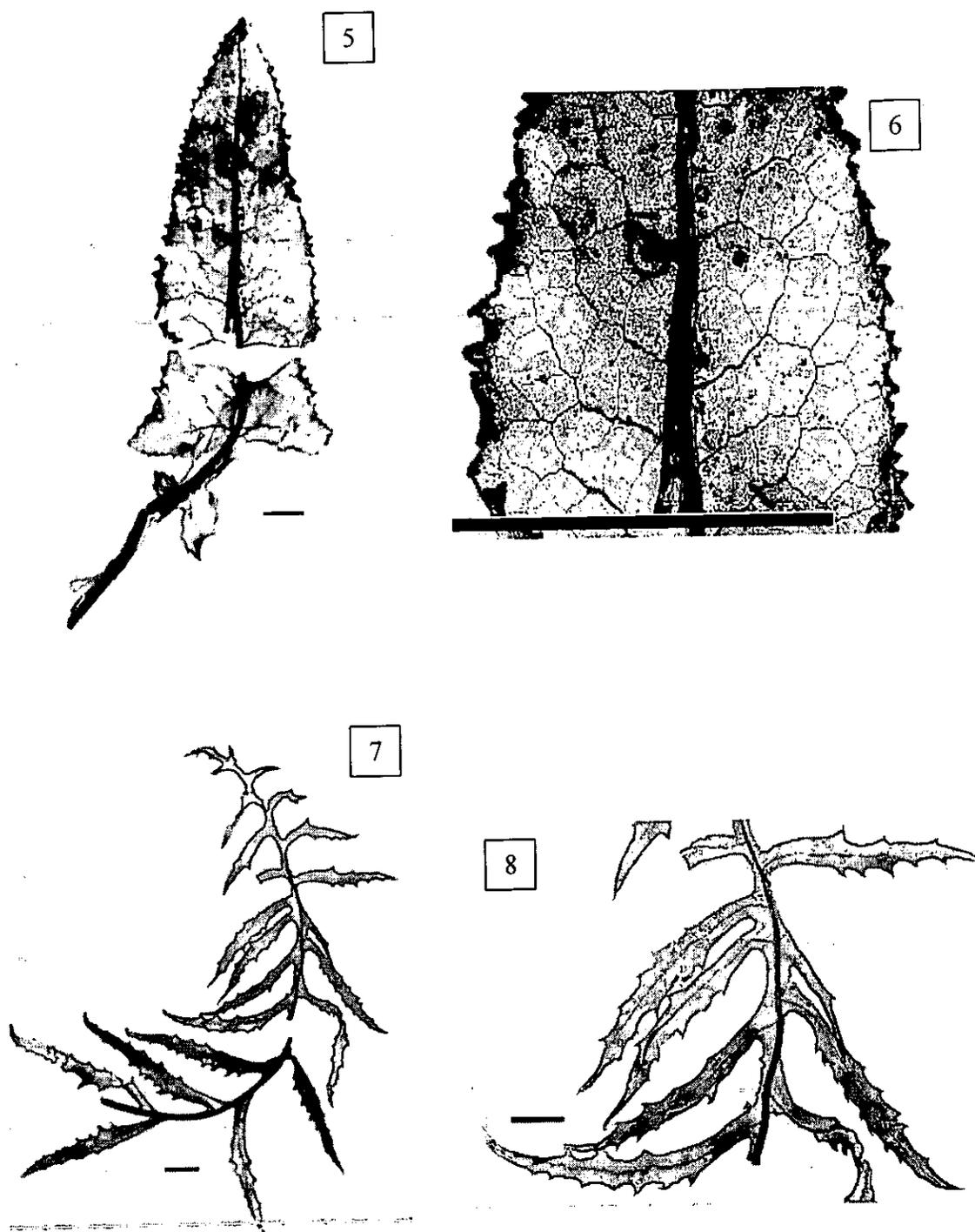
Cuadro 3. Morfología de las hojas basales de *Senecio* sección *Mulgediifolii*.

ESPECIES	DIVISIÓN BASAL DE LA HOJA	FORMA DEL ÁPICE	FORMA DE LA BASE
<i>S. bracteatus</i>	No dividida	Agudo	Oblicua
<i>S. callosus</i>	Runcinada	Agudo	Truncada
<i>S. konzattii</i>	Pinnatifida	Agudo	Decurrente
<i>S. deformis</i>	No dividida	Agudo	Cuneada
<i>S. doratophyllus</i>	No dividida	Agudo	Obtusa
<i>S. godmanii</i>	No dividida	Agudo	Obtusa
<i>S. helodes</i>	No dividida	Agudo	Cuneada
<i>S. iodanthus</i>	Runcinada	Agudo	Decurrente
<i>S. jacalensis</i>	No dividida	Agudo a obtuso	Cuneada
<i>S. mulgediifolius</i>	Runcinada	Agudo	Decurrente
<i>S. orizabensis</i>	Runcinada	Agudo a obtuso	Truncada
<i>S. polypodioides</i>	Pinnatifida	Acuminado	Truncada
<i>S. roseus</i>	Runcinada	Obtuso	Truncada
<i>S. runcinatus</i>	Pinnatifida	Acuminado	Decurrente

El desarrollo peciolar varía. Típicamente se presenta un peciolo (*S. roseus*, *S. callosus*, *S. jacalensis*, *S. polypodioides*, *S. runcinatus*, *S. orizabensis* y *S. bracteatus*) aunque en otras especies el peciolo es "alado" (*S. konzattii*, *S. deformis*, *S. doratophyllus*, *S. godmanii*, *S. helodes*, *S. iodanthus* y *S. mulgediifolius*) (figuras 1, 3, 5, 7).



**Figuras 1-4. Hojas basales.** 1. *Senecio deformis*. División basal de la hoja no dividida; ápice agudo. Pecíolo alado. 2. *Senecio deformis*. Venas secundarias formando una serie de arcos (semicraspedódromo), región media. 3. *S. konzattii*. Hoja pinnado-lobulada, ápice agudo. Base decurrente. Pecíolo alado. 4. *S. konzattii*. Venas secundarias llegan al margen del lóbulo, región media. Escala = 1 cm.



**Figuras 5-8. Hojas basales.** 5. *Senecio roseus*. Hoja runcinada; ápice obtuso. Base truncada. Pecíolo distintivo. 6. *S. roseus*. Venas secundarias formando una serie de arcos (semicraspedódromo), región media. 7. *S. polypodioides*. División basal de la hoja pinnatifida, ápice acuminado. 8. Venas secundarias llegan al margen del lóbulo (craspedódromo simple), región media. Escala = 1 cm.

## HOJA CAULINAR.

La forma de la hoja es básicamente similar a la de las hojas basales, aunque más pequeña y progresivamente reducida en tamaño hacia arriba, en dirección a las flores. La lámina es más o menos simétrica (figura 9). Estas hojas difieren de las basales en que son sésiles o pecioladas, ligeramente semiamplexicaules (*S. bracteatus*, *S. callosus*, *S. conzattii*, *S. doratophyllus*, *S. godmanii*, *S. iodanthus*, *S. mulgediifolius*, *S. orizabensis*, *S. polypodioides*, *S. roseus* y *S. runcinatus*) o bien auriculados-semiamplexicaules (*S. deformis*, *S. helodes*, *S. jacalensis*).

## 2.- PATRONES DE VENACIÓN.

No hubo diferencias entre las hojas basales y caulinares en cuanto al patrón de venación, con excepción de la región basal de las últimas; por lo tanto, las descripciones están hechas preferencialmente con las hojas basales.

### HOJA BASAL.

No fue posible determinar un patrón de venación debido a la variación que se presenta en la forma de la hoja; por lo tanto, en este trabajo para el análisis del patrón sólo se consideró la región media por ser la zona donde es más constante el arreglo de las venas de tal forma que las regiones apical y basal únicamente se describen.

El patrón de venación para la **región media** de la hoja puede ser considerado como semicraspedódromo, aunque con las siguientes variantes: las venas secundarias forman un arco aproximadamente a dos terceras partes del ancho de la hoja. Las venas de los siguientes ordenes forman un retículo después de estos primeros arcos, originando arcos menores exteriores que pueden ser de una o dos series más y donde una rama de las venas (generalmente de tercer orden) termina en los dientes (figuras 2, 6). Lo anterior se cumple para todas las especies, excepto *S. conzattii*, *S. polypodioides* y *S. runcinatus* que presentan un patrón de venación craspedódromo simple, esto es, la vena secundaria llega hasta el margen (figuras 4, 8).

La **región apical** conserva el patrón semicraspedódromo, donde también pueden originarse arcos menores que pueden ser de una a dos series más, excepto en *S. polypodioides* donde se conserva el patrón craspedódromo simple, pero en *S. conzattii* y *S. runcinatus*, después del último lóbulo de la región media se presenta una serie de arcos regulares donde una rama de estos termina en los dientes. La **región basal**

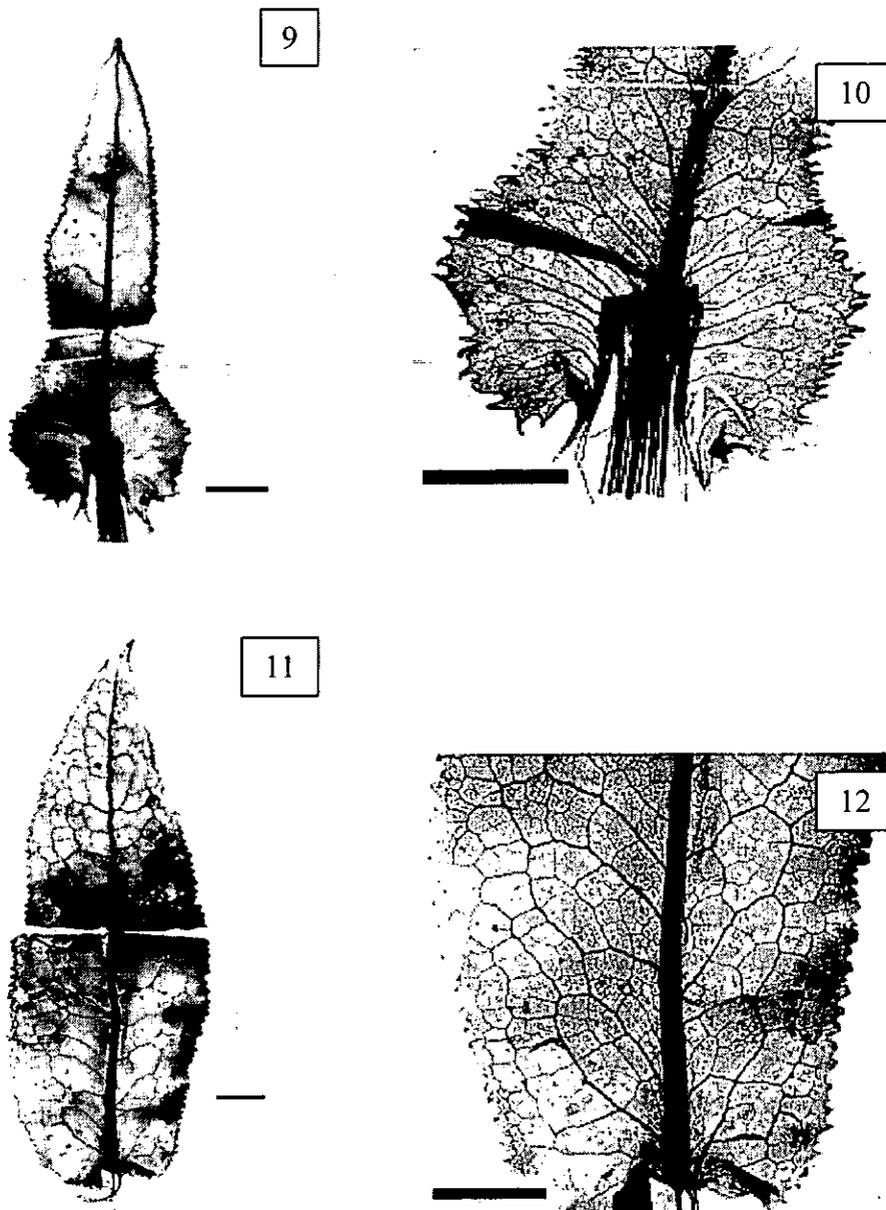
presenta el patrón craspedódromo simple en *S. callosus*, *S. conzattii*, *S. iodanthus*, *S. mulgediifolius*, *S. orizabensis*, *S. polypodioides*, *S. roseus*, *S. runcinatus* y el patrón semicraspedódromo en *S. bracteatus*, *S. deformis*, *S. helodes*, *S. jacalensis* (cuadro 4).

Cuadro 4. Patrón de venación observado a través del aclaramiento foliar para las tres regiones de la hoja basal de *Senecio* sección *Mulgediifolii*.

ESPECIES	REGIONES DE LA HOJA:		
	APICAL	MEDIA	BASAL
<i>S. bracteatus</i>	Dos series de arcos	Dos series de arcos	Dos series de arcos
<i>S. callosus</i>	Dos series de arcos	Tres series de arcos	Sin arcos, la vena 2 <sup>a</sup> llega al margen
<i>S. conzattii</i>	Dos series de arcos	La vena secundaria llega al borde del lóbulo	La vena secundaria llega al borde del lóbulo
<i>S. deformis</i>	Tres series de arcos	Dos a tres series de arcos	Dos series de arcos
<i>S. doratophyllus</i>	---	---	---
<i>S. godmanii</i>	---	---	---
<i>S. helodes</i>	Dos series de arcos	Dos series de arcos	Dos series de arcos
<i>S. iodanthus</i>	Dos series de arcos	Tres series de arcos	Sin arcos, la vena 2 <sup>a</sup> llega al margen
<i>S. jacalensis</i>	Dos series de arcos	Dos series de arcos	Tres series de arcos
<i>S. mulgediifolius</i>	Dos series de arcos	Tres series de arcos	Sin arcos, la vena 2 <sup>a</sup> llega al margen
<i>S. orizabensis</i>	Inicia con un solo arco y posteriormente se forman dos series	Dos series de arcos	Sin arcos, la vena 2 <sup>a</sup> llega al margen
<i>S. polypodioides</i>	Sin arcos, la vena 2 <sup>a</sup> llega al margen	Sin arcos, la vena 2 <sup>a</sup> llega al margen	Sin arcos, la vena 2 <sup>a</sup> llega al margen
<i>S. roseus</i>	Dos series de arcos	Tres series de arcos	En los lóbulos la vena secundaria llega al borde de los mismos al igual que el primer par de venas de la lámina, posteriormente dos series de arcos
<i>S. runcinatus</i>	Una serie de arcos	Sin arcos, la vena 2 <sup>a</sup> llega al margen	Sin arcos, la vena 2 <sup>a</sup> llega al margen

#### HOJA CAULINAR.

Al igual que las hojas basales, no se pudo determinar un patrón de venación porque también hay variación en la forma de la hoja, similar al de las hojas basales, por lo tanto también sólo se consideró la región media para el análisis del patrón por ser más constante el arreglo de las venas; las regiones apical y basal únicamente se describen.



**Figuras 9-12. Hojas caulinares.** 9. *Senecio mulgediifolius*. Lámina simétrica, base sésil, semiamplexicaule. 10. *Senecio mulgediifolius*. Venas secundarias formando una serie de arcos (semicraspedódromo), región media. En la región basal las venas secundarias se abren como abanico. 11. *S. multidentatus*. Lámina simétrica, base auriculada-semiamplexicaule. 12. *S. multidentatus*. Venas secundarias forman una serie de arcos irregulares, región basal. Escala = 1 cm.

El **patrón** de venación de la **región media** de las hojas caulinares puede ser considerado como semicraspedódromo con las siguientes variantes: las venas secundarias forman un arco aproximadamente a dos terceras partes del ancho de la hoja. Las venas de los siguientes ordenes forman un retículo después de estos primeros arcos, originando arcos menores donde una rama de las venas termina en los dientes, excepto para *S. runcinatus*, que su patrón es craspedódromo simple. La **región apical** conserva el patrón semicraspedódromo inclusive en *S. runcinatus* una vez que se pierden los lóbulos laterales. La **región basal**, por su condición semiamplexicaule, presenta las venas secundarias abriéndose como un abanico; en algunos casos se observa que se originan de un punto y corren en arcos fuertemente recurvados (figura 10).

### 3.- ORDEN DE VENACIÓN.

Por conveniencia, las observaciones son presentadas bajo diferentes encabezados, como se indica abajo.

#### VENAS MAYORES.

**A) Vena primaria.** La vena primaria está formada por varios haces vasculares; esta vena primaria es basalmente prominente y muy disminuída apicalmente. El curso de la vena para todas las especies fue curvado.

**B) Venas secundarias.** Existe cierta gradación en el tamaño de las venas. Las venas secundarias basales a menudo son prominentes. El número de venas secundarias, considerando sólo la mitad izquierda varía. El ángulo de divergencia de estas venas varía en las distintas regiones de la hoja (cuadro 5). Estas venas son sinuosas para toda la hoja en *S. bracteatus*, *S. polypodioides*, *S. roseus* y *S. runcinatus* (figura 6); sinuosas en el ápice y para el resto de la lámina poco sinuosas en *S. deformis*, *S. helodes*, *S. jacalensis* y para el resto de las especies las venas secundarias no son sinuosas. Para las hojas caulinares las venas son sinuosas en *S. helodes*, *S. iodanthus*, *S. mulgediifolius* y *S. roseus*. Se observaron venas intersecundarias simples en las regiones intercostales tanto en hojas basales como caulinares.

**Cuadro 5.** Ángulo de divergencia para las venas secundarias de las hojas basales; se da el intervalo del ángulo para cada región de la hoja (valor máximo y mínimo) así como valores de la media y una desviación estándar para *Senecio* sección *Mulgediifolii*.

ESPECIES	REGIONES DE LA HOJA:		
	APICAL	MEDIA	BASAL
<i>S. bracteatus</i>	(59 - 79) 63 ± 4.4	(55 - 69) 60 ± 5.1	(29 - 69) 53 ± 17.3
<i>S. callosus</i>	(52 - 80) 69 ± 9.1	(62 - 87) 79 ± 7.4	(87 - 92) 90 ± 2.1
<i>S. conzattii</i>	(49 - 85) 60 ± 10.8	(57 - 79) 68 ± 7.8	(64 - 85) 76 ± 7.1
<i>S. deformis</i>	(42 - 69) 57 ± 11	(33 - 57) 43 ± 9.1	(22 - 90) 57 ± 31.6
<i>S. helodes</i>	(70 - 74) 72 ± 2.8	(68 - 82) 77 ± 7.8	(49 - 63) 56 ± 9.8
<i>S. iodanthus</i>	(49 - 65) 55 ± 6.2	(29 - 79) 53 ± 15.7	(42 - 82) 53 ± 14.7
<i>S. jacalensis</i>	(56 - 90) 79 ± 14.3	(30 - 60) 45 ± 12.5	(13 - 27) 22 ± 7.8
<i>S. mulgediifolius</i>	(65 - 80) 73 ± 8	(60 - 72) 64 ± 4.5	(57 - 87) 76 ± 13.3
<i>S. orizabensis</i>	(68 - 72) 70 ± 2.8	(62 - 71) 66 ± 4.8	(56 - 72) 64 ± 11.3
<i>S. polypodioides</i>	(58 - 81) 67 ± 9.4	(76 - 100) 93 ± 10.5	(100) 100 ± 0
<i>S. roseus</i>	(33 - 49) 41 ± 8	(36 - 57) 44 ± 8.9	(17 - 35) 26 ± 9
<i>S. runcinatus</i>	(80 - 85) 83 ± 3.5	(61 - 100) 77 ± 14.3	(35 - 93) 57 ± 31

#### VENAS MENORES.

**C) Venas terciarias.** En las hojas basales el patrón de venación intercostal es al azar o reticulado (cuadro 6) (figuras 13, 14).

**D) Altos ordenes de venación** (incluyendo las venillas terminales libres). Se distinguen diferentes ordenes de venas: de 5°, 6° y 7° orden (cuadro 6). En las hojas caulinares hay disminución en el orden de venación debido a la reducción de tamaño y ancho de la lámina, encontrándose venas de 3° y 4° orden.

**E) Areolas.** Están formadas por una red cerrada incompleta. Su arreglo es al azar, esto es, que las areolas no muestran una orientación preferente. La forma más frecuente que presentan las areolas es rectangular, pentagonal, cuadrada, así como poligonal irregular y ocasionalmente triangular (cuadro 7). En las hojas caulinares se mantiene el arreglo al azar sólo que las areolas son más pequeñas y no muestran una orientación preferente.

Cuadro 6. Ordenes de venación y orientación de la venación intercostal observados a través del aclaramiento foliar para las hojas basales de *Senecio* sección *Mulgediifolii*.

ESPECIES	ALTOS ORDENES DE VENACIÓN	VENACIÓN INTERCOSTAL
<i>S. bracteatus</i>	6°	Azar
<i>S. callosus</i>	6°	Reticulado
<i>S. conzattii</i>	5°	Azar
<i>S. deformis</i>	6°	Reticulado
<i>S. doratophyllus</i>	6°	Reticulado
<i>S. godmanii</i>	7°	Reticulado
<i>S. helodes</i>	5°	Azar
<i>S. iodanthus</i>	7°	Reticulado
<i>S. jacalensis</i>	5°	Reticulado
<i>S. mulgediifolius</i>	6°	Reticulado
<i>S. orizabensis</i>	5°	Azar
<i>S. polypodioides</i>	5°	Azar
<i>S. roseus</i>	6°	Reticulado
<i>S. runcinatus</i>	5°	Azar

**F) Venas terminales libres.** Las venas de más alto orden finalizan en las areolas como venas terminales, las cuales son muy variables en longitud y grado de ramificación. El número de venas en la areola es típicamente 0-2, pero pueden ser más en las areolas más grandes que están adyacentes a las venas mayores; cuando se presentan dos venas en la areola se les denominó como venas mixtas, y son aquellas que presentan dos o más venas en una misma cara o en caras opuestas de una areola; en *S. conzattii* y *S. mulgediifolius* es más frecuente esta condición. Las venas terminales pueden ser simples (linear o curvadas) y ramificadas (una o dos veces; ocasionalmente se presentan tres veces ramificadas, siendo *S. conzattii* la que muestra una mayor frecuencia en este tipo que el resto de las especies). También es frecuente la ausencia de venas terminales principalmente en *S. mulgediifolius* y *S. roseus* (cuadro 7).

**G) Traqueidas.** Son los puntos terminales de las venas terminales libres. Los elementos traqueales terminales son de forma irregular y de paredes reticuladas.

**H) Venación marginal.** La última venación en las hojas basales se encuentra formando lazos pero estos son ocasionalmente incompletos.

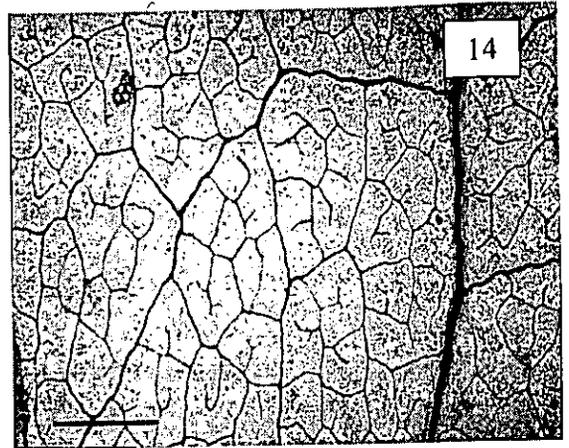
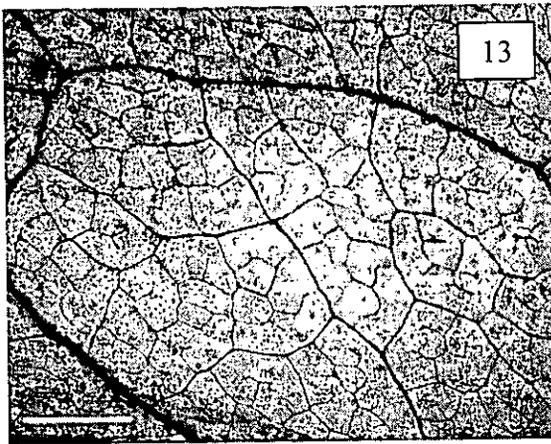
**I) Arquitectura del diente.** La terminación apical del diente es no glandular. La configuración de la vena principal del diente es una ramificación de una vena de tercer

orden. El curso de la vena es central, esto es, siguiendo aproximadamente el eje de simetría. El origen de la vena es desviado. Las venas accesorias son de igual orden que la vena principal, uniéndose con esta y formando una masa de xilema que no llega al margen del diente. La naturaleza del engrosamiento del diente se debe a la convergencia del xilema, por lo cual se ha considerado que no existe un callo (figura 15).

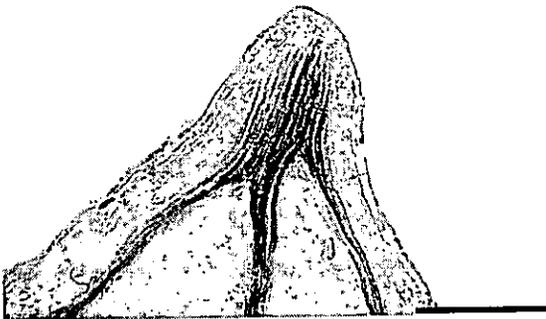
Cuadro 7. Valores promedio y desviación estándar del grado de ramificación de las venillas terminales libres y forma de las areolas para las hojas basales de las especies de *Senecio* sección *Mulgediifolii*.

ESPECIES	GRADO DE RAMIFICACIÓN DE LAS VENILLAS TERMINALES LIBRES							FORMA DE LAS AREOLAS*
	Ninguna	Mixta	Linear	Curvada	Una vez ramificada	Dos veces ramificada	Tres veces ramificada	
<i>S. bracteatus</i>	3.0 ± 1.3	2.0 ± 0.5	1.4 ± 1.1	2.9 ± 0.9	1.6 ± 0.8	0.7 ± 0.8	0.0 ± 0.0	Po, R, C
<i>S. callosus</i>	3.5 ± 2.2	1.3 ± 0.8	1.8 ± 1.4	2.1 ± 1.1	1.5 ± 1.5	0.8 ± 1.1	0.0 ± 0.0	C, R, Po
<i>S. conzattii</i>	3.6 ± 2.1	4.8 ± 1.8	2.2 ± 1.9	3.0 ± 2.4	4.3 ± 2.0	2.4 ± 2.2	0.6 ± 0.8	C, Pe, Po
<i>S. deformis</i>	5.4 ± 1.7	1.8 ± 1.3	2.5 ± 0.8	3.5 ± 1.6	2.0 ± 1.1	0.4 ± 0.5	0.0 ± 0.0	Pe, C, R, Po
<i>S. doratophyllus</i>	-	-	-	-	-	-	-	
<i>S. godmanii</i>	-	-	-	-	-	-	-	
<i>S. helodes</i>	5.9 ± 2.4	3.0 ± 2.1	2.2 ± 1.2	3.0 ± 1.3	2.4 ± 1.2	0.6 ± 0.8	0.1 ± 0.3	R, C, Po, ocasional T
<i>S. iodanthus</i>	3.7 ± 2.0	1.9 ± 1.1	2.1 ± 1.8	2.9 ± 1.6	2.1 ± 1.3	0.6 ± 0.9	0.1 ± 0.3	C, R, Po
<i>S. jaccalensis</i>	6.5 ± 3.8	1.6 ± 1.1	3.8 ± 1.8	3.1 ± 2.0	2.6 ± 1.8	1.1 ± 0.9	0.0 ± 0.0	Pe, C, Po, R
<i>S. mulgediifolius</i>	14.8 ± 4.5	4.1 ± 1.9	8.4 ± 2.8	6.3 ± 3.1	3.3 ± 1.7	1.0 ± 0.8	0.0 ± 0.0	C, Po, Pe
<i>S. orizabensis</i>	3.6 ± 1.5	1.3 ± 0.9	1.2 ± 1.5	4.0 ± 1.1	3.0 ± 1.1	0.7 ± 1.1	0.0 ± 0.0	Po, C
<i>S. polypodioides</i>	9.3 ± 3.3	2.1 ± 1.1	1.1 ± 0.9	7.9 ± 3.1	3.2 ± 1.0	0.8 ± 0.8	0.0 ± 0.0	Po
<i>S. roseus</i>	12.4 ± 4.7	1.3 ± 0.9	2.6 ± 0.9	7.2 ± 1.6	1.6 ± 1.3	0.4 ± 0.7	0.0 ± 0.0	R, C, ocasional T
<i>S. truncinatus</i>	5.2 ± 2.4	2.0 ± 1.1	1.7 ± 1.8	3.8 ± 2.1	2.5 ± 1.5	0.7 ± 0.8	0.1 ± 0.3	Pe, C, Po, R

\*Forma de las areolas: C = cuadrada, Pe = pentagonal, Po = poligonal, R = rectangular y T = triangular.



15



**Figuras 13-15. Hoja basal.** 13. *Senecio helodes*. Patrón de venación intercostal al azar. Forma de la areola variable, número de venas terminales variable (desde ausente hasta mixta). 14. *S. iodanthus*. Patrón de venación intercostal reticulado. Forma de la areola variable, número de venas terminales variable. 15. *Senecio mulgediifolius*. Terminación apical del diente no glandular. Curso de la vena principal central y venas accesorias de igual orden que la principal. Engrosamiento del diente dado por la convergencia de xilema. 13, 14 y 15, escala = 20  $\mu$ m.

## Discusión.

Es interesante la discusión que hace Hershkovitz (1991) respecto al "sistema de Hickey", donde señala que seguramente estuvo inspirado en plantas perennes leñosas (las cuales tienen grandes números de "repeticiones" de caracteres arquitecturales en las hojas) cuyos taxa tienen numerosas hojas con una morfología más o menos uniforme y en las que los caracteres particulares de venación son repetidos muchas veces en cada hoja; sin embargo, en plantas herbáceas anuales y perennes, las plantas portan pocas hojas por estación o tiempo de vida (por ejemplo de 10-20 en *Cistanthe* (Portulacaceae)) y donde las repeticiones de los caracteres de venación foliar son relativamente pocas, en contraste con las plantas perennes leñosas. Destaca que la escasez de hojas por planta puede incrementar el grado de variación morfológica en la muestra debido a heteroblastia. Similar a la escasez de hojas, se encuentra la escasez de caracteres de venación regularmente repetidos dentro de una hoja, resultando en grandes variaciones morfológicas entre las repeticiones. Finalmente concluye que intentar distinguir un "modo" de arquitectura foliar para las especies de *Cistanthe* es difícil. Sin embargo, acepta que el sistema de Hickey es de gran utilidad al proveer en su clasificación un gran número de detalles de la venación.

Una situación similar en cuanto a que no hay un patrón de venación único que defina a las especies de Compositae es el que presentan Felipe y Alencastro (1966), quienes proponen la creación de subtipos cuando se presenten en la misma hoja dos patrones de venación; una parte de la lámina puede ser descrita por un patrón y otra parte por otro patrón, tratando de dar siempre la misma orientación en la descripción y así no causar confusión.

Lo que se encontró en *Senecio* sección *Mulgediifolii* fue una situación similar a lo referido con *Cistanthe*; es decir, que es difícil asignar un patrón de venación de acuerdo con el sistema de Hickey, porque no concuerda con ningún patrón específico. Tratar de seguir la propuesta de crear subtipos (Felipe y Alencastro, 1966) únicamente aumentaría el número de los subtipos ya propuestos por los autores y también aumentaría la confusión de la terminología. Lo que se optó fue seguir la mayor consistencia de un patrón para una región de la hoja y describirlo. Aún cuando no existe

un patrón de arquitectura foliar para la sección *Mulgediifolii* pudo detectarse que la región media de la hoja sí presenta un patrón constante: las hojas del tipo runcinado y no dividida presentan un patrón semicraspedódromo más una a dos series de arcos menores exteriores, y las hojas pinnado lobuladas presentan un patrón craspedódromo simple. Por lo tanto se puede decir que la variación morfológica de la lámina de la hoja refleja la variación de los patrones de venación.

## Especies de *Senecio* fuera de la sección *Mulgediifolii*.

### 1.- MORFOLOGÍA GRUESA. HOJA BASAL.

La **división basal** de la hoja es no dividida y simétrica (figuras 16, 18, 20, 22), excepto en *Senecio multidentatus* que es asimétrica, portando un sólo lóbulo en la mitad basal para cada uno de sus extremos. La forma del **ápice** foliar varía, pudiendo ser obtuso, obtuso a agudo, atenuado a agudo o mucronado. La **base** de la hoja también varía, pudiendo ser decurrente o cuneada (cuadro 8). El desarrollo peciolar varía. Típicamente se presenta un pecíolo en *S. madrensis* y *S. toluccanus*, en cambio en *S. multidentatus* y *S. prionoapterus* no hay un pecíolo distintivo, ya que la lámina se prolonga hasta su unión con el tallo (figura 16).

Cuadro 8. Morfología de las hojas basales de las especies no miembros de la sección *Mulgediifolii*.

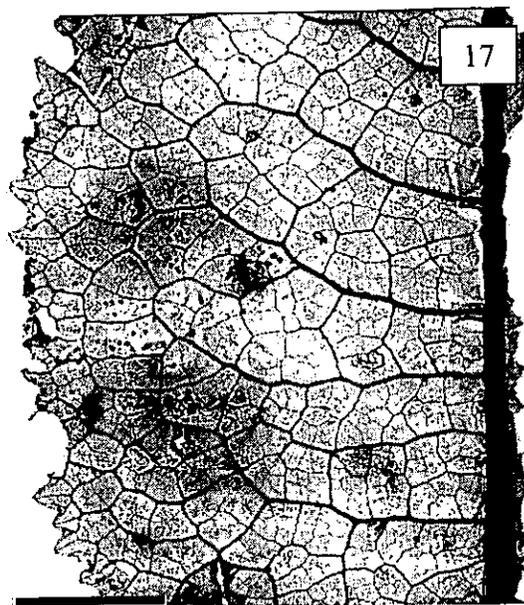
ESPECIES	DIVISIÓN BASAL DE LA HOJA	FORMA DEL ÁPICE	FORMA DE LA BASE
<i>S. madrensis</i>	No dividida	Mucronado	Cuneada
<i>S. multidentatus</i>	No dividida	Obtuso	Decurrente
<i>S. prionoapterus</i>	No dividida	Atenuado a agudo	Decurrente
<i>S. toluccanus</i>	No dividida	Obtuso a agudo	Decurrente

### HOJA CAULINAR.

La **forma** de la hoja es básicamente similar a la de las hojas basales, aunque más pequeña y progresivamente reducida en tamaño hacia arriba y la lámina es más o menos simétrica (figura 11); para *S. toluccanus* las hojas caulinares son abruptamente reducidas en tamaño hacia el ápice, haciendo a las plantas aparentemente subescaposas. Estas hojas difieren de las basales en que en su **base** es auriculada-semiamplexicaule (*S. madrensis*, *S. multidentatus*) o bien sésil o peciolada, ligeramente semiamplexicaule (*S. prionoapterus*, *S. toluccanus*) (figura 12).



16

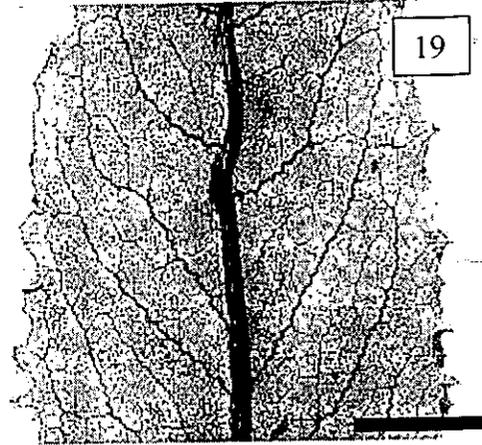


17

**Figuras 16-17. Hoja basal, *S. multidentatus*.** 16. Lámina no dividida, asimétrica; ápice obtuso. Pecíolo alado. 17. Venas secundarias forman una serie de arcos irregulares, región media. Escala = 1 cm.



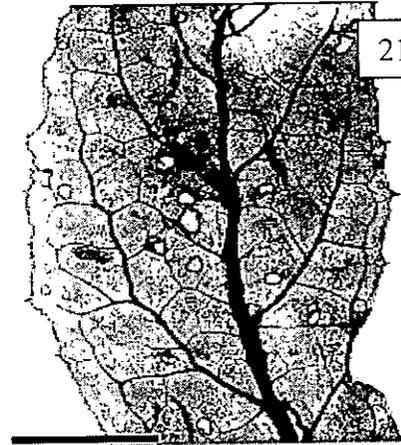
18



19

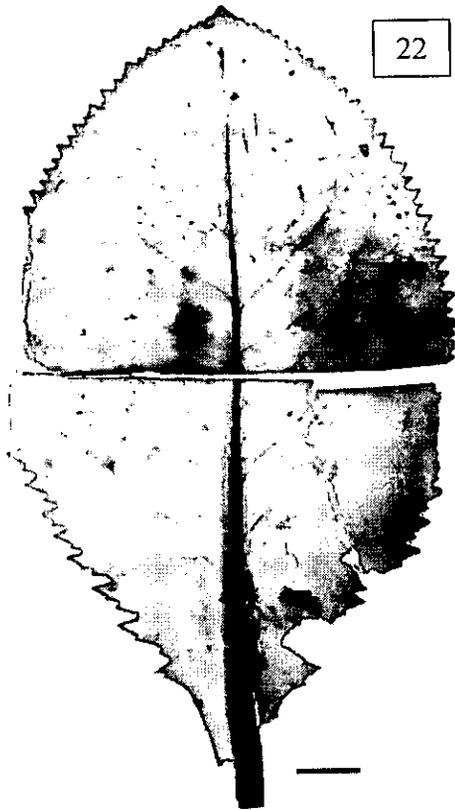


20



21

**Figuras 18-21. Hojas basales.** 18. *Senecio madrensis*. Hoja simétrica; la división basal de la hoja es no dividida; ápice mucronado. Base cuneada. Pecíolo distintivo. 19. *Senecio madrensis*. Venas secundarias formando una serie de arcos (semicraspedódromo), región media; venas sinuosas. 20. *S. prionoapterus*. Hoja simétrica; la división basal de la hoja es no dividida; ápice agudo. Base decurrente. Pecíolo alado. 21. *S. prionoapterus*. Venas secundarias formando una serie de arcos, región media. Escala = 1 cm.



**Figuras 22-23. Hoja basal, *S. toluccanus*.** 22. Hoja simétrica; la división basal de la hoja es no dividida; ápice obtuso. Base decurrente. Pecíolo distintivo. 23. Venas secundarias formando una serie de arcos, región media. Escala = 1 cm;

## 2.- PATRONES DE VENACIÓN.

Al igual que en la sección *Mulgediifolii*, no fue posible determinar un patrón de venación debido a la variación que se presenta en la forma de la hoja; por lo tanto, para este trabajo sólo se consideró la región media para la descripción del patrón por ser la zona donde es más constante el arreglo de las venas y las regiones apical y basal únicamente se describen.

El patrón de venación para la **región media** de *S. madrensis*, *S. prionopterus* y *S. toluccanus* es considerado como semicraspedódroma, aunque con ciertas variantes: las venas secundarias forman un arco aproximadamente a dos terceras partes del ancho de la hoja. Las venas de los siguientes ordenes forman un retículo después de estos primeros, originando arcos menores exteriores que pueden ser de una a dos series más y donde una rama de las venas (generalmente de tercer orden) termina en los dientes (figuras 19, 21, 23). En *S. multidentatus*, las venas secundarias forman una serie de arcos irregulares aproximadamente a la mitad del ancho de la hoja. Las venas de los siguientes ordenes forman un retículo después de los primeros arcos, originando arcos menores que pueden ser dos series más y donde una rama de las venas (generalmente de cuarto orden) termina en los dientes (cuadro 9; figura 17).

**Cuadro 9.** Patrón de venación observado a través del aclaramiento foliar para las tres regiones de la hoja basal en las especies no miembros de la sección *Mulgediifolii*.

ESPECIES	REGIONES DE LA HOJA:		
	APICAL	MEDIA	BASAL
<i>S. madrensis</i>	Dos series de arcos	Dos series de arcos	Dos series de arcos
<i>S. multidentatus</i>	Dos series de arcos regulares, posteriormente se forman 3 a 4 series de arcos irregulares	Tres series de arcos Irregulares	La porción más basal, una serie de arcos regulares (2°) y posteriormente dos series de arcos irregulares (3° y 4° orden)
<i>S. prionopterus</i>	Una serie de arcos	Tres series de arcos	Dos series de arcos
<i>S. toluccanus</i>	Dos series de arcos	Dos series de arcos	El primer par de venas casi paralelos a la vena media y posteriormente dos series de arcos

### 3.- ORDEN DE VENACIÓN.

Por conveniencia las observaciones son presentadas bajo diferentes encabezados, como se indica abajo.

#### VENAS MAYORES.

A) **Vena primaria.** La vena primaria está formada por varios haces vasculares; esta vena primaria es basalmente prominente y muy disminuida apicalmente. El curso de la vena es curvado en *S. madrensis*, *S. multidentatus* y *S. prionoapterus*, siendo además sinuosa para la primera. En *S. toluccanus* el curso de la vena es recto.

B) **Venas secundarias.** Existe cierta gradación en el tamaño de las venas. El número de venas secundarias considerando sólo la mitad izquierda varía. El ángulo de divergencia de estas venas varía en las distintas regiones de la hoja (cuadro 10). Para *S. madrensis*, las venas secundarias son sinuosas en toda la hoja; en *S. prionoapterus*, sinuosas en la región media y basal y no sinuosas en *S. multidentatus* y *S. toluccanus*. Se observaron venas intersecundarias simples en las áreas intercostales.

**Cuadro 10.** Ángulo de divergencia para las venas secundarias de las hojas basales; se da el intervalo del ángulo para cada región de la hoja (valor máximo y mínimo) así como valores de la media y una desviación estándar para las especies no miembros de la sección *Mulgediifolii*.

ESPECIES	REGIONES DE LA HOJA:		
	APICAL	MEDIA	BASAL
<i>S. madrensis</i>	(48 - 49) 49 ± 0.6	(49 - 69) 64 ± 8.2	(18 - 42) 30 ± 16.9
<i>S. multidentatus</i>	(65 - 80) 72 ± 5.9	(62 - 80) 72 ± 6.7	(22 - 79) 58 ± 20.1
<i>S. prionoapterus</i>	(42 - 90) 58 ± 21.8	(42 - 49) 45 ± 2.5	(28 - 59) 48 ± 17.6
<i>S. toluccanus</i>	(31 - 50) 50 ± 10.4	(15 - 32) 26 ± 8.1	(23 - 25) 48 ± 1.4

#### VENAS MENORES.

C) **Venas terciarias.** En las hojas basales el patrón de venación intercostal es al azar (cuadro 10).

D) **Altos ordenes de venación** (incluyendo las venillas terminales libres). Se distinguen diferentes ordenes de venas: de 5° y 6° orden (cuadro 11).

E) **Areolas.** Están formadas por una red cerrada incompleta. Su arreglo es al azar. La forma más frecuente que presentan las areolas es cuadrada, pentagonal, así como

poligonal irregular.

**Cuadro 11. Ordenes de venación y orientación de la venación intercostal observados a través del aclaramiento foliar para las hojas basales de las especies no miembros de la sección *Mutgediifolii*.**

ESPECIES	ALTOS ORDENES DE VENACIÓN	VENACIÓN INTERCOSTAL
<i>S. madrensis</i>	5°	Azar
<i>S. multidentatus</i>	6°	Reticulado
<i>S. prionoapterus</i>	5°	Azar
<i>S. toluccanus</i>	6°	Reticulado

**F) Venas terminales libres.** Las venas de más alto orden finalizan en las areolas como venas terminales, las cuales son muy variables en longitud y grado de ramificación. El número de venillas en la areola es típicamente 0-2, pero pueden ser más en las areolas más grandes que están adyacentes a las venas mayores; cuando se presentan dos venas en la areola se les denominó como venas mixtas, que son aquellas que presentan dos o más venas en una misma cara o en caras opuestas de una areola, siendo esta condición más frecuente en *S. madrensis* y *S. prionoapterus*. Las venas terminales pueden ser simples (linear o curvadas) y ramificadas (una o dos veces, ocasionalmente venas tres veces ramificadas, siendo más frecuente en *S. madrensis*). También es frecuente la ausencia de venas terminales (*S. prionoapterus*; cuadro 12).

**G) Traqueidas.** Son los puntos terminales de las venas terminales libres. Los elementos traqueales terminales son de forma irregular y de paredes reticuladas delgadas.

**H) Venación marginal.** La última venación se encuentra formando lazos (*S. toluccanus*), pero estos lazos ocasionalmente están incompletos (*S. madrensis*, *S. multidentatus* y *S. prionoapterus*).

**I) Arquitectura del diente.** La terminación apical del diente es no glandular. La configuración de la vena principal del diente es una ramificación de una vena de tercer orden. El curso de la vena principal es central. El origen de la vena es desviado. Las venas accesorias son de igual orden que la vena principal, uniéndose con ésta y formando una masa de xilema que no llega al margen del diente. La naturaleza del engrosamiento del diente se debe a la convergencia del xilema, por lo cual se ha considerado que no existe un callo.

**Cuadro 12. Valores de la media, una desviación estándar del grado de ramificación de las venillas terminales libres y forma de las areolas para las hojas basales de las especies no miembros de la sección *Mulgediifolii*.**

ESPECIES	GRADO DE RAMIFICACIÓN DE LAS VENILLAS TERMINALES LIBRES							FORMA DE LAS AREOLAS*
	Ninguna	Mixta	Linear	Curvada	Una vez ramificada	Dos veces Ramificada	Tres veces ramificada	
<i>S. madrensis</i>	5.0 ± 1.3	2.9 ± 1.1	1.7 ± 1.1	4.8 ± 2.7	1.3 ± 0.9	0.8 ± 0.6	0.1 ± 0.3	Po, R, C
<i>S. multidentatus</i>	3.2 ± 1.8	1.3 ± 0.5	0.9 ± 0.7	1.4 ± 1.5	3.0 ± 1.6	0.5 ± 1.0	0.0 ± 0.0	C, R, Po
<i>S. prionoapterus</i>	7.8 ± 3.1	2.7 ± 1.4	1.6 ± 1.1	7.7 ± 3.7	3.3 ± 1.4	1.3 ± 1.1	0.0 ± 0.0	Pe, C, R, Po
<i>S. tohuccanus</i>	5.8 ± 2.9	1.0 ± 1.1	3.7 ± 1.5	2.8 ± 1.8	1.4 ± 1.2	0.2 ± 0.4	0.0 ± 0.0	Pe, C, R, Po

\*Forma de las areolas: C= cuadrada, Pe= pentagonal, Po= poligonal, R= rectangular y T= triangular

## Discusión.

Al igual que en *Senecio* sección *Mulgediifolii* no existe un patrón de venación específico para las especies fuera de la sección, de acuerdo con el sistema de Hickey. Lo que se optó fue seguir la mayor consistencia de un patrón para una región de la hoja y describirlo. Así pudo detectarse que la región media de las hojas presenta un patrón constante: hojas no divididas en todas las especies presentan un tipo semicraspedódromo más una a dos series de arcos exteriores menores. En *S. multidentatus*, los arcos son irregulares, la primera serie de arcos se hace evidente por el grosor de las venas secundarias pero los arcos exteriores varían en grosor y su distribución es más irregular. En *S. toluccanus*, todas las venas son delgadas, pocos elementos de vaso las conforman, por lo tanto hay poca lignificación y las venas apenas son evidentes, sólo que hacia los dientes hay una mayor agrupación de traqueidas y elementos de vaso y hace que esta zona se vea engrosada. A diferencia de las demás especies, *S. madreensis* exhibe todas las venas sinuosas, incluyendo a la primaria, lo cual es similar a algunas especies de la sección *Mulgediifolii*.

## B. Preparaciones cuticulares

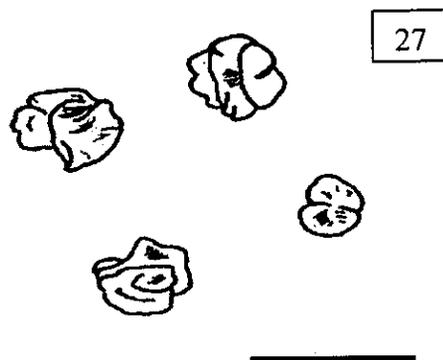
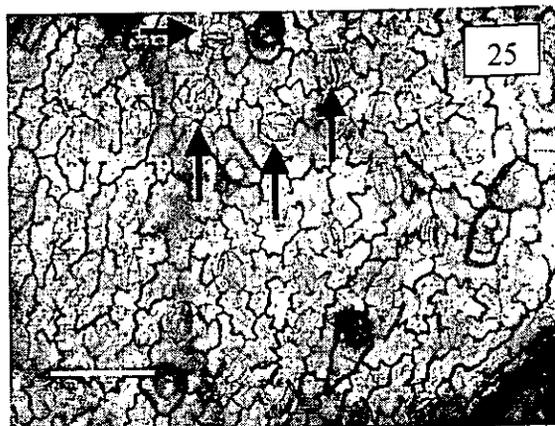
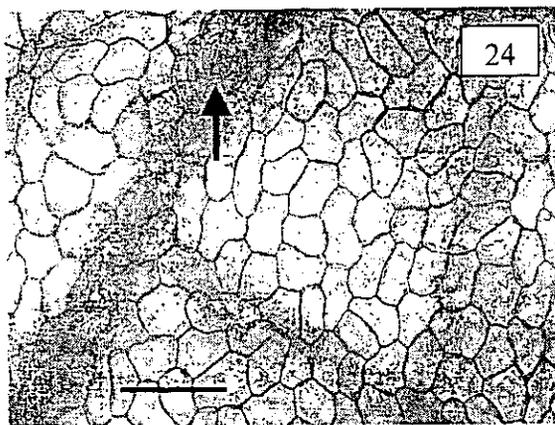
### *Senecio* sección *Mulgediifolii*

#### EPIDERMIS ADAXIAL, VISTA SUPERFICIAL.

Células epidérmicas poligonales irregulares. El arreglo de las células epidérmicas es al azar. Se pueden considerar como células tetragonales a octogonales (de acuerdo con el número de células epidérmicas que rodean a una sola célula). Paredes anticlinales delgadas en *S. doratophyllus*, *S. godmanii*, *S. iodanthus*, *S. orizabensis*, *S. polypodioides* y *S. runcinatus*, gruesas para el resto de las especies (cuadro 13). Los límites entre las células pueden ser rectos o regular curvados (sinuosos, el tipo de ondulación es en forma de "U") (cuadro 13; figura 24).

Cuadro 13. Células epidérmicas observadas tanto en vista superficial como en sección transversal de la región media de la hoja en *Senecio* sección *Mulgediifolii*.

ESPECIES	GROSOR DE LAS PAREDES ANTICLINALES, VISTA SUPERFICIAL		ARREGLO DE LAS PAREDES ANTICLINALES, VISTA SUPERFICIAL		GROSOR DE LA PARED PERICLINAL EXTERNA, SECCIÓN TRANSVERSAL	
	ADAXIAL	ABAXIAL	ADAXIAL	ABAXIAL	ADAXIAL	ABAXIAL
<i>S. bracteatus</i>	Gruesas	Gruesas	Rectos	Irregular curvados	Delgada	Delgada
<i>S. callosus</i>	Gruesas	Gruesas	Regular curvados	Irregular curvados	Delgada	Delgada
<i>S. conzattii</i>	Gruesas	Gruesas	Rectos	Mixtos	Gruesa	Gruesa
<i>S. deformis</i>	Gruesas	Gruesas	Regular curvados	Regular curvados	Delgada	Delgada
<i>S. doratophyllus</i>	Delgadas	Delgadas	Rectos	Irregular curvados	Delgada	Gruesa
<i>S. godmanii</i>	Delgadas	Delgadas	Rectos	Irregular curvados	Gruesa	Delgada
<i>S. helodes</i>	Gruesas	Delgadas	Regular curvados	Irregular curvados	Delgada	Delgada
<i>S. iodanthus</i>	Delgadas	Delgadas	Rectos	Irregular curvados	Delgada	Delgada
<i>S. jacalensis</i>	Gruesas	Gruesas	Rectos	Regular curvados	Delgada	Delgada
<i>S. mulgediifolius</i>	Gruesas	Gruesas	Rectos	Irregular curvados	Delgada	Gruesa
<i>S. orizabensis</i>	Delgadas	Delgadas	Rectos	Regular curvados	Gruesa	Delgada
<i>S. polypodioides</i>	Delgadas	Delgadas	Rectos	Mixtos	Delgada	Delgada
<i>S. roseus</i>	Gruesas	Delgadas	Rectos	Mixtos	Gruesa	Gruesa
<i>S. runcinatus</i>	Delgadas	Delgadas	Rectos	Mixtos	Gruesa	Gruesa



**Figuras 24-27. Hojas basales. Epidermis, vista superficial.** 24. *S. mulgediifolius*. Células epidérmicas poligonales, aleatorias; límites entre las células rectos, superficie adaxial. 25. *S. mulgediifolius*. Células epidérmicas poligonales, aleatorias; límites entre las células regular curvados. Estomas anomocíticos, superficie abaxial. 26. *S. doratophyllus*. Cristales hexagonales elongados con los extremos puntiagudos (flecha). 27. *S. roseus*. Cristales lobulados en forma de drusas. 24 y 25, escala = 10  $\mu\text{m}$ ; 26, escala = 10  $\mu\text{m}$ ; 27, escala = 5  $\mu\text{m}$ .

Se presentan **ornamentaciones** en forma de papilas evidentes al microscopio óptico, no evidentes en *S. deformis*, *S. godmanii*, *S. helodes*, *S. iodanthus*, *S. jacalensis*, *S. polypodioides* y *S. runcinatus*. **Tricomas con células basales** (células epidérmicas sobre las cuales se asienta el tricoma) no modificadas; **base del tricoma** (unión con la célula epidérmica) no modificada o bien gruesa (cuadro 14).

**Cuadro 14.** Caracterización de los tricomas de la región media de la hoja. Para la longitud del pie se indican el intervalo (máximo y mínimo), valores de la media y una desviación estándar, al igual que el grosor de la pared del pie en sección transversal en *Senecio* sección *Mulgedifolii*.

ESPECIES	BASE DEL TRICOMA VISTA SUPERFICIAL		GROSOR DE LA PARED DEL PIE DEL TRICOMA, SECCIÓN TRANSVERSAL		LONGITUD DEL PIE ( $\mu\text{m}$ ) SECCIÓN TRANSVERSAL
	ADAXIAL	ABAXIAL	ADAXIAL	ABAXIAL	ABAXIAL
<i>S. bracteatus</i>	No modificada	Engrosada	Delgada	Delgada	(15 - 40) 28 $\pm$ 6.7
<i>S. callosus</i>	No modificada	Engrosada	Delgada	Delgada	(25 - 45) 34 $\pm$ 7.3
<i>S. conzattii</i>	No modificada	Engrosada	Delgada	Delgada	(20 - 65) 50 $\pm$ 13.9
<i>S. deformis</i>	Engrosada	Engrosada	Delgada	Delgada	(25 - 80) 43 $\pm$ 14.7
<i>S. doratophyllus</i>	No modificada	No modificada	Delgada	Delgada	(15 - 115) 56 $\pm$ 28.9
<i>S. godmanii</i>	No modificada	No modificada	Delgada	Delgada	(10 - 25) 17 $\pm$ 4.2
<i>S. helodes</i>	No modificada	No modificada	Gruesa	Gruesa	(20 - 55) 38 $\pm$ 11.5
<i>S. iodanthus</i>	No modificada	Engrosada	Delgada	Delgada	(25 - 50) 39 $\pm$ 8.3
<i>S. jacalensis</i>	Engrosada	Engrosada	Delgada	Delgada	(15 - 25) 20 $\pm$ 3.1
<i>S. mulgedifolius</i>	No modificada	No modificada	Delgada	Gruesa	(50 - 70) 59 $\pm$ 7.3
<i>S. orizabensis</i>	No modificada	No modificada	Delgada	Delgada	(15 - 50) 25 $\pm$ 10.2
<i>S. polypodioides</i>	No modificada	No modificada	Delgada	Delgada	(20 - 30) 27 $\pm$ 3.6
<i>S. roseus</i>	No modificada	No modificada	Gruesa	Gruesa	(35 - 60) 49 $\pm$ 9.6
<i>S. runcinatus</i>	No modificada	No modificada	Delgada	Gruesa	(30 - 55) 39 $\pm$ 9.3

La **frecuencia** de tricomas varía. Su abundancia promedio se determinó como escasa, de frecuencia baja o de frecuencia media (cuadro 15).

Cuadro 15. Frecuencia de los tricomas observados en vista superficial para la región media de la hoja de *Senecio* sección *Mulgediifolii*. Los valores indican el intervalo (máximo y mínimo), la media y una desviación estándar, así como la categoría asignada.

ESPECIES	FRECUENCIA DE LOS TRICOMAS RESPECTO A LA SUPERFICIE		CONDICIÓN DE LOS TRICOMAS	PLANO DE DIVISIÓN DE TRICOMAS
	ADAXIAL	ABAXIAL	ABAXIAL	ABAXIAL
<i>S. bracteatus</i>	0 - 3 2 ± 1.1 Escasos	15 - 32 21 ± 5.3 Media	Homogéneo	Sin modificación
<i>S. callosus</i>	0 - 2 0.5 ± 0.8 Escasos	1 - 6 2 ± 1.5 Escasos	Homogéneo	Sin modificación
<i>S. conzattii</i>	0 - 3 0.5 ± 1.1 Escasos	26 - 43 34 ± 6.1 Alta	Homogéneo	Sin modificación
<i>S. deformis</i>	1 - 4 3 ± 0.9 Escasos	1 - 5 2 ± 1.1 Escasos	Homogéneo	Sin modificación
<i>S. doratophyllus</i>	1 - 7 3 ± 1.9 Escasos	2 - 10 4 ± 2.3 Escasos	Homogéneo	Sin modificación
<i>S. godmanii</i>	1 - 9 5 ± 2.6 Baja	2 - 10 6 ± 2.5 Baja	Homogéneo	Sin modificación
<i>S. helodes</i>	3 - 10 6 ± 2.3 Baja	2 - 8 5 ± 2.0 Baja	Homogéneo	Sin modificación
<i>S. iodanthus</i>	6 - 17 11 ± 3.5 Media	30 - 57 43 ± 9.3 Alta	Homogéneo	Sin modificación
<i>S. jacalensis</i>	2 - 9 5 ± 1.9 Baja	3 - 8 5 ± 1.5 Baja	Homogéneo	Con modificación
<i>S. mulgediifolius</i>	0 - 12 5 ± 3.2 Baja	21 - 36 31 ± 5.0 Alta	Homogéneo	Sin modificación
<i>S. orizabensis</i>	0 - 1 0.4 ± 0.5 Escasos	11 - 16 14 ± 1.7 Media	Heterogéneo	Sin modificación
<i>S. polypodioides</i>	0 - 4 1 ± 1.2 Escasos	4 - 15 9 ± 3.7 Baja	Heterogéneo	Con modificación
<i>S. roseus</i>	1 - 4 2 ± 0.9 Escasos	19 - 32 27 ± 4.1 Alta	Homogéneo	Con modificación
<i>S. runcinatus</i>	0 - 5 2 ± 1.4 Escasos	9 - 26 24 ± 5.6 Alta	Homogéneo	Con modificación

Estomas anomocíticos para todas las especies; ausentes en *S. callosus*, *S.*

*conzattii*, *S. doratophyllus*, *S. godmanii*, *S. orizabensis*, *S. roseus* y *S. runcinatus*. El índice estomático fue variable entre las especies (cuadro 16).

Cuadro 16. Caracterización de los estomas observados tanto en vista superficial como en sección transversal, así como el valor de la media del índice estomático de la región media de la hoja de *Senecio* sección *Mulgediifolii*.

ESPECIES	ESTOMAS		POSICIÓN DEL ESTOMA, SECCIÓN TRANSVERSAL		ÍNDICE ESTOMÁTICO (MEDIA)	
	ADAXIAL	ABAXIAL	ADAXIAL	ABAXIAL	ADAXIAL	ABAXIAL
<i>S. bracteatus</i>	Presentes	Presentes	Emergente	Emergente	9.8	18.8
<i>S. callosus</i>	Ausentes	Presentes	-	Emergente	0	16.8
<i>S. conzattii</i>	Ausentes	Presentes	-	Emergente	0	25.1
<i>S. deformis</i>	Presentes	Presentes	A nivel	A nivel	19.8	19.5
<i>S. doratophyllus</i>	Ausentes	Presentes	-	Emergente	0	19.9
<i>S. godmanii</i>	Ausentes	Presentes	-	Emergente	0	22.4
<i>S. helodes</i>	Presentes	Presentes	Emergente	Emergente	10.8	21.9
<i>S. iodanthus</i>	Presentes	Presentes	A nivel	Emergente	3.6	21.6
<i>S. jacalensis</i>	Presentes	Presentes	A nivel	A nivel	9.9	17.1
<i>S. mulgediifolius</i>	Presentes	Presentes	A nivel	Emergente	2.9	21.1
<i>S. orizabensis</i>	Ausentes	Presentes	-	Emergente	0	15.9
<i>S. polypodioides</i>	Presentes	Presentes	A nivel	A nivel	0.4	18.7
<i>S. roseus</i>	Ausentes	Presentes	-	A nivel	0	17.9
<i>S. runcinatus</i>	Ausentes	Presentes	-	Emergente	0	20.6

#### EPIDERMIS ABAXIAL, VISTA SUPERFICIAL.

Células epidérmicas poligonales irregulares. El arreglo de las células epidérmicas es al azar, células tetra u octogonales. Paredes anticlinales delgadas, gruesas en *S. bracteatus*, *S. callosus*, *S. conzattii*, *S. deformis* y *S. jacalensis* (cuadro 13). Los límites entre las células pueden ser regular curvados (sinuosos, el tipo de ondulación es en forma de "U"); irregular curvados (ondulaciones en forma de "V") (figura 25) o bien, se presenta una tercera condición, mixto, donde las paredes anticlinales en general son menos sinuosas pero sin llegar a ser lineales (algunas células en una de sus caras tiene la ondulación del tipo irregular curvado) (cuadro 13). Se presentan ornamentaciones en forma de papilas en *S. roseus*, en el resto no evidentes al microscopio óptico. Tricomas con células basales no modificadas; base del tricoma no modificada o bien gruesa (cuadro 14). La frecuencia de tricomas varía pero en general son más abundantes que en la superficie adaxial. Su abundancia promedio se determinó como escasos, de frecuencia baja, de frecuencia media y finalmente de frecuencia alta (cuadro 15). Estomas anomocíticos para todas las especies; las células oclusivas están

rodeadas por células de número variable que son indistinguibles en forma y posición de las restantes células epidérmicas. Las células oclusivas están provistas con salientes externas que forman una pequeña cámara estomática externa. El **índice estomático** fue variable entre las especies (cuadro 16).

Los estomas están generalmente en la superficie abaxial aunque en *S. bracteatus*, *S. deformis*, *S. helodes*, *S. iodanthus*, *S. jacalensis*, *S. mulgediifolius* y *S. polypodioides* se encuentran en ambas superficies foliares.

Barthlott (1990), clasifica los límites de las paredes anticlinales en los tipos s, u, v y w. Wilkinson (1988) propone que para las ondulaciones de la pared se debe seguir el patrón básico propuesto por Stace (1965a en Metcalfe y Chalk, 1988); la autora realizó una adaptación al patrón de Stace e indica que es deseable emplear una terminología uniforme en cuanto a los límites de las paredes anticlinales. Siguiendo esta propuesta los referidos límites encontrados en este trabajo estarían en el tipo 6 (estrecho, agudamente angulado, curvas en forma de U de profunda amplitud) y el tipo 7 (estrecho, agudamente angulado, curvas en forma de V, de profunda amplitud), aunque no hace mención de la combinación de patrones rectos y ondulados en una misma célula, condición que en este trabajo se le ha dado la categoría de mixto y se presentan preferentemente en la superficie abaxial de *S. conzattii*, *S. polypodioides*, *S. roseus* y *S. runcinatus*. De los reportes existentes con respecto a las ondulaciones (Areschoug, 1897; Anheisser, 1900, citados por Wilkinson, 1988) estas son más pronunciadas en las hojas de sombra. Existe la hipótesis de Haberlandt (citado por Wilkinson, 1988) quien propone que las paredes anticlinales rectas de las células epidérmicas en hojas expuestas al sol son debido al efecto inhibitorio de la luz solar sobre los genes que regulan la ondulación de la pared. Sin embargo, algunas especies de *Senecio* sección *Mulgediifolii* crecen en espacios abiertos y más expuestos a la radiación solar y el patrón de las paredes anticlinales de las células epidérmicas en la superficie adaxial puede ser ondulado, como es el caso de *S. callosus*, *S. deformis* y *S. helodes*. Para la superficie abaxial todas las especies tienen paredes anticlinales onduladas.

## **Discusión.**

Los patrones cuticulares pueden ser importantes tanto en taxa actuales como en taxa extintos. Según Dilcher (1974) los caracteres cuticulares como tipo de tricoma, posición, frecuencia, ornamentación, tamaño de las células, configuración de la pared anticlinal y arreglo de las células epidérmicas muestran cambios a través de pequeños intervalos de tiempo. Esto lo lleva a cuestionar cuáles caracteres de la hoja son los más conservados a través del tiempo, y concluye que el conocimiento que a la fecha se tiene de estos impide dar una respuesta. Indica que algunos caracteres cuticulares son más sensibles a cambiar a través del tiempo en comparación a los patrones de venación o la forma de la hoja; sin embargo, indica que también es posible que en algunos taxa de angiospermas la forma de la hoja o los patrones de venación pueden cambiar más rápidamente a través del tiempo que algunos otros caracteres particulares. Resalta que probablemente la evolución de los patrones de venación están estrechamente ligados a la forma de la hoja, mientras que la evolución de muchos caracteres cuticulares son independientes de la forma o patrón de venación.

## Especies de *Senecio* fuera de la sección *Mulgediifolii*

### EPIDERMIS ADAXIAL, VISTA SUPERFICIAL.

Células epidérmicas poligonales irregulares. El arreglo de las células epidérmicas es al azar. Se pueden considerar como células tetra u octogonales. Paredes anticlinales gruesas, excepto en *S. prionoapterus*. Los límites entre las células pueden ser rectos o regular curvados (cuadro 17).

Cuadro 17. Células epidérmicas observadas tanto en vista superficial como en corte transversal de la región media de la hoja para las especies no miembros de la sección *Mulgediifolii*.

ESPECIES	GROSOR DE LAS PAREDES ANTICLINALES, VISTA SUPERFICIAL		ARREGLO DE LAS PAREDES ANTICLINALES, VISTA SUPERFICIAL		GROSOR DE LA PARED PERICLINAL EXTERNA, SECCIÓN TRANSVERSAL	
	ADAXIAL	ABAXIAL	ADAXIAL	ABAXIAL	ADAXIAL	ABAXIAL
<i>S. madrensis</i>	Gruesas	Gruesas	Rectos	Regular curvados	Gruesa	Gruesa
<i>S. multidentatus</i>	Gruesas	Gruesas	Rectos	Irregular curvados	Delgada	Delgada
<i>S. prionoapterus</i>	Delgadas	Delgadas	Regular curvados	Regular curvados	Gruesa	Delgada
<i>S. toluccanus</i>	Gruesas	Gruesas	Regular curvados	Mixtos	Gruesa	Gruesa

Se presentan ornamentaciones semejando papilas en *S. toluccanus*, en el resto no evidentes al microscopio óptico. Tricomas con células basales no modificadas; base del tricoma no modificada (cuadro 18).

Cuadro 18. Caracterización de los tricomas de la región media de la hoja. Para la longitud del pie se indican el intervalo (máximo y mínimo), valores de la media y una desviación estándar, al igual que el grosor de la pared del pie en sección transversal para las especies no miembros de la sección *Mulgediifolii*.

ESPECIES	BASE DEL TRICOMA VISTA SUPERFICIAL		GROSOR DE LA PARED DEL PIE DEL TRICOMA, SECCIÓN TRANSVERSAL		LONGITUD DEL PIE ( $\mu\text{m}$ ) SECCIÓN TRANSVERSAL
	ADAXIAL	ABAXIAL	ADAXIAL	ABAXIAL	ABAXIAL
<i>S. madrensis</i>	No modificada	No modificada	Delgada	Gruesa	(100 - 175) 127 $\pm$ 22.8
<i>S. multidentatus</i>	No modificada	No modificada	Delgada	Delgada	(40 - 65) 53 $\pm$ 7.7
<i>S. prionoapterus</i>	No modificada	No modificada	Delgada	Delgada	(45 - 85) 58 $\pm$ 12.3
<i>S. toluccanus</i>	No modificada	No modificada	Delgada	Delgada	0

La frecuencia de tricomas es variable. Su abundancia promedio se determinó como escasos o bien de frecuencia baja (cuadro 19).

Cuadro 19. Frecuencia de los tricomas observados en vista superficial para la región media de la hoja de las especies no miembros de la sección *Mulgediifolii*. Los valores indican el intervalo (máximo y mínimo), la media y una desviación estándar, así como la categoría asignada.

ESPECIES	FRECUENCIA DE LOS TRICOMAS RESPECTO A LA SUPERFICIE		CONDICIÓN DE LOS TRICOMAS	PLANO DE DIVISIÓN DE TRICOMAS
	ADAXIAL	ABAXIAL	ABAXIAL	ABAXIAL
<i>S. madrensis</i>	4 - 12 6 ± 2.9 Baja	23 - 44 38 ± 7.2 Alta	Homogéneo	Con modificación
<i>S. multidentatus</i>	1 - 5 2 ± 1.2 Escasos	13 - 22 17 ± 3.7 Media	Homogéneo	Sin modificación
<i>S. prionoapterus</i>	3 - 12 7 ± 2.7 Baja	8 - 17 11 ± 2.7 Media	Homogéneo	Sin modificación
<i>S. toluccanus</i>	0 - 1 0.5 ± 0.5 Escasos	2 - 11 6 ± 2.8 Baja	Homogéneo	Sin modificación

Estomas anomocíticos para todas las especies, ausentes en *S. toluccanus*. El índice estomático fue variable entre las especies (cuadro 20).

Cuadro 20. Caracterización de los estomas observados tanto en vista superficial como en sección transversal, así como el valor de la media del índice estomático de la región media de la hoja para las especies no miembros de la sección *Mulgediifolii*.

ESPECIES	ESTOMAS		POSICIÓN DEL ESTOMA, SECCIÓN TRANSVERSAL		ÍNDICE ESTOMÁTICO (MEDIA)	
	ADAXIAL	ABAXIAL	ADAXIAL	ABAXIAL	ADAXIAL	ABAXIAL
<i>S. madrensis</i>	Presentes	Presentes	A nivel	A nivel	6.7	17.2
<i>S. multidentatus</i>	Presentes	Presentes	A nivel	A nivel	1.5	14.6
<i>S. prionoapterus</i>	Presentes	Presentes	A nivel	A nivel	6.7	19.6
<i>S. toluccanus</i>	Ausentes	Presentes	-	A nivel	0	21.7

#### EPIDERMIS ABAXIAL, VISTA SUPERFICIAL.

Células epidérmicas poligonales irregulares. El arreglo de las células epidérmicas es al azar; células tetra u octogonales. Paredes anticlinales gruesas. Los límites entre las células pueden ser regular curvados, irregular curvados o bien mixtos (cuadro 17). Se presentan ornamentaciones similares a estrías evidentes en *S. toluccanus*, en el resto de las especies no evidentes al microscopio óptico. Tricomas

con **células basales** no modificadas; **base** del tricoma no modificada (cuadro 18). La **frecuencia** de los tricomas es variable pero son más abundantes que en la superficie adaxial. Su abundancia promedio se determinó como de frecuencia baja, de frecuencia media y finalmente de frecuencia alta (cuadro 19). **Estomas** anomocíticos para todas las especies; las células oclusivas están rodeadas por células de número variable que son indistinguibles en forma y posición de las restantes células epidérmicas. El **índice estomático** fue variable entre las especies (cuadro 20).

Siguiendo la propuesta de Wilkinson (1988) las ondulaciones de la pared para la superficie adaxial son del tipo 1 (rectos) y tipo 6 (estrechos, agudamente angulados, curvas en forma de U de profunda amplitud) y para la superficie abaxial del tipo 6 y el tipo 7 (estrechos, agudamente angulados, curvas en forma de V, de profunda amplitud), así como la categoría mixta únicamente en *S. toluccanus*.

### C. Secciones transversales

#### *Senecio* sección *Mulgediifolii*

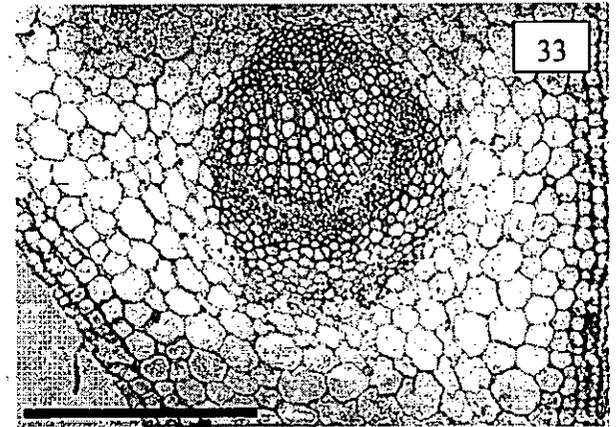
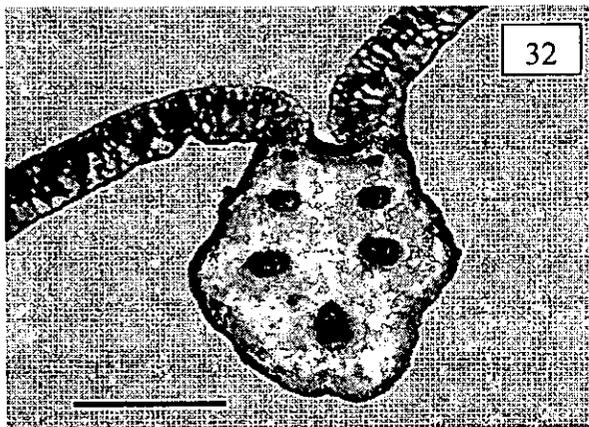
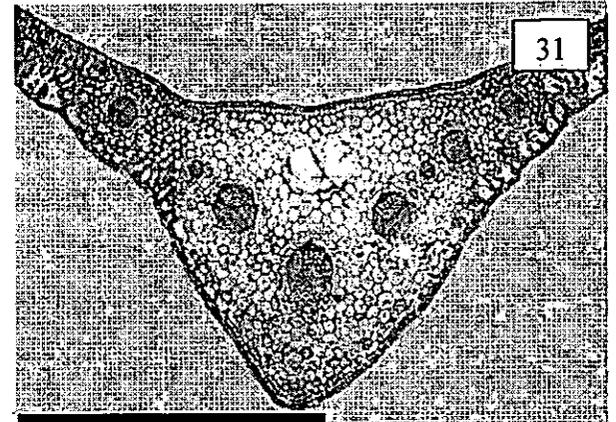
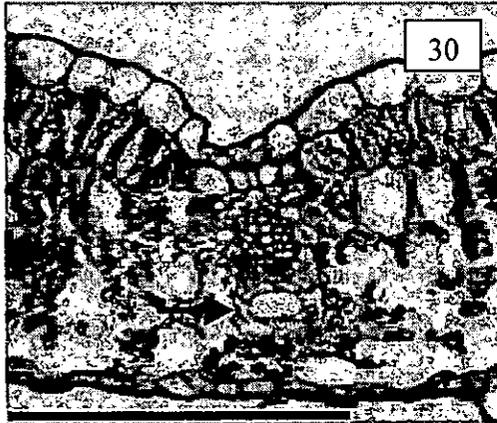
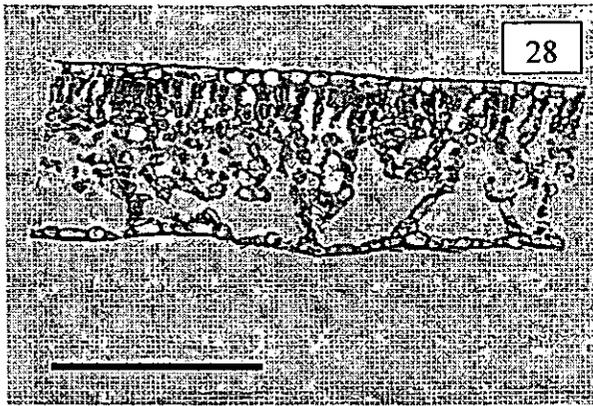
No hubo diferencias entre las hojas basales y las hojas caulinares en la disposición de tejido epidérmico, tejido parenquimático, contenidos celulares y tipos de tricomas; por lo tanto, las descripciones se realizaron con base a las hojas basales.

#### EPIDERMIS ADAXIAL. SECCIÓN TRANSVERSAL.

**Cutícula** inconspicua, **ornamentada** con apariencia de crenaciones o estrías al microscopio óptico en *S. callosus*, *S. conzattii*, *S. doratophyllus*, *S. godmanii*, *S. iodanthus*, *S. mulgediifolius*, *S. orizabensis*, *S. polypodioides* y *S. roseus*, para el resto de las especies no evidente. **Células epidérmicas** rectangulares y cuadradas; una sola capa de células aunque la pared periclinal externa es más engrosada que la interna en *S. conzattii*, *S. deformis*, *S. orizabensis*, *S. roseus* y *S. runcinatus* (cuadro 13). Las células epidérmicas en *S. doratophyllus* son evidentemente de mayor tamaño que las abaxiales. En ciertas zonas hay invaginaciones (**surcos**) que a veces coinciden con los haces vasculares (figura 30), ausentes en *S. callosus*, *S. deformis*, *S. doratophyllus*, *S. helodes*, *S. jacalensis*, *S. mulgediifolius* y *S. polypodioides* (cuadro 21).

Cuadro 21. Caracteres de la lámina para la región media de la hoja observados en sección transversal para *Senecio* sección *Mulgediifolii*.

ESPECIES	PRESENCIA DE SURCOS		COLÉNQUIMA ASOCIADO A LOS HACES VASCULARES		CRISTALES	CAVIDADES SECRETORAS
	Adaxial	Abaxial	Adaxial	Abaxial		Abaxial
<i>S. bracteatus</i>	Presentes	Ausentes	Ausente	Presente	Ausente	Ausente
<i>S. callosus</i>	Ausentes	Ausentes	Presente	Presente	Ausente	Presente
<i>S. conzattii</i>	Presentes	Ausentes	Presente	Ausente	Ausente	Presente
<i>S. deformis</i>	Ausentes	Ausentes	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente
<i>S. doratophyllus</i>	Ausentes	Ausentes	Ausente	Presente	Hexágonos	Ausente
<i>S. godmanii</i>	Presentes	Ausentes	Presente	Presente	Ausente	Presente
<i>S. helodes</i>	Ausentes	Ausentes	Presente	Presente	Ausente	Ausente
<i>S. iodanthus</i>	Presentes	Ausentes	Presente	Presente	Ausente	Presente
<i>S. jacalensis</i>	Ausentes	Presentes	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente
<i>S. mulgediifolius</i>	Ausentes	Ausentes	Presente	Presente	Ausente	Presente
<i>S. orizabensis</i>	Presentes	Ausentes	Presente	Presente	Ausente	Ausente
<i>S. polypodioides</i>	Ausentes	Ausentes	Ausente	Ausente	Ausente	Presente
<i>S. roseus</i>	Presentes	Presentes	Ausente	Ausente	Cristales lobulados	Presente
<i>S. runcinatus</i>	Presentes	Ausentes	Presente	Presente	Ausente	Presente



**Figuras 28-33. Corte transversal, lámina.** 28. *Senecio toluccanus*. Parénquima en empalizada y aerénquima. Ausencia de surcos. 29. *S. mulgediifolius*. Colénquima laminar como puentes asociados a los haces vasculares, adaxial y abaxial. Cavity secretora abaxial (flecha). 30. *Senecio conzattii*. Colénquima laminar como puente asociado a los haces vasculares. Presencia de surcos al nivel de los haces. Cavity secretora en posición abaxial. **Corte transversal, vena media.** 31. *S. toluccanus*. Ausencia de quilla. 32. *S. runcinatus*. Presencia de una quilla. 33. *S. mulgediifolius*. Vena media, haz vascular colateral, en ambos polos presencia de colénquima. 28 y 33, escala = 20  $\mu$ m; 29, escala = 10  $\mu$ m; 30, escala = 30  $\mu$ m; 31 y 32, escala = 1 mm.

**Colénquima** de tipo laminar en la vena media que incluye a las células epidérmicas y 1-2 estratos celulares subyacentes. Colénquima laminar presente también en la lámina pero como puentes asociados a los haces vasculares mayores exceptuando a *S. bracteatus*, *S. deformis*, *S. doratophyllus*, *S. jacalensis*, *S. polypodioides* y *S. roseus* (cuadro 21).

**Estomas**, cuando presentes, a nivel con respecto al resto de las células epidérmicas (figura 35) o emergentes (figura 34; cuadro 16); todos ellos con **labios cuticulares** externos pequeños. **Cámara subestomática** presente. **Tricomas** glandulares y no glandulares, individuales, multicelulares, uniseriados; tricomas **homogéneos**; **pie** del tricoma (primera célula del tallo del tricoma) no modificado. El **grosor** de la pared del pie del tricoma es gruesa en *S. helodes* y *S. roseus*, en el resto de las especies es delgada (cuadro 14). La **longitud del pie** no se reporta por la escasez de los tricomas y porque el grado de colapsamiento de los mismos hizo difícil su medición. El **tipo** de tricoma varió de acuerdo con su posición en la hoja; así se encontraron cuatro tipos (B, F, G, H) y cuatro variantes ( $A_1$ ,  $B_1$ ,  $B_2$ ,  $G_1$ ) (cuadro 22).

Los tipos de tricomas encontrados en esta superficie se desglosan a continuación. Se presentaron tres tipos y dos variantes entre glandulares y no glandulares.

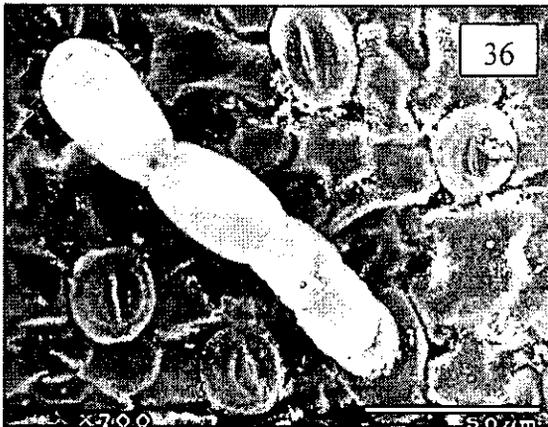
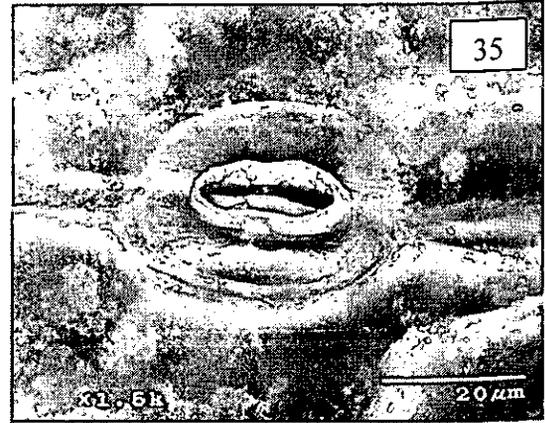
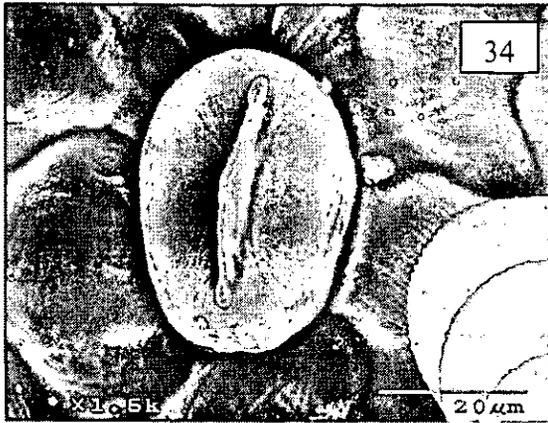
**Tricomas glandulares**: son aquellos que presentaron restos citoplasmáticos además de contenidos de color ámbar en las células apicales, similares a taninos.

**Tipo B**: tricomas con células uniformes, cortas, cónicos hacia el ápice, célula apical redondeada (figura 39). Se presentó una variante del tipo B que se denominó  $B_1$ .

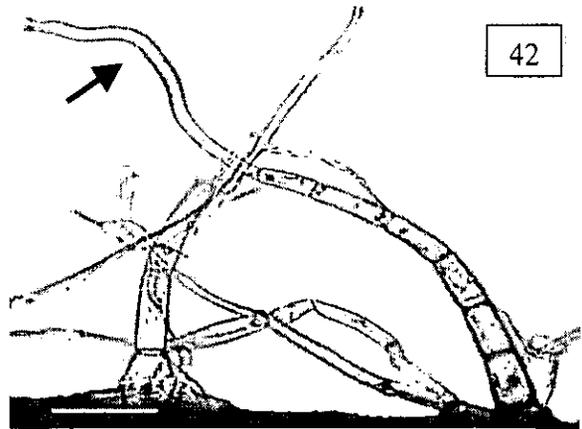
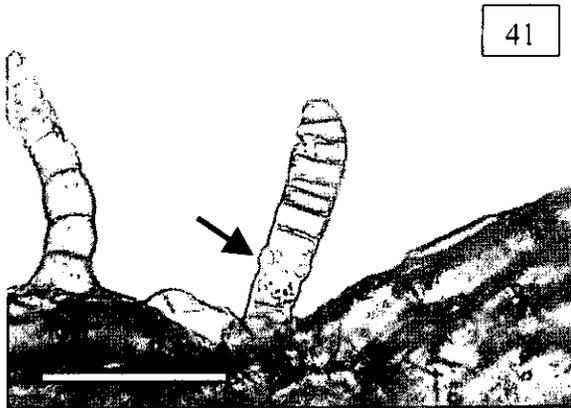
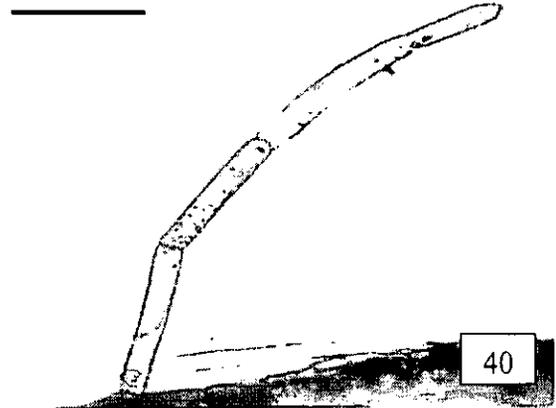
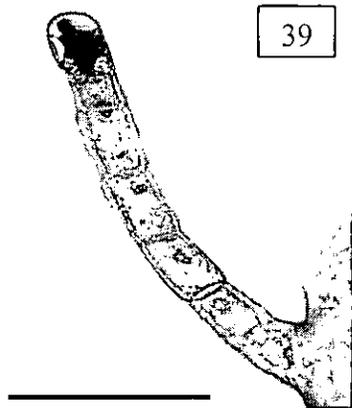
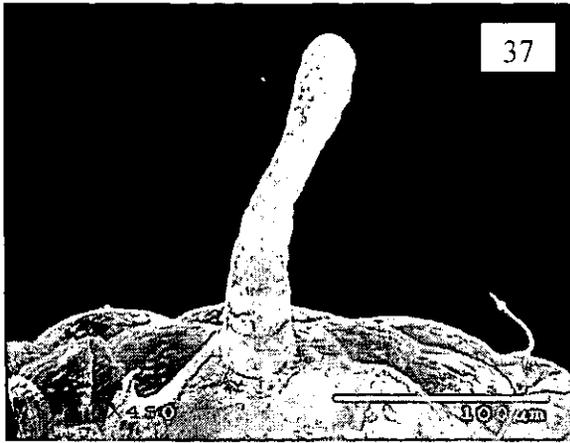
**Variante  $B_1$** : tricomas cuyas primeras células son uniformes, cortas, gradualmente las células se van ensanchando siendo las últimas más anchas que las basales, célula apical redondeada (figura 37).

Cuadro 22. Tipos de tricomas y su ubicación en las diferentes zonas de la hoja, observados en sección transversal. Abajo se indica la ornamentación de los mismos vista a través del microscopio electrónico de barrido, para la región media de la hoja en *Senecio* sección *Mulgediifolii*.

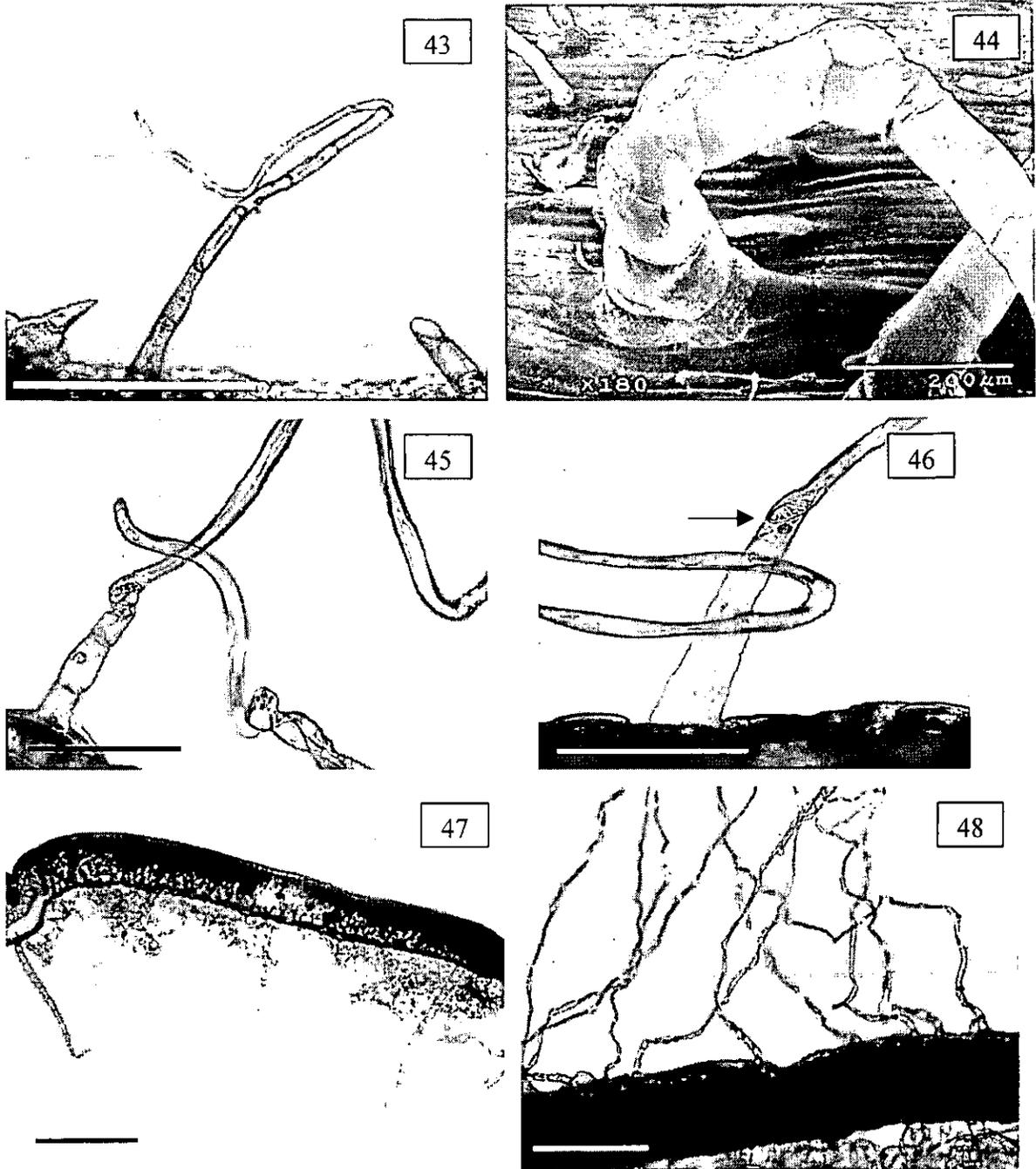
ESPECIES	TIPOS DE TRICOMAS Y ORNAMENTACIÓN					
	SUPERFICIE ADAXIAL			SUPERFICIE ABAXIAL		
	VENA MEDIA	LÁMINA	MARGEN	VENA MEDIA	LÁMINA	MARGEN
<i>S. bracteatus</i>	G Ausente	G Ausente	G Ausente	H, B Papilas	G, H Papilas	G, B Papilas
<i>S. callosus</i>	G Ausente	G Ausente	G Ausente	G Papilas	G Papilas	B Papilas y Estrías
<i>S. conzattii</i>	G, H Ausente	G Ausente	G Ausente	G, H Ausente B Papilas y estrías	G, H Ausente	B Papilas y estrías
<i>S. deformis</i>	No identifica do Papilas	No identifica do Papilas	Ausente	B Papilas y estrías G Papilas	G Papilas	Ausente
<i>S. doratophyllus</i>	Ausente	G Ausente	Ausente	Ausente	G Papilas	B <sub>1</sub> Ausente
<i>S. godmanii</i>	G Ausente	G Ausente	G	G Ausente	G Ausente	G, B <sub>1</sub> Ausente
<i>S. helodes</i>	G Ausente	G Ausente	B <sub>1</sub> Papilas	G Papilas	B, G Papilas	B Papilas
<i>S. iodanthus</i>	No identifica do Ausente	No identifica do Ausente	No identifica do Ausente	B <sub>1</sub> , G Papilas	G Papilas	B Papilas
<i>S. jacalensis</i>	A <sub>1</sub> Ausente	A <sub>1</sub> Ausente	B Ausente	A <sub>1</sub> , B Ausente	A <sub>1</sub> Ausente	B Ausente
<i>S. mulgediifolius</i>	G Ausente	G Ausente	Ausente	B <sub>1</sub> Papilas y estrías F, G Papilas	F, G Papilas	B Papilas y estrías
<i>S. orizabensis</i>	G Papilas	G Papilas	Ausente	B Papilas	G Papilas	B, G Papilas
<i>S. polypodioides</i>	B Papilas G Ausente	G Ausente	G Ausente	G, G <sub>1</sub> Papilas	G Papilas	G Estrías
<i>S. roseus</i>	G Ausente	G Ausente	G Ausente	H Papilas y estrías	B, F, G, H Papilas y estrías	B, B <sub>2</sub> , G Papilas y estrías
<i>S. runcinatus</i>	No identifica do Ausente	No identifica do Ausente	B <sub>1</sub> Papilas y estrías	G Papilas y estrías	F, G Papilas y estrías	B Papilas y Estrías



**Figuras 34-36. Epidermis vista superficial.** 34. *Senecio conzattii*. Estoma anomocítico, emergente respecto a las células epidérmicas, epidermis abaxial. 35. *S. madrensis*. Estoma hundido, epidermis adaxial. 36. *S. jacalensis*. Tricoma variante A<sub>1</sub>, epidermis adaxial. 34 y 35, escala = 20 μm; 36, escala = 50 μm.



**Figuras 37-42. Tricomas.** 37. *S. multidentatus*. Tricoma, variante B<sub>1</sub>, margen. 38. *S. roseus*. Tricoma, variedad B<sub>2</sub>, margen. **Tricomas al corte transversal.** 39. *Senecio conzattii*. Tricoma tipo B, margen. 40. *S. toluccanus*. Tricoma variedad B<sub>3</sub>, abaxial. 41. *S. jacalensis*. Tricoma tipo B con modificación en el plano de división (flecha), margen. 42. *S. mulgediifolius*. Tricoma tipo F (flecha), abaxial. 37, escala = 100 μm; 38, escala = 40 μm; 39-42, escala = 10 μm.



**Figuras 43-48. Tricomas.** 43. *Senecio mulgediifolius*. Tricoma tipo G, abaxial. 44. *S. polypodioides*. Tricoma variante G<sub>1</sub>, vena media, abaxial. 45. *S. bracteatus*. Tricoma tipo H, abaxial. 46. *S. bracteatus*. Acercamiento de la pared oblicua del tricoma H el cual semeja una placa de perforación tipo escalariforme (flecha). 47. *S. orizabensis*. Tricomas heterogéneos, evidentes dos tamaños, ambos del tipo G, abaxial. 48. *S. prionoapterus*. Tricomas homogéneos, presente un solo tamaño de tricoma, superficie adaxial; tricomas tipo G. 43, escala = 30  $\mu$ m; 44, escala = micras; 45 y 46, escala = 10  $\mu$ m; 47, escala = 1 mm; 48, escala = 30  $\mu$ m.

**Tricomas no glandulares:** este tipo de tricomas únicamente presentó restos de citoplasma.

**Variante A<sub>1</sub>:** tricomas de células cortas, no cónicos hacia el ápice, 1-2 células apicales elongadas, célula apical redondeada (figura 36).

**Tipo G:** tricomas gradualmente cónicos hacia el ápice finalizando en una célula elongada (figura 43).

**Tipo H:** tricomas gradualmente cónicos hacia el ápice finalizando en 1-2-3 células elongadas, paredes celulares oblicuas entre las 1-2 células apicales (figura 45).

Los tricomas del tipo H presentaron en la pared oblicua de las células apicales una estructura similar a una placa de perforación escalariforme, la cual no se presentó en ningún otro de los tricomas observados (figura 46).

Para algunas de las especies no fue posible determinar el tipo de tricoma, como fue el caso de *S. deformis* y *S. iodanthus*, ya que la mayoría de los tricomas se encontraban muy colapsados o sólo se conservó el pie del tricoma.

#### **EPIDERMIS ABAXIAL. SECCIÓN TRANSVERSAL.**

**Cutícula** inconspicua, **ornamentada** con apariencia de estrías o crenaciones al microscopio óptico en *S. doratophyllus*, *S. helodes*, *S. iodanthus*, *S. roseus* y *S. polypodioides*, para el resto de las especies no evidente. **Células epidérmicas** rectangulares, cuadradas, redondeadas; una sola capa de células aunque la pared periclinal externa es más gruesa que la interna en *S. conzattii*, *S. doratophyllus*, *S. helodes*, *S. mulgediifolius*, *S. roseus* y *S. runcinatus* (cuadro 13). Presencia de **surcos** sólo en *S. jacalensis* y *S. roseus*, aunque para la epidermis abaxial no siempre coinciden con los haces vasculares (cuadro 21). **Colénquima** de tipo laminar en la vena media que incluye a las células epidérmicas y 1-2 estratos celulares subyacentes. Colénquima laminar también presente en la lámina pero como puentes asociados a los haces vasculares mayores en *S. bracteatus*, *S. callosus*, *S. doratophyllus*, *S. godmanii*, *S. helodes*, *S. iodanthus*, *S. mulgediifolius*, *S. orizabensis* y *S. runcinatus* (figura 29), para el resto de las especies ausente (cuadro 20). **Estomas**, con posición variable con respecto: a nivel, o bien emergentes (cuadro 16); todos ellos con **labios cuticulares** externos pequeños. **Cámara subestomática** presente. **Tricomas glandulares** y no

glandulares, individuales, multicelulares, uniseriados; tricomas **heterogéneos** en *S. orizabensis* y *S. polypodioides* donde evidentemente exhiben dos tamaños en los tricomas, para el resto de las especies son **homogéneos** (figuras 47 y 48); **pie** del tricoma no modificado; en *S. polypodioides* el pie es multicelular pero sólo para algunos tricomas de la vena media. El **grosor** de la pared del pie del tricoma y una o dos células más es gruesa en *S. helodes*, *S. mulgediifolius*, *S. roseus* y *S. runcinatus*, para el resto de las especies la pared es delgada (cuadro 14). La **longitud del pie** en *S. mulgediifolius* fue variable, denominándose pie corto cuando su longitud fue de 32  $\mu\text{m}$  (20-40  $\mu\text{m}$ ) y pie largo cuando su longitud fue de 59  $\mu\text{m}$  (50-70  $\mu\text{m}$ ), estos últimos fueron más frecuentes; en *S. orizabensis* la longitud fue de 108  $\mu\text{m}$  (35-165  $\mu\text{m}$ ) para los tricomas grandes y 25  $\mu\text{m}$  (15-50  $\mu\text{m}$ ) para los tricomas pequeños, los cuales fueron más frecuentes; el resto de las especies sólo presentaron un tipo de pie pero con longitudes variables (cuadro 14). Los tricomas pueden presentar modificaciones en su **plano de división**, los cuales son laterales y provocan que en ciertas regiones a lo largo del tricoma se presenten dos series de células; este tipo de división es ocasional y sólo para algunas especies (figura 41; cuadro 15). Los tricomas del margen en general son más cortos que los de la lámina. El **tipo** de tricoma varió de acuerdo con su posición en la hoja. Se mencionan los tricomas de la superficie abaxial porque son aquellos que se encuentran mejor definidos. Los tipos de tricomas encontrados en esta superficie se resumen en el cuadro 22 y se desglosan a continuación. Se presentaron cuatro tipos y tres variantes:

**Tricomas glandulares:** son aquellos que presentaron restos citoplasmáticos, además de contenidos de color ámbar en las células apicales, similares a taninos.

**Tipo B:** anteriormente descrito.

Se presentaron dos variantes del tipo B que se denominaron B<sub>1</sub> y B<sub>2</sub>.

**Variante B<sub>1</sub>:** tricomas cuyas primeras células son uniformes, cortas, gradualmente las células se van adelgazando siendo las últimas células más anchas que las subyacentes, célula apical redondeada (figura 37).

**Variante B<sub>2</sub>:** tricomas con células uniformes, cortas, cónicos hacia el ápice, con dos células apicales redondeadas (figura 38).

**Tricomas no glandulares:** este tipo de tricomas únicamente presentó restos de

citoplasma.

**Variante A<sub>1</sub>:** anteriormente descrita.

**Tipo F:** tricomas gradualmente cónicos hacia el ápice, finalizando con 2-3 células que presentan progresivamente mayor longitud que las subyacentes, paredes celulares horizontales entre las 2-3 células superiores (figura 42).

**Tipo G:** tricomas gradualmente cónicos hacia el ápice finalizando en una célula elongada. En *S. orizabensis* se presenta dimorfismo en este tipo de tricoma, pudiendo ser largos y gruesos o delgados y relativamente más cortos (figura 43).

Se presentó una variante del tipo G denominada G<sub>1</sub>.

**Variante G<sub>1</sub>:** tricomas con un pie multicelular, 3 o más células, gradualmente se hace cónico hacia el ápice finalizando en una célula elongada (figura 44).

**Tipo H:** tricomas gradualmente cónicos hacia el ápice, finalizando en 1-2-3 células elongadas, paredes celulares oblicuas entre las 1-2 células apicales.

#### MESOFILO.

Bajo la epidermis adaxial siempre se presentan de dos a tres estratos de **parénquima** en empalizada e inmediatamente bajo éste, un parénquima esponjoso con grandes espacios aéreos (figura 29). Ambos tipos de parénquima presentan abundantes cloroplastos. En *Senecio doratophyllus* no fue evidente el parénquima en empalizada. A nivel de la zona central el parénquima esponjoso es más compacto y hacia la superficie abaxial hay una proyección de células parenquimáticas formando una **quilla** (figura 32), la cual se presenta en todas las especies, exceptuando a *S. conzattii*, *S. orizabensis* y *S. roseus* (cuadro 22). Presencia de **cristales** sólo en *S. doratophyllus* en forma de hexágono elongado con extremos puntiagudos (Dormer, 1961; Nordenstam, 1978) (figura 15) y en *S. roseus* que son en forma de lóbulos (figura 16; cuadro 21).

#### HACES VASCULARES.

Todos los **haces** vasculares son del **tipo** colateral (figura 33). **El número de haces** que conforman la vena media es variable (cuadro 23). En ambos extremos de los haces de la vena media existe una cubierta de colénquima (no hay fibras) (figura 33). **Vaina del haz** parenquimática evidente, sobre todo en la transparentación de la hoja. **Cavidades secretoras** para algunas especies presentes en los haces de la lámina en posición abaxial (figuras 29 y 30; cuadro 21); también pueden presentarse en posición

abaxial en los haces de la vena media (cuadro 23). Usualmente tienen un epitelio uniseriado el cual no ocluye la cavidad; contenidos no evidentes.

Cuadro 23. Caracteres de la vena media de la región media de la hoja, observados en sección transversal en *Senecio* sección *Mulgediifolii*.

ESPECIES	NÚMERO DE HACES VASCULARES	PRESENCIA DE QUILLA	CAVIDADES SECRETORAS ABAXIALES
<i>S. bracteatus</i>	7	Presente	Ausentes
<i>S. callosus</i>	5	Presente	Ausentes
<i>S. conzattii</i>	3	Ausente	Ausentes
<i>S. deformis</i>	6	Presente	Ausentes
<i>S. doratophyllus</i>	5	Presente	Ausentes
<i>S. godmanii</i>	4	Presente	Presentes
<i>S. helodes</i>	3	Presente	Presentes
<i>S. iodanthus</i>	7	Presente	Presentes
<i>S. jacalensis</i>	5	Presente	Presentes
<i>S. mulgediifolius</i>	7	Presente	Presentes
<i>S. orizabensis</i>	1	Ausente	Ausentes
<i>S. polypodioides</i>	5	Presente	Presentes
<i>S. roseus</i>	3	Ausente	Ausentes
<i>S. runcinatus</i>	8	Presente	Presentes

#### DIENTE.

El margen foliar presenta proyecciones denominadas dientes. Cada diente está atravesado por un haz vascular central y dos laterales, los cuales se fusionan formando un haz central masivo el cual no llega al margen del diente. Hidátodos siempre marginales, usualmente sobre el diente (figuras 49, 50). Las células de parénquima que están inmediatas a la terminación del xilema son más pequeñas que el resto y de forma más o menos lobulada conformando así el llamado **epitema**. **Poros de gutación** presentes, delimitados por células semejantes a las oclusivas de los estomas, pero de menor tamaño y redondeadas. La cavidad de agua está en contacto con el epitema (figura 50).

#### Discusión.

Se observa una amplia variabilidad de formas en los tricomas, los cuales no siguen un patrón consistente en las especies de la sección *Mulgediifolii*. Villaseñor (1991) reporta que los tricomas para la sección *Mulgediifolii* generalmente están compuestos de 5 a 7 células y esto se cumplió para los tricomas de los tipos F, G y H encontrados en la superficie abaxial; los tricomas del tipo B, principalmente aquellos

que se encuentran en el margen pueden estar compuestos hasta por 11 células. Igualmente en la superficie abaxial, pero de la vena media de *S. polypodioides*, se contaron hasta 25 células conformando al tricoma de la variante G<sub>1</sub>, independientemente de las células del pie.

En los tricomas de los tipos F, G, H de la superficie abaxial, la última o dos últimas células son elongadas y sinuosas y por esta razón forman un enmarañado tomento en *S. bracteatus*, *S. conzattii*, *S. orizabensis* y *S. roseus*. Con excepción de la primera especie las demás tienen tricomas persistentes en forma de tomento sobre tallos y pedúnculos (Villaseñor, 1991).

Existen dos tipos de tricomas (G y B) comunes a la mayoría de las especies, aunque hay dos tipos exclusivos, como la variante A<sub>1</sub> para *S. jacalensis* para ambas superficies foliares (esta especie no presenta el tipo G) y la variante G<sub>1</sub> en *S. polypodioides* únicamente en la región de la vena media. El tricoma tipo B y sus variantes son más comunes hacia los márgenes.

Los tricomas considerados como del tipo B difieren de los tricomas glandulares presentados por Jeffrey (1987), ya que los encontrados presentan una sola célula apical, con excepción de la variante B<sub>2</sub> que presenta dos y éstos son menos frecuentes.

Los tricomas del tipo H en *S. bracteatus*, *S. conzattii* y *S. roseus* presentan en la pared oblicua de las células apicales punteaduras en vista lateral y en vista frontal; son estructuras similares a una placa de perforación escalariforme, la cual no se presenta en ningún otro de los tricomas observados.

En *Nassauvia lagascae* (Compositae), se presentan tricomas no glandulares articulados septado-oblicuos, principalmente en el envés de la hoja, así como en los surcos que esta presenta. El número de células que lo conforman varía de 5 a 7; las 4-5 células superiores con paredes de unión muy oblicuas y punteadas (Ragonese, 1990). Las imágenes presentadas por Ragonese muestran las punteaduras en vista lateral; sin embargo, no hace mención de su aspecto en vista frontal, como en el referido caso de los tricomas tipo H en este trabajo. Hay escasos reportes de la condición punteada en la pared oblicua de los tricomas, por lo tanto no se conoce que tan común es en la familia Compositae.

Debido a que no se realizaron pruebas histoquímicas, no se detectaron al microscopio óptico posibles contenidos, a excepción de los restos del citoplasma ya mencionado en la descripción y de los contenidos que por su aspecto son similares a taninos.

Se han reportado cristales de oxalato de calcio en el parénquima de la pared del ovario de algunas compuestas, así como pequeños racimos de cristales tipo drusas lobuladas, los cuales son muy similares a los de muchas otras angiospermas relacionadas. Nordenstam (1978) señala que si los cristales son uniformes en tamaño y forma se denominan homomórficos pero si varían en forma y tamaño se les denomina heteromórficos. Estos dos tipos de cristales se encuentran en varios grupos de *Senecio* en sentido estricto, estos a su vez pueden ser considerados como cristales homomórficos oblongos y placas hexagonales heteromórficas; los cristales reportados en este trabajo entrarían en el tipo de placas hexagonales heteromórficas, ya que son cristales hexagonales alargados con diversos ángulos en sus extremos y de superficie plana. Aún cuando estos tienen cierta similitud con los estiloides, se ha seguido la terminología que existe para las compuestas. Otro tipo de cristales a los cuales Nordenstam (1978) les confiere poco significado taxonómico, son los cristales parecidos a drusas lobuladas, los cuales son reportados en las paredes de los aquenios. Los dos tipos de cristales anteriores están presentes en las hojas en las especies ya descritas, pero se ignora si existen en la pared del ovario o en algún otro órgano de la planta; sin embargo podemos resaltar que para la sección *Mulgediifolii* estos cristales son exclusivos de *S. doratophyllus* y *S. roseus*.

Algunos autores señalan que no es extraño que la familia Asteraceae presente algún tipo de secreción, la cual puede estar presente en canales o cavidades. La naturaleza de la secreción es variable (Lersten y Curtis, 1988; Russin et al. 1988), así como su posición en la planta. En este trabajo se adopta el término cavidad, debido a la forma más o menos esférica que presentan al corte transversal (Fahn, 1990); por la posición que guardan con respecto a los haces no fue posible determinar su forma en la transparentación de la hoja. Lersten y Curtis (1988) en su descripción de *Ambrosia trifida* (Asteraceae), señalan que cada tipo de espacio secretor consiste de numerosos

tubos no conectados, los cuales difieren en longitud dependiendo de su localización en la planta. Sin embargo, para los términos comúnmente aplicados como "ducto" y "canal", los autores adoptaron el término "reservorio" para ambos tipos, debido a que es un término neutral independientemente de la longitud, ramificación e interconexión celular, lo cual implica más adecuadamente el almacenaje de un fluido. Muchos taxa de Asteraceae han sido sujetos a análisis químico y se ha notado una gran variación entre productos secretados y esto sugiere que la considerable variación morfológica y anatómica también existe entre las cavidades secretoras. Por esta razón proponen que el conocimiento de los espacios secretores al igual que sus contenidos, podrían ser usados en la discusión de su función o de su filogenia (Lersten y Curtis, 1988).

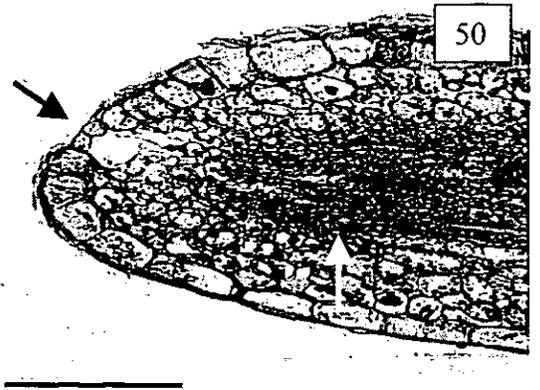
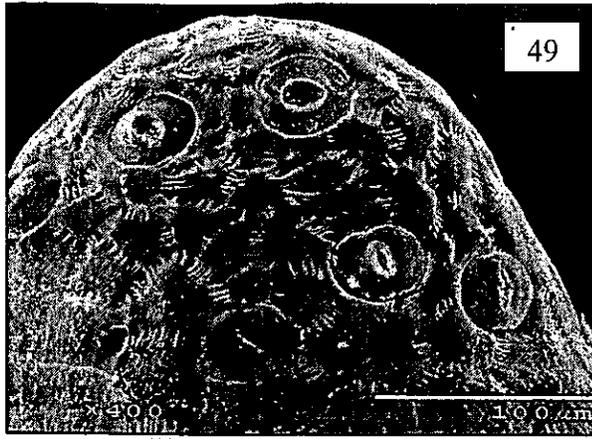
Un hecho interesante respecto a los productos secretados es el que sucede en *Holocarpa*, donde la ausencia de cavidades secretoras en las hojas y brácteas puede estar correlacionada con la variedad y abundancia de tricomas glandulares, los cuales aparentemente secretan el mismo tipo de sustancia parecida a resina, tal como lo hacen los canales (Carlquist, 1959b).

En este trabajo, aún cuando se realizaron las pruebas histoquímicas para detectar la presencia de aceites y proteínas en las cavidades secretoras, estas resultaron negativas. Los probables contenidos posiblemente se perdieron en el proceso de fijación y procesamiento del material.

Los hidátodos han sido reportados como raros en las Asteraceae (Metcalf y Chalk, 1988) pero en el trabajo realizado por Lersten y Curtis (1985) se demuestra que estos son comunes en la familia; en todas las especies que conforman a la sección *Mulgediifolii* los hidátodos están presentes. Una explicación a la presencia de los hidátodos es la que proporciona Mauseth (1988), al indicar que las raíces podrían absorber grandes cantidades de agua forzándola a ascender por el tallo y si la cantidad de agua fuera excesiva podría inundar y dañar el tejido; por lo tanto, los hidátodos al ser orificios permitirían la descarga de esta agua. Los márgenes de la hoja presentan la estructura anatómica típica de un hidátodo funcional (Lersten y Curtis, 1985) pero no se cuentan con reportes sobre el exudado de agua en la sección *Mulgediifolii*; sin embargo, Villaseñor (com. pers.) menciona que el tallo del escapo floral (que es hueco), puede

estar lleno de agua y por lo tanto los hidátodos pueden cumplir la función anteriormente mencionada. Es importante señalar que existe un material ámbar en los tricomas marginales tipo B similar a una sustancia taninoide; la presencia de una sustancia taninoide en tricomas marginales e hidátodos ha sido reportada en *Pyrenacantha*, familia Icacinaceae (Villiers, 1973; Lucas 1968, citados en Metcalfe y Chalk, 1988) y en los hidátodos de *Caltha palustris* (Stevens 1956, citado en Metcalfe y Chalk, 1988), donde incluso llega a bloquear los poros cuando la hoja alcanza la madurez.

Villaseñor (1991) maneja que los dientes de algunas especies de la sección muestran una callosidad, la cual le confiere al diente un color ámbar y da nombre a una de las especies, *Senecio callosus*. Una situación así se reporta en algunas especies de *Escallonia* (Saxifragaceae), donde la cúspide laminar marginal (diente) está asociada con un hidátodo, y está provista de un grupo de pelos unicelulares y/o callosidad parenquimatosa, vagamente organizada y/o un bien organizado tricoma. Las células que comprenden a la callosidad y a los tricomas multicelulares están frecuentemente llenas con sustancias taninoides oscuras (Stern, 1974). La imagen presentada en el trabajo de Stern (1974, lámina 5) muestra una zona oscura que ocupa tejido parenquimático, el cual es independiente de la vascularización del diente. Font Quer (1982) define como callo a las "producciones más o menos endurecidas, y a veces de tonos claros". Como en *Senecio* sección *Mulgediifolii* no existe ese material endurecido en el ápice del diente, así como tampoco tejido parenquimático lleno de sustancias taninoides, sino que es la confluencia de tres haces (de tercer orden) en el diente lo que hace que se forme una masa de tejido vascular, esto nos hace considerar que no existe un callo.



**Figuras 49-51. Diente.** 49. *Senecio toluccanus*. Vista frontal, poros de gutación evidentes. 50. *S. toluccanus*. Corte transversal, hidátodo. Poro de gutación (flecha negra); confluencia de haces en el diente (flecha blanca). 51. *S. toluccanus*. Corte paradermal del diente. Confluencia de tres haces vasculares (flechas). 49, escala = 100  $\mu\text{m}$ ; 50, escala = 20  $\mu\text{m}$ ; 51, escala = 10  $\mu\text{m}$ .

## Especies de *Senecio* fuera de la sección *Mulgediifolii*

### EPIDERMIS ADAXIAL. SECCIÓN TRANSVERSAL.

**Cutícula** inconspicua, **ornamentada** dando la apariencia de crenaciones o estrías al microscopio óptico en *S. madrensis* y *S. toluccanus*. **Células epidérmicas** rectangulares y cuadradas; una sola capa de células; la pared periclinal externa es más engrosada que la interna excepto en *S. multidentatus* (cuadro 17). **Surcos** presentes sólo en *S. prionopterus* (cuadro 24). **Colénquima** de tipo laminar en la vena media que incluye a las células epidérmicas y 1-2 estratos celulares subyacentes. Colénquima tipo laminar presente también en la lámina pero como puentes asociados a los haces vasculares mayores exceptuando a *S. madrensis*, *S. prionopterus* y *S. toluccanus* (cuadro 24). En *S. madrensis*, las células que están en la superficie adaxial del haz se diferencian de las células de empalizada, pero no están engrosadas para conformar un colénquima.

Cuadro 24. Caracteres de la lámina para la región media de la hoja observados en sección transversal. Especies no miembros de la sección *Mulgediifolii*.

ESPECIES	PRESENCIA DE SURCOS		COLÉNQUIMA ASOCIADO A LOS HACES VASCULARES		CRISTALES	CAVIDADES SECRETORAS
	ADAXIAL	ABAXIAL	ADAXIAL	ABAXIAL		ABAXIAL
<i>S. madrensis</i>	Ausentes	Ausentes	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente
<i>S. multidentatus</i>	Ausentes	Ausentes	Presente	Presente	Ausente	Presente
<i>S. prionopterus</i>	Presentes	Presentes	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente
<i>S. toluccanus</i>	Ausentes	Ausentes	Ausente	Ausente	Ausente	Presente

**Estomas**, cuando presentes, al nivel de las restantes células epidérmicas, ausentes en *S. toluccanus* (cuadro 20). Todos ellos con **labios cuticulares** externos pequeños. **Cámara subestomática** presente para todas las especies. **Tricomas** no glandulares, individuales, multicelulares, uniseriados; tricomas **homogéneos**; **pie** del tricoma no modificado. El **grosor** de la pared del pie es delgada para todas las especies (cuadro 18). La **longitud del pie** no se reporta por el grado de colapsamiento del mismo lo cual hizo difícil su medición. El **tipo** de tricoma varió de acuerdo con su posición en la hoja. Los tipos de tricomas encontrados en esta superficie son dos y una variante (cuadro 25):

**Tricomas glandulares**: son aquellos que presentaron restos citoplasmáticos; además de contenidos de color ámbar en las células apicales, similares a taninos.

Se encontró otra variante del tipo B denominada variante B<sub>3</sub> (su apariencia corresponde al tipo B aunque no presentan contenidos color ámbar en las células apicales).

**Variante B<sub>3</sub>:** tricomas con células basales pequeñas seguidas por células uniformemente alargadas, célula apical redondeada (figura 40).

**Tricomas no glandulares:** este tipo de tricomas únicamente presentó restos de citoplasma.

**Tipo G:** anteriormente descrito.

**Tipo H:** anteriormente descrito.

Los tricomas del tipo H no presentaron en la pared oblicua de sus células apicales, una estructura similar a una placa de perforación escalariforme, lo cual difiere de los tricomas del mismo tipo encontrados en la sección *Mulgediifolii*.

#### **EPIDERMIS ABAXIAL. SECCIÓN TRANSVERSAL.**

**Cutícula** inconspicua, **ornamentada** con apariencia de estrías al microscopio óptico, presentes únicamente en *S. toluccanus*. **Células epidérmicas** rectangulares y cuadradas; una sola capa de células aunque la pared tangencial externa es más engrosada que la interna en *S. madrensis* y *S. toluccanus* (cuadro 17). **Surcos** sólo en *S. prionopterus*, aunque no tan profundos como en las especies de la sección *Mulgediifolii* (cuadro 24). **Colénquima** de tipo laminar en la vena media que incluye a las células epidérmicas y 1-2 estratos celulares subyacentes. Colénquima laminar presente también en la lámina pero como puentes asociados a los haces vasculares en *S. multidentatus* (cuadro 24). **Estomas** anomocíticos siempre presentes. Su posición con respecto a la superficie fue a nivel con las células epidérmicas (cuadro 20). Todos ellos con **labios cuticulares** externos pequeños. **Cámara subestomática** presente. **Tricomas glandulares** y no glandulares, individuales, multicelulares, uniseriados; tricomas **homogéneos**; **pie** del tricoma no modificado. El **grosor** de la pared del pie del tricoma, así como una o dos células más es gruesa en *S. madrensis*, el resto de las especies tienen paredes delgadas (cuadro 18). La **longitud del pie** en *S. madrensis* es variable denominándose pie corto cuando la media de su longitud es de 62 µm (35-80 µm) y pie largo cuando es de 128 µm (100-175 µm), siendo este último más frecuente; para el resto de las especies sólo se

presentó un tipo de pie pero con longitudes variables (cuadro 18). En *S. toluccanus* no fue posible medir el pie del tricoma porque siempre se encontró colapsado. Los tricomas pueden presentar modificaciones en su **plano de división**, los cuales son laterales y provocan que en ciertas regiones a lo largo del tricoma se presenten dos series de células; este tipo de división es ocasional y sólo se observó en una especie (cuadro 19). El tipo de tricoma es variable de acuerdo con su posición en la hoja. Los tipos de tricomas encontrados en esta superficie son tres y dos variantes (cuadro 25):

**Tricomas glandulares:** son aquellos que presentaron restos citoplasmáticos además de contenidos de color ámbar en las células apicales, similares a taninos.

**Tipo B:** anteriormente descrito.

Se encontraron dos variantes del tipo B denominándose B<sub>1</sub> y B<sub>3</sub>, descritos anteriormente.

**Tricomas no glandulares:** este tipo de tricomas únicamente presentaron restos de citoplasma.

**Tipo G:** anteriormente descrito.

**Tipo H:** anteriormente descrito.

**Cuadro 25.** Tipos de tricomas y su ubicación en las diferentes zonas de la hoja observados en sección transversal. Abajo se indica la ornamentación de los mismos vista a través del microscopio electrónico de barrido para la región media de la hoja. Especies no miembros de la sección *Mulgediifolii*.

ESPECIES	TIPOS DE TRICOMAS Y ORNAMENTACIÓN					
	SUPERFICIE ADAXIAL			SUPERFICIE ABAXIAL		
	VENA MEDIA	LÁMINA	MARGEN	VENA MEDIA	LÁMINA	MARGEN
<i>S. madrensis</i>	G, H Ausente	H Ausente	Ausente	B Papilas G Ausente	G Ausente	B Papilas
<i>S. multidentatus</i>	G Papilas	G Papilas	Ausente	G Papilas	G Papilas	B, B <sub>1</sub> Papilas
<i>S. prionopterus</i>	G Rastros de papilas	G Rastros de papilas	G Rastros de papilas	G Ausente	G Ausente	B, G Ausente
<i>S. toluccanus</i>	Ausente	B <sub>3</sub> Ausente	Ausente	B <sub>3</sub> Ausente	B <sub>3</sub> Ausente	Ausente

Se observa una amplia variabilidad de formas en los tricomas aunque en menor número con respecto a la sección *Mulgediifolii*. Los tricomas generalmente están

compuestos de 5 a 7 células para los tipos G y H encontrados en la superficie abaxial; los tricomas del tipo B, principalmente aquellos que se encuentran en el margen pueden estar compuestos por 7 a 9 células y la variante B<sub>1</sub> hasta por 10 células. Los tricomas de los tipos G y H de la superficie abaxial, en los que la última o dos últimas células son elongadas y sinuosas provoca que formen un enmarañado tomento en *S. madreensis* y *S. prionoapterus*.

El tipo G es el tricoma común a todas las especies, excepto *S. toluccanus*, donde la variante B<sub>3</sub> es exclusiva para esta especie. El tricoma tipo B y sus variantes son más comunes hacia los márgenes (con excepción de la variante B<sub>3</sub> que sólo está presente en la lámina). El tipo H sólo está presente en *S. madreensis*; carece en la pared oblicua de las células apicales de la estructura similar a una placa de perforación escalariforme, lo cual difiere de los tricomas del mismo tipo de la sección *Mulgediifolii*.

Debido a que no se realizaron pruebas histoquímicas, no se detectaron al microscopio óptico posibles contenidos, a excepción de los restos del citoplasma ya mencionado en la descripción y a los contenidos que por su aspecto son similares a taninos.

#### MESOFILO.

Bajo la epidermis adaxial siempre se presentan dos a tres estratos de **parénquima** en empalizada e inmediatamente bajo éste, un parénquima esponjoso con grandes espacios aéreos (figura 28). Ambos tipos de parénquima presentan abundantes cloroplastos. Al nivel de la zona central, el parénquima esponjoso es más compacto y hacia la superficie abaxial hay una proyección de células parenquimáticas formando una **quilla**, la cual se presenta en todas las especies exceptuando a *S. toluccanus* (figura 31; cuadro 26). Ausencia de **crisales** (cuadro 24). Aún cuando se realizó la prueba histoquímica para detectar la presencia de aceites y proteínas estas resultaron negativas; los probables contenidos se perdieron posiblemente en el proceso de fijación y procesamiento del material.

#### HACES VASCULARES.

Todos los **haces** vasculares son del tipo colateral. El **número de haces** que conforman la vena media es variable (cuadro 26). En ambos extremos de los haces de la vena media existe una cubierta de colénquima (no hay fibras). **Vaina del haz**

parenquimática evidente, sobre todo en la transparentación de la hoja. **Cavidades secretoras** presentes en los haces de la lámina en posición abaxial (cuadro 24), también están presentes en los haces de la vena media (cuadro 26). Usualmente tienen un epitelio uniseriado el cual no ocluye la cavidad; contenidos no evidentes.

**Cuadro 26. Caracteres de la vena media de la región media de la hoja, observados en sección transversal. Especies no miembros de la sección *Mulgediifolii*.**

ESPECIES	NÚMERO DE HACES VASCULARES	PRESENCIA DE QUILLA	CAVIDADES SECRETORAS ABAXIALES
<i>S. madrensis</i>	5	Presente	Ausentes
<i>S. multidentatus</i>	5	Presente	Ausentes
<i>S. prionoapterus</i>	3	Presente	Presentes
<i>S. toluccanus</i>	5 - 7	Ausente	Presentes

#### **DIENTE.**

El margen foliar presenta proyecciones denominadas dientes. Cada diente está atravesado por un haz vascular central y dos laterales, los cuales se fusionan formando un haz central masivo el cual no llega al margen del diente (figura 51); en *S. madrensis* y *S. multidentatus* es más evidente este engrosamiento. Hidátodos siempre marginales, usualmente sobre el diente. Las células de parénquima que están inmediatas a la terminación del xilema son más pequeñas que el resto y son de forma más o menos lobuladas y conforman el llamado **epitema**. **Poros de gutación** presentes, delimitados por células semejantes a las oclusivas de los estomas, pero de menor tamaño y redondeadas (figura 50).

## D. Microscopía electrónica de barrido

### *Senecio* sección *Mulgediifolii*

#### 1.- RELIEVE DE LA PARED CELULAR EXTERNA.

##### ORNAMENTACIÓN DE LA CUTÍCULA.

En la superficie adaxial de la lámina se presentaron papilas con dos variantes: **papilas solitarias** (figura 58), o bien **papilas agrupadas** (figura 59). También fue evidente otro tipo de ornamentación, **estriás finas** presentes sólo en *S. jacalensis* (figura 56). Sin ornamentación evidente en *S. roseus* (cuadro 27). La densidad de papilas por célula es variable.

Cuadro 27. Ornamentación y depositación de cera de las células epidérmicas en la región media de la hoja, observadas superficialmente en el microscopio electrónico de barrido para *Senecio* sección *Mulgediifolii*.

ESPECIES	CÉLULAS EPIDÉRMICAS, ORNAMENTACIÓN		CÉLULAS EPIDÉRMICAS, DEPOSITACIÓN DE CERA	
	ADAXIAL	ABAXIAL	ADAXIAL	ABAXIAL
<i>S. bracteatus</i>	Papilas solitarias	Papilas solitarias	No continua	No continua
<i>S. callosus</i>	Papilas solitarias	Papilas solitarias	No continua	Ausente
<i>S. conzattii</i>	Papilas solitarias	Ausente	No continua	Ausente
<i>S. deformis</i>	Papilas solitarias	Papilas solitarias	No continua	Ausente
<i>S. doratophyllus</i>	Papilas solitarias	Papilas solitarias	Ausente	Ausente
<i>S. godmanii</i>	Papilas solitarias	Ausente	Ausente	Ausente
<i>S. helodes</i>	Papilas solitarias	Papilas solitarias	Ausente	Ausente
<i>S. iodanthus</i>	Papilas solitarias	Papilas solitarias	No continua	Ausente
<i>S. jacalensis</i>	Estriás finas	Estriás finas	Ausente	Capa continua
<i>S. mulgediifolius</i>	Papilas solitarias	Papilas solitarias	Capa continua	Ausente
<i>S. orizabensis</i>	Papilas solitarias	Estriás finas	Capa continua	Ausente
<i>S. polypodioides</i>	Papilas agrupadas	Papilas agrupadas	No continua	Capa continua
<i>S. roseus</i>	Ausente	Ausente	No continua	Ausente
<i>S. runcinatus</i>	Papilas solitarias	Papilas solitarias	Capa continua	Ausente

En la superficie abaxial también se presentaron papilas con dos variantes: **papilas solitarias**, o bien **papilas agrupadas**. Otro tipo de ornamentación evidente fue

la presencia de **estrias finas** en *S. jacalensis* y *S. orizabensis*. Sin ornamentación evidente en *S. conzattii*, *S. godmanii* y *S. roseus* (cuadro 27).

También fue considerada la ornamentación del diente, siendo observado siempre en vista frontal. En la **superficie adaxial** es evidente la presencia de **pliegues intercelulares** cruzando los límites anticlinales de las células epidérmicas, en ángulo recto, existiendo una porción central bien definida, ausentes en *S. helodes* (cuadro 28).

Cuadro 28. Ornamentación en dientes, observados en vista frontal en el microscopio electrónico de barrido para *Senecio* sección *Mulgediifolii*.

ESPECIES	PRESENCIA DE PLIEGUES INTERCELULARES		ORNAMENTACIÓN DE LA SUPERFICIE ADAXIAL		ORNAMENTACIÓN DE LA SUPERFICIE ABAXIAL	
	ADAXIAL	ABAXIAL	CÉLULAS APICALES	CÉLULAS BASALES	CÉLULAS APICALES	CÉLULAS BASALES
<i>S. bracteatus</i>	Presentes	Presentes	Ausente	Papilas solitarias	Estrías gruesas	Papilas agrupadas
<i>S. callosus</i>	Presentes	Ausentes	Ausente	Ausente	Papilas solitarias	Papilas solitarias
<i>S. conzattii</i>	Presentes	Presentes	Ausente	Papilas agrupadas	Ausente	Papilas agrupadas
<i>S. deformis</i>	Presentes	Presentes	Papilas solitarias	Papilas agrupadas	Papilas solitarias	Papilas agrupadas
<i>S. doratophyllus</i>	Presentes	Presentes	Ausente	Papilas agrupadas	No observado	No observado
<i>S. godmanii</i>	Presentes	Presentes	Ausente	Papilas solitarias	Papilas solitarias	Papilas solitarias
<i>S. helodes</i>	Ausentes	Presentes	Ausente	Papilas solitarias	Papilas solitarias	Papilas solitarias
<i>S. iodanthus</i>	Presentes	Ausentes	Ausente	Papilas solitarias	Ausente	Papilas solitarias
<i>S. jacalensis</i>	Presentes	Presentes	Papilas agrupadas	Estrías finas	Ausente	Ausente
<i>S. mulgediifolius</i>	Presentes	Presentes	Ausente	Estrías gruesas	Ausente	Estrías gruesas
<i>S. orizabensis</i>	Presentes	Presentes	Estrías gruesas	Papilas agrupadas	Papilas agrupadas	Papilas agrupadas
<i>S. polypodioides</i>	Presentes	Presentes	Ausente	Papilas agrupadas	Ausente	Papilas agrupadas
<i>S. roseus</i>	Presentes	Presentes	Papilas agrupadas	Papilas solitarias	Ausente	Papilas solitarias
<i>S. runcinatus</i>	Presentes	Presentes	Ausente	Papilas agrupadas	Ausente	Papilas solitarias

La ornamentación de la cutícula varía de acuerdo con su posición en el diente. Las **células apicales** del diente (cercanas al borde) presentaron las siguientes condiciones: a) ornamentación ausente; b) papilas solitarias; c) papilas agrupadas y d)

estrías gruesas (cuadro 28).

La ornamentación de las **células basales** del diente (que se dirigen hacia la lámina) presentó las siguientes condiciones: **a)** ornamentación ausente; **b)** papilas solitarias; **c)** papilas agrupadas; **d)** estrías gruesas y **e)** estrías finas (cuadro 28).

En la **superficie abaxial** de los dientes también fue evidente la presencia de **pliegues intercelulares** cruzando los límites de las células epidérmicas, en ángulo recto, ausentes en *S. callosus* y *S. iodanthus* (cuadro 28). La ornamentación de la cutícula varió de acuerdo a su posición en el diente. Para las **células apicales** del diente se presentaron las siguientes condiciones: **a)** ornamentación ausente; **b)** papilas solitarias; **c)** papilas agrupadas y **d)** estrías gruesas (cuadro 28).

La ornamentación de las **células basales** del diente presentó las siguientes condiciones: **a)** ornamentación ausente; **b)** papilas solitarias; **c)** papilas agrupadas y **d)** estrías gruesas (cuadro 28).

La ornamentación del diente para la superficie abaxial de *S. doratophyllus* no fue observada.

## 2.- ORNAMENTACIÓN DE LOS TRICOMAS.

En la **superficie adaxial** de la lámina la ornamentación en el **pie** del tricoma puede variar de acuerdo con el tipo de tricoma; así, para los tricomas de los tipos G, H y la variante A<sub>1</sub> se encontraron las siguientes condiciones: **a)** ausente y **b)** papilas (cuadro 22).

Para los tricomas del tipo B, que se presentan preferentemente en el margen y dientes, se encontraron las siguientes condiciones: **a)** papilas solitarias y **b)** papilas que se unen y dan la apariencia de estrías gruesas (cuadro 22).

En la **superficie abaxial** de la lámina la ornamentación del **pie** del tricoma puede variar de acuerdo con el tipo de tricoma, siendo aquí más variable que en la superficie adaxial. En una misma especie puede repetirse más de una forma de ornamentación y esto se debe a que corresponden a dos o más tipos de tricomas, las condiciones observadas fueron: **a)** ausente; **b)** papilas y **c)** papilas y estrías (cuadro 22).

## 3.- SECRECIONES EPICUTICULARES: CERAS.

Se encontraron diferentes formas en la depositación de las ceras para la lámina. En la **superficie adaxial** fueron: **a)** ausente o no evidente; **b)** como capa continua y **c)** como

capa no continua que en ciertos puntos se fractura y en estas zonas la cera semeja placas o escamas (cuadro 27).

En la **superficie abaxial** fue: **a)** ausente o no evidente; **b)** como capa continua y **c)** como capa no continua que en ciertos puntos se fractura y en estas zonas la cera semeja placas (cuadro 27; figuras 52, 53).

En los **tricomas** de la **superficie adaxial** la cera se encontró depositada en manchones en *S. bracteatus*, *S. callosus*, *S. deformis*, *S. iodanthus*, *S. jacalensis* y *S. roseus*; en el resto de las especies no fue evidente (cuadro 29; figura 54).

Los **tricomas** de la **superficie abaxial** no presentaron cera, excepto en *S. jacalensis* y algunos tricomas de la vena media de *S. polypodioides*, la cual se encontró depositada en manchones (cuadro 29; figura 54).

**Cuadro 29.** Forma de la depositación de cera sobre los tricomas en vista superficial, observados al microscopio electrónico de barrido para las hojas basales de *Senecio* sección *Mulgediifolii*.

ESPECIES	TRICOMAS, FORMA DE DEPOSITACIÓN DE LA CERA	
	ADAXIAL	ABAXIAL
<i>S. bracteatus</i>	En manchones	Ausente
<i>S. callosus</i>	En manchones	Ausente
<i>S. konzattii</i>	Ausente	Ausente
<i>S. deformis</i>	En manchones	Ausente
<i>S. doratophyllus</i>	Ausente	Ausente
<i>S. godmanii</i>	Ausente	Ausente
<i>S. helodes</i>	Ausente	Ausente
<i>S. iodanthus</i>	En manchones	Ausente
<i>S. jacalensis</i>	En manchones	En manchones
<i>S. mulgediifolius</i>	Ausente	Ausente
<i>S. orizabensis</i>	Ausente	Ausente
<i>S. polypodioides</i>	Ausente	En manchones*
<i>S. roseus</i>	En manchones	Ausente
<i>S. runcinatus</i>	Ausente	Ausente

\*Sólo en algunos tricomas de la vena media, en el resto de la lámina ausente.

A partir de nuestras observaciones podemos notar que, aún cuando la lámina carece de ornamentación, los dientes de los márgenes están fuertemente ornamentados. Tal es el caso de *Senecio roseus*, que carece de ornamentación en la superficie adaxial y abaxial y de *S. konzattii* y *S. godmanii*, que carecen de ornamentación en la superficie abaxial. También puede suceder que la lámina esté ornamentada pero los dientes sólo

parcialmente ornamentados; por ejemplo, *S. callosus* presenta sólo la superficie adaxial del diente ornamentada y *S. jacalensis* sólo presenta ornamentación en la superficie abaxial del diente.

Pudo también observarse que la ornamentación del diente no necesariamente corresponde con la ornamentación de la lámina. Por ejemplo, en *S. conzattii*, *S. deformis*, *S. doratophyllus*, *S. orizabensis* y *S. runcinatus* en la superficie adaxial de la lámina se pueden presentar papilas solitarias y en las células basales del diente se encuentran papilas agrupadas, o en *S. mulgediifolius* se presentan papilas solitarias en la lámina pero estrías gruesas en las células basales del diente. Esta situación también se cumple en la superficie abaxial, en la cual se pueden presentar papilas solitarias en la lámina y en las células basales del diente son papilas agrupadas, como en *S. deformis*, o bien, se presentan estrías finas en la lámina y papilas agrupadas en las células basales del diente, como en *S. orizabensis*. En las otras especies no mencionadas se observa correspondencia entre la ornamentación laminar y las células basales del diente.

Una situación similar a la anterior, es la relacionada a la ornamentación del pie del tricoma, la cual no necesariamente se corresponde con la ornamentación laminar, pudiendo encontrarse en los primeros más de un tipo de ornamentación, esto es, no hay una ornamentación exclusiva para cada tipo de tricoma. Puede darse el caso de que la lámina esté ornamentada y el pie del tricoma carezca de ornamentación; por ejemplo para la superficie adaxial se pueden dar la siguientes situaciones: presencia de papilas solitarias en la lámina y pie del tricoma no ornamentado en *S. bracteatus*, *S. callosus*, *S. conzattii*, *S. doratophyllus*, *S. godmanii*, *S. helodes* (excepto los tricomas B<sub>1</sub>), *S. iodanthus*, *S. mulgediifolius*, *S. polypodioides* (excepto los tricomas tipo B), *S. runcinatus* (excepto tricomas B<sub>1</sub>), o bien, presencia de estrías en la lámina y pie del tricoma no ornamentado en *S. jacalensis*, aunque se da el caso de carecer de ornamentación tanto en la lámina como en el pie del tricoma, como en *S. roseus*.

La ornamentación laminar de la superficie abaxial puede diferir de la ornamentación del pie del tricoma en al menos uno de los tipos de tricomas presentes. Se da el caso de papilas solitarias en la lámina y papilas y estrías en el pie del tricoma en *S. callosus* (en tricomas tipo B), *S. deformis* (tricomas tipo B), *S. mulgediifolius* (tricomas

tipos B y B<sub>1</sub>), *S. runcinatus* (en todos los tricomas presentes). También se da el caso de ornamentación laminar en estrías finas y papilas en el pie de todos los tricomas presentes en *S. orizabensis*, o bien, ornamentación laminar en estrías finas y ornamentación del pie del tricoma ausente en *S. jacalensis*. Ausencia de ornamentación laminar y del pie del tricoma, excepto tricomas del tipo B en *S. conzattii*. Ausencia de ornamentación laminar y pie del tricoma ornamentado con papilas y estrías en todos los tipos de tricomas presentes en *S. roseus*. En las especies no mencionadas hay correspondencia entre la ornamentación laminar y la ornamentación del pie del tricoma.

La presencia de cera en las especies de *Senecio* sección *Mulgediifolii* no es evidente a simple vista o al microscopio óptico; sólo se hace evidente al microscopio electrónico de barrido. La distribución de cera epicuticular difiere entre las especies. La cera está ausente en la superficie adaxial en *S. helodes*, *S. jacalensis*, *S. doratophyllus* y *S. godmanii*. Para la superficie abaxial es más frecuente la ausencia de cera; aquí es interesante su presencia en *S. jacalensis* cuando está ausente en la superficie adaxial.

La cera sobre los tricomas es un carácter más común sobre la superficie adaxial que sobre la abaxial. Aún cuando la cera está presente sobre la lámina, no es común que se encuentre sobre los tricomas. Esta situación puede ser considerada como valiosa para la clasificación de angiospermas por arriba del nivel de superorden (Barthlott, 1990).

### **Discusión.**

Los estudios de microscopía electrónica de barrido revelan una gran diversidad de estructuras en la superficie epidérmica vegetal (Barthlott, 1981, 1990). Estos caracteres son poco afectados por las condiciones ambientales, lo que permite suponer que puedan ser utilizados en sistemática.

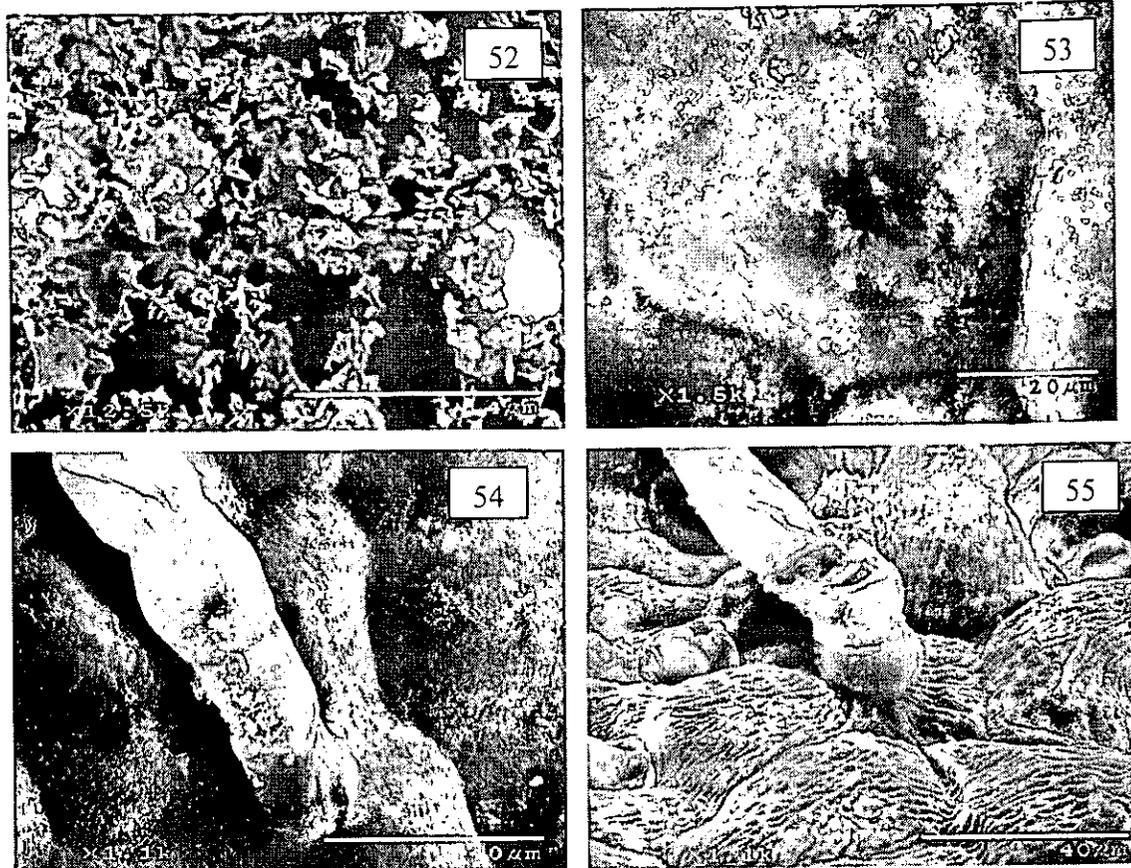
La alta diversidad de microcaracteres epidérmicos pueden estar relacionadas con funciones ecológicas especializadas. Algunas de las funciones ecológicas que tiene la ornamentación es el aspecto de transpiración e intercambio gaseoso. Células epidérmicas papilosas y un alto número de estomas pueden incrementar la transpiración en plantas higromórficas creciendo bajo condiciones húmedas. Densidad y exposición de estomas podrían ser vistas bajo el aspecto de facilitar o inhibir el intercambio gaseoso. Superficies rugosas pueden causar turbulencias en corrientes de aire laminar y así

incrementar la transpiración e intercambio gaseoso. El incremento de la superficie de turbulencia puede ser creado por una laboriosa ornamentación de los sobresalientes márgenes: ésta podría ser la razón para la fuerte ornamentación de las partes marginales de órganos foliares e incluso posiblemente las variables formas de los márgenes de las hojas macroscópicamente visibles, dentado y crenado, entre otros (Barthlott, 1990).

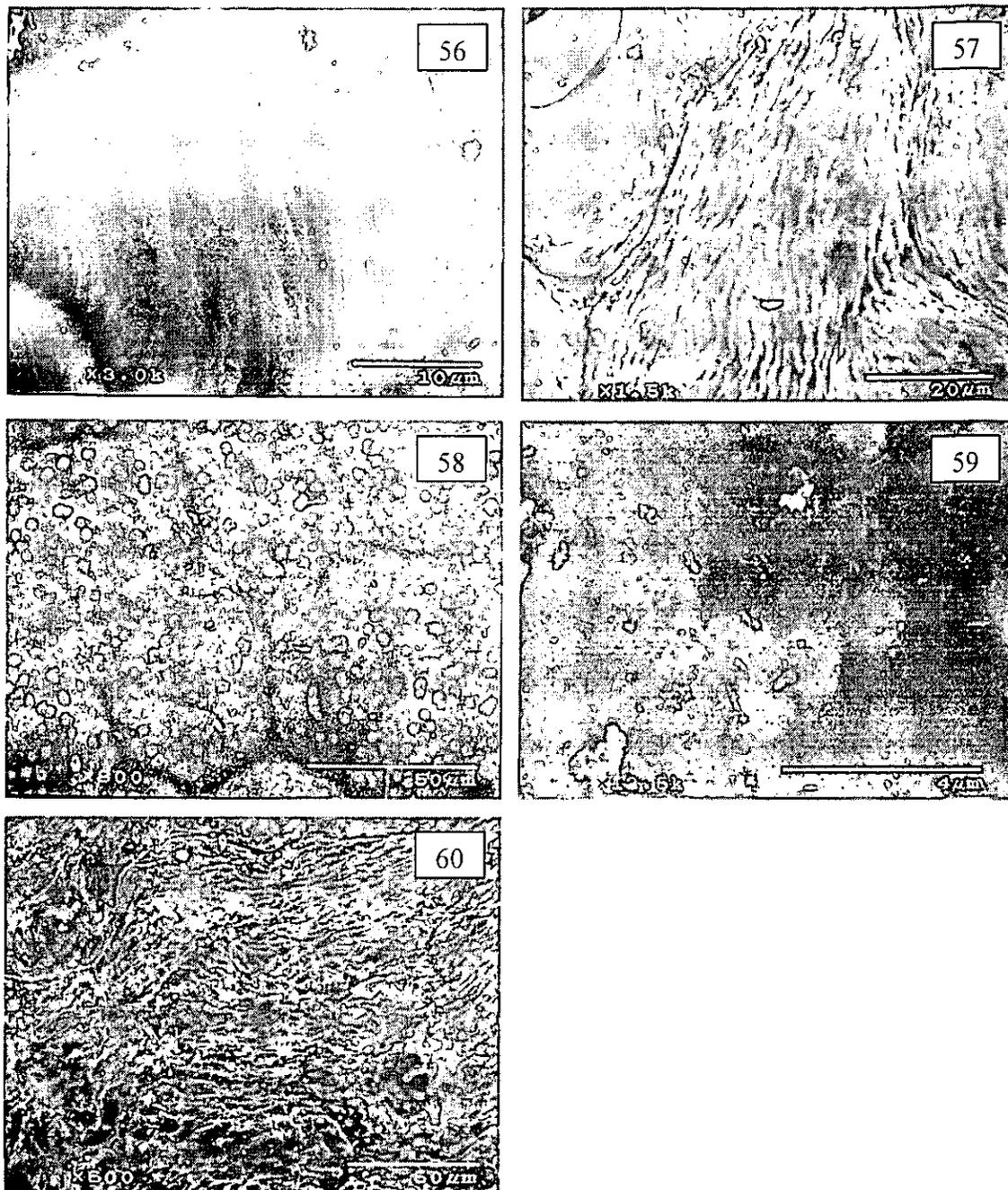
Otra función ecológica de la ornamentación es el control de la temperatura bajo insolación, ya que las rugosidades de la superficie, producto de la ornamentación, causan turbulencias y esto posiblemente incremente el intercambio termodinámico. El incremento de la temperatura de la superficie bajo insolación está también controlada por la microscópica cera cristalóide que altera las propiedades espectrales de las hojas e incrementa la reflexión de la entrada de radiación (Barthlott, 1990).

Además la cera puede desempeñar importantes funciones, tales como reducir la pérdida de agua por evaporación, prevenir la pérdida de nutrientes por lixiviación en las hojas, prevenir daños por congelación, regular la temperatura y la humedad en la superficie de la planta y absorber sustancias del exterior (Martin y Juniper, 1970; Hallam y Juniper, 1971; Holloway, 1971; Barthlott, 1981, 1990). La distribución de la cera así como su morfología pueden ser de valor diagnóstico (Metcalfé y Chalk, 1988).

Se asumió que la cera no se modifica con el ambiente; sin embargo, es necesario preguntar si los procesos de fijación y deshidratación empleados no alteraron la disposición de la misma. Esto es, probablemente provocaron su fragmentación o aglutinación, lo cual corresponde a los diferentes tipos aquí reportados. Como esta situación escapa de los objetivos planteados, es necesario realizar un estudio específico para la cera aplicando la metodología adecuada; esto es necesario por el valor que pueden tener en la taxonomía.



**Figuras 52-55. Epidermis, vista superficial.** 52. *S. madrensis*. Cera en escamas o placas, adaxial. 53. *S. madrensis*. Cera en manchones, abaxial. 54. *S. madrensis*. Epidermis abaxial, tricoma con cera en manchones. 55. *S. toluccanus*. Epidermis abaxial, tricoma sin cera. 52, escala = 4  $\mu\text{m}$ ; 53, escala = 20  $\mu\text{m}$ ; 54 y 55, escala = 40  $\mu\text{m}$ .



**Figuras 56-60. Epidermis, vista superficial.** 56. *Senecio jactalensis*. Estrías finas, adaxial. 57. *S. toluccanus*. Estrías gruesas, abaxial. 58. *S. helodes*. Papilas solitarias, adaxial. 59. *S. polypodioides*. Papilas agrupadas, abaxial. 60. *S. toluccanus*. Papilas agrupadas que dan la apariencia de estrías gruesas, adaxial. 56, escala = 10  $\mu\text{m}$ ; 57, escala = 20  $\mu\text{m}$ ; 58, escala = 50  $\mu\text{m}$ ; 59, escala = 4  $\mu\text{m}$ ; 60, escala = 50  $\mu\text{m}$ .

## Especies de *Senecio* fuera de la sección *Mulgediifolii*

### 1.- RELIEVE DE LA PARED CELULAR EXTERNA.

#### ORNAMENTACIÓN DE LA CUTÍCULA.

En la **superficie adaxial** de la lámina se presentaron papilas con dos variantes: **papilas solitarias**, o bien **papilas agrupadas**. Sin ornamentación evidente en *S. madrensis* (cuadro 30). La densidad de papilas por célula es variable.

En la **superficie abaxial** de la lámina se encontraron **estrías gruesas** en *S. toluccanus* (figura 57). Sin ornamentación evidente en el resto de las especies (cuadro 30).

Cuadro 30. Ornamentación y depositación de cera de células epidérmicas en la región media de la hoja, observadas superficialmente en el microscopio electrónico de barrido para las especies no miembros de la sección *Mulgediifolii*.

ESPECIES	CÉLULAS EPIDÉRMICAS, ORNAMENTACIÓN		CÉLULAS EPIDÉRMICAS, DEPOSITACIÓN DE CERA	
	ADAXIAL	ABAXIAL	ADAXIAL	ABAXIAL
<i>S. madrensis</i>	Ausente	Ausente	En manchones	Ausente
<i>S. multidentatus</i>	Papilas solitarias	Ausente	No continua	Ausente
<i>S. prionoapterus</i>	Papilas solitarias	Ausente	Ausente	Ausente
<i>S. toluccanus</i>	Papilas agrupadas	Estrías gruesas	No continua	Ausente

También fue considerada la ornamentación del **diente**, siendo observadas siempre en vista frontal. En la **superficie adaxial** es evidente la presencia de **pliegues intercelulares** cruzando los límites anticlinales de las células epidérmicas, en ángulo recto, existiendo una porción central bien definida, ausentes en *S. prionoapterus* (cuadro 31). La ornamentación de la cutícula varió de acuerdo con su posición en el diente. Para las **células apicales** del diente se tienen las siguientes condiciones: **a)** papilas solitarias; **b)** papilas agrupadas y **c)** estrías gruesas (cuadro 31).

La ornamentación de las **células basales** del diente presentó las siguientes condiciones: **a)** papilas solitarias; **b)** papilas agrupadas; **c)** papilas que se unen y dan la apariencia de estrías gruesas y **d)** estrías gruesas (figura 60).

En la **superficie abaxial** de los dientes también fue evidente la presencia de **pliegues intercelulares** (cuadro 31). La ornamentación de la cutícula varió de acuerdo

con su posición en el diente. Para las **células apicales** del diente se presentaron las siguientes condiciones: **a)** ornamentación ausente; **b)** papilas solitarias y **c)** papilas que se unen y dan la apariencia de estrías gruesas (cuadro 31).

La ornamentación de las **células basales** del diente presentó las siguientes condiciones: **a)** papilas solitarias; **b)** papilas agrupadas y **c)** estrías gruesas (cuadro 31).

**Cuadro 31.** Ornamentación en dientes, observados en vista frontal en el microscopio electrónico de barrido para las especies no miembros de la sección *Mulgediifolii*.

ESPECIES	PRESENCIA DE PLIEGUES INTERCELULARES		ORNAMENTACIÓN DE LA SUPERFICIE ADAXIAL		ORNAMENTACIÓN DE LA SUPERFICIE ABAXIAL	
	ADAXIAL	ABAXIAL	CÉLULAS APICALES	CÉLULAS BASALES	CÉLULAS APICALES	CÉLULAS BASALES
<i>S. madrensis</i>	Presentes	Presentes	Papilas agrupadas	Papilas y estrías	Papilas solitarias	Papilas agrupadas
<i>S. multidentatus</i>	Presentes	Presentes	Papilas solitarias	Papilas solitarias	Ausente	Estrías gruesas
<i>S. prionoapterus</i>	Ausentes	Presentes	Papilas solitarias	Papilas agrupadas	Papilas solitarias	Papilas solitarias
<i>S. toluccanus</i>	Presentes	Presentes	Estrías gruesas	Estrías gruesas	Papilas y estrías	Estrías gruesas

## 2.- ORNAMENTACIÓN DE LOS TRICOMAS.

En la **superficie adaxial** de la lámina la ornamentación en el **pie** del tricoma puede variar de acuerdo con el tipo de tricoma y entre los taxa; se observaron dos condiciones: **a)** ausente y **b)** papilas (cuadro 25).

En la **superficie abaxial** de la lámina la ornamentación en el **pie** del tricoma fue variable de acuerdo con el tipo de tricoma y taxon. Más de una forma de ornamentación puede repetirse para una misma especie y se debe a que corresponde a dos tipos de tricomas (cuadro 25); las condiciones observadas fueron: **a)** ausente: *S. madrensis*, *S. prionoapterus* y *S. toluccanus*; **b)** papilas: *S. madrensis* y *S. multidentatus*.

En *S. prionoapterus* las papilas son evidentes sólo a grandes ampliaciones (x 1100), razón por la cual en el cuadro 25 se denominaron como "rastros de papilas".

## 3.- SECRECIONES EPICUTICULARES: CERAS.

Para la lámina en la **superficie adaxial** se encontraron diferentes formas en la depositación de las ceras (cuadro 30): **a)** ausente o no evidente; **b)** como capa no continua que en ciertos puntos se fractura y en estas zonas la cera semeja placas (figura

52) y **c)** como capa no continua depositada en manchones (figura 53).

Para la lámina en la **superficie abaxial** se encontró la siguiente condición en la depositación de las ceras: **a)** ausente o no evidente (cuadro 30).

En los tricomas de la **superficie adaxial** la cera está depositada en manchones en *S. madrensis* y *S. multidentatus* (figura 54); en el resto de las especies no fue evidente (figura 55; cuadro 32).

**Cuadro 32.** Forma de depositación de cera sobre los tricomas en vista superficial, observados al microscopio electrónico de barrido para las hojas basales de las especies no miembros de la sección *Mulgediifolii*.

ESPECIES	TRICOMAS, FORMA DE DEPOSITACIÓN DE LA CERA	
	ADAXIAL	ABAXIAL
<i>S. madrensis</i>	En manchones	Ausente
<i>S. multidentatus</i>	En manchones	Ausente
<i>S. prionoapterus</i>	Ausente	Ausente
<i>S. toluccanus</i>	Ausente	Ausente

Los tricomas de la **superficie abaxial** no presentaron cera (cuadro 32). De los tricomas presentes en margen y dientes sólo se encontró cera en *S. multidentatus*.

Aquí también se observa que la lámina puede carecer de ornamentación; sin embargo, el margen está fuertemente ornamentado como es el caso de *S. madrensis*, tanto en la superficie adaxial como abaxial. También se da el caso de que la ornamentación de la lámina no corresponde a la ornamentación de las células basales del diente, como el caso de *S. prionoapterus* para la superficie adaxial, pues en la lámina se presentan papilas solitarias y en las células basales del diente hay papilas agrupadas. En *S. toluccanus* se presentan en la lámina papilas agrupadas y en el diente estrías gruesas. En la superficie abaxial se da la condición de epidermis no ornamentada, pero las células basales del diente presentan estrías gruesas, como en *S. multidentatus*, o papilas solitarias, como en *S. prionoapterus*.

Con respecto a la ornamentación laminar, no necesariamente se corresponde con la ornamentación del pie del tricoma. Aquí no hay tanta variación como con las especies de la sección *Mulgediifolii*.

Para la superficie adaxial la ornamentación laminar puede ser de papilas agrupadas y el pie del tricoma carece de ornamentación, como en *S. toluccanus*. En las

especies restantes hay correspondencia entre la ornamentación laminar y el pie del tricoma.

Para la superficie abaxial, se tienen las siguientes condiciones: ausencia de ornamentación laminar y ausencia de ornamentación del pie del tricoma, como en *S. madrensis* (excepto tricomas tipo B) y *S. prionoapterus*; ausencia de ornamentación laminar y papilas en el pie de todos los tricomas presentes, como en *S. multidentatus*; estrías gruesas en la lámina y ausencia de ornamentación del pie del tricoma, como en *S. toluccanus*.

La cera epicuticular es más común en la superficie adaxial, excepto en *S. prionoapterus* y está ausente en todas las especies en la superficie abaxial.

Los tricomas también presentan cera, pero sólo en la superficie adaxial en *S. madrensis* y *S. multidentatus*.

## E. Análisis fenético

### 1.- Análisis de conglomerados.

#### a) Primer análisis.

La figura 61 muestra el dendrograma resultado del análisis de conglomerados exclusivamente con base en los caracteres anatómico foliares para *Senecio* sección *Mulgediifolii* y las especies no miembros de la sección. El intervalo en los valores del coeficiente de distancia va de 0.990 a 1.53. La comparación entre la matriz cofenética y la matriz de distancia dio como resultado un coeficiente de correlación de 0.73.

En la figura 61 se observa la formación de un solo conglomerado a una distancia de 1.53 dentro del cual se pueden distinguir cinco agrupaciones, cada una con dos miembros, donde el mayor valor de similitud encontrado es el que poseen *S. doratophyllus* y *S. godmanii* y están agrupados a una distancia de 0.990; el segundo par similar es *S. callosus* y *S. multidentatus* y están agrupados a una distancia de 0.994; el tercer par similar es el formado por *S. helodes* y *S. prionopterus* y están agrupados a una distancia de 1.138; el cuarto par similar es el formado por *S. mulgediifolius* y *S. runcinatus* y están agrupados a una distancia de 1.243 y finalmente *S. roseus* y *S. madreensis* están agrupados a una distancia de 1.438. Es también evidente la formación de tres agrupaciones con tres miembros donde la asociación más cercana se establece entre *S. callosus*, *S. multidentatus* y *S. bracteatus*, agrupados a una distancia de 1.119; la siguiente asociación cercana se establece entre *S. doratophyllus*, *S. godmanii* y *S. orizabensis*, agrupados a una distancia de 1.321 y *S. mulgediifolius*, *S. runcinatus* y *S. conzattii* agrupados a una distancia de 1.363; *S. iodanthus* se encuentra asociado al grupo formado por *S. callosus*, *S. multidentatus* y *S. bracteatus*; finalmente dos taxa permanecen como taxa basales, *S. jacalensis* y *S. polypodioides*.

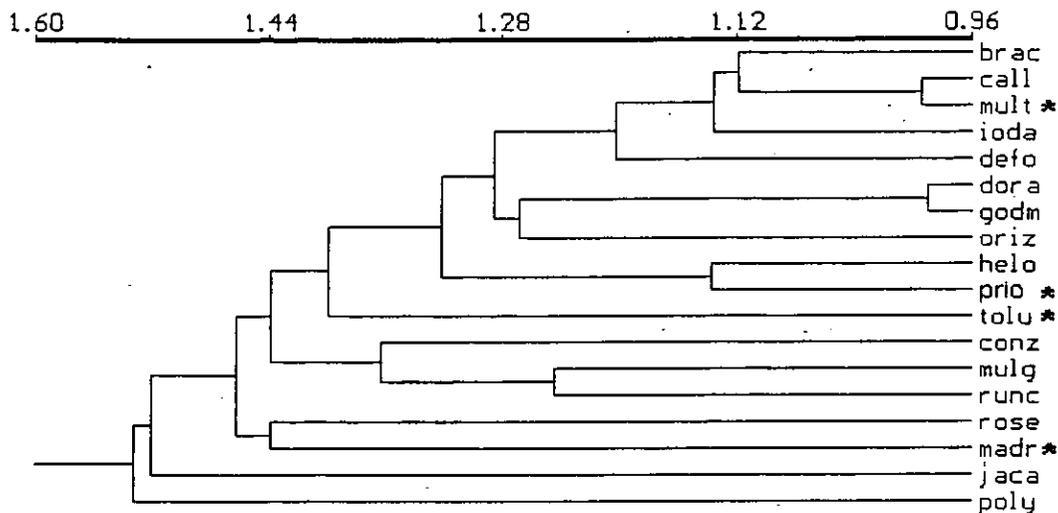


Figura 61. Dendrograma que muestra el agrupamiento de 18 UTOs, resultado del Análisis de Conglomerados (UPGMA) a partir de una matriz de Coeficiente de Distancia Taxonómica. El Coeficiente de Correlación Cofenética es igual a 0.73. Con base en los caracteres anatómicos para *Senecio* sección *Mulgediifolii* y las especies no miembros de la sección (\*).

#### b) Segundo análisis.

La figura 62 muestra el dendrograma resultado del análisis de conglomerados con base exclusivamente en los **caracteres anatómico foliares para los miembros de *Senecio* sección *Mulgediifolii*** (anexo III). El intervalo en los valores del coeficiente de distancia va de 1.030 a 1.544. La comparación entre la matriz cofenética y la matriz de distancia dio como resultado un coeficiente de correlación de 0.78.

El análisis de conglomerados agrupa a todos los taxa en un solo conglomerado, a una distancia de 1.54; en la figura 62 el mayor valor de similitud encontrado es el que poseen *S. doratophyllus* y *S. godmanii* y están agrupados a una distancia de 1.030. El segundo par similar es *S. callosus* y *S. iodanthus* y están agrupados a una distancia de 1.047. La siguiente asociación cercana se establece entre el par formado por *S. callosus*, *S. iodanthus* y *S. bracteatus* y se agrupan a una distancia de 1.111, *S. helodes* se encuentra relacionado al grupo anterior y se agrupan a una distancia de 1.248. Otro de los pares similares son el formado por *S. mulgediifolius* y *S. runcinatus* agrupados a una distancia de 1.248. *S. conzattii* se encuentra relacionado al par anterior y están agrupados a una distancia de 1.334.

*Senecio roseus*, *S. polypodioides* y *S. jacalensis* se mantienen como unidades independientes del resto de los taxa.

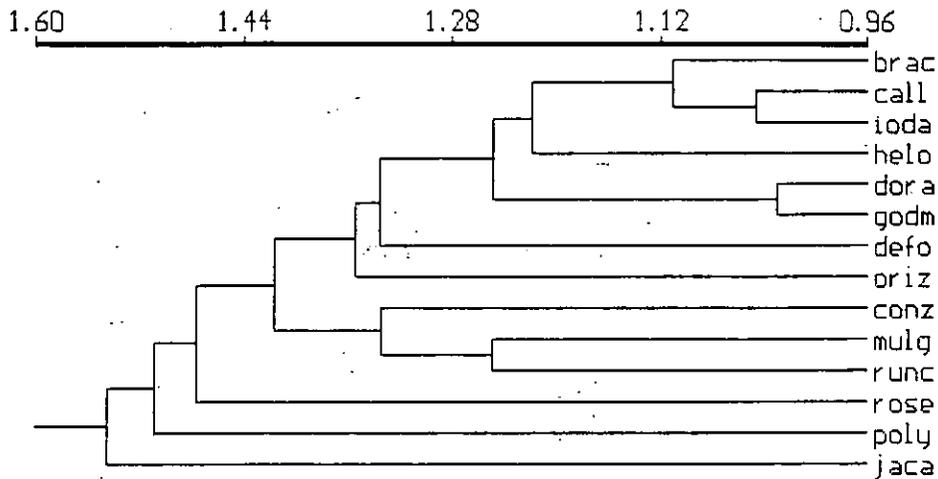


Figura 62. Dendrograma que muestra el agrupamiento de 14 UTOs, resultado del análisis de conglomerados (UPGMA) a partir de una matriz de Coeficiente de Distancia Taxonómica. El Coeficiente de Correlación Cofenética es igual a 0.78. Con base en caracteres anatómico foliares para *Senecio* sección *Mulgediifolii*.

### c) Tercer análisis.

La figura 63 muestra el dendrograma resultado del análisis de conglomerados con base en los caracteres anatómicos, morfológicos y flavonoides para *Senecio* sección *Mulgediifolii* y las especies no miembros de la sección (anexo V). El intervalo en los valores del coeficiente de distancia va de 0.863 a 1.511. La comparación entre la matriz cofenética y la matriz de distancia dio como resultado un coeficiente de correlación de 0.78.

En la figura 63 se observa la formación de dos conglomerados, en el conglomerado I se forman cinco agrupaciones, cada una con dos miembros. El mayor valor de similitud encontrado es el que poseen *S. doratophyllus* y *S. godmanii* y están agrupados a una distancia de 0.863; el segundo par similar es *S. callosus* y *S. iodanthus*, agrupados a una distancia de 0.939; el tercer par similar es el que forman *S. deformis* y *S. multidentatus* agrupados a una distancia de 1.018; el cuarto par similar es *S. mulgediifolius* y *S. runcinatus* y están agrupados a una distancia de 1.228; el quinto par similar es *S. madrensis* y *S. prionoapterus* agrupados a una distancia de 1.386; *S.*

*bracteatus* se encuentra relacionado al grupo formado por *S. callosus* y *S. iodanthus* y están agrupados a una distancia de 1.100. Para este primer conglomerado *S. toluccanus* es el taxa más basal.

El conglomerado II está formado por *S. helodes*, *S. jacalensis* y *S. roseus*, agrupados a una distancia de 1.469, siendo los dos primeros los que guardan mayor similitud.

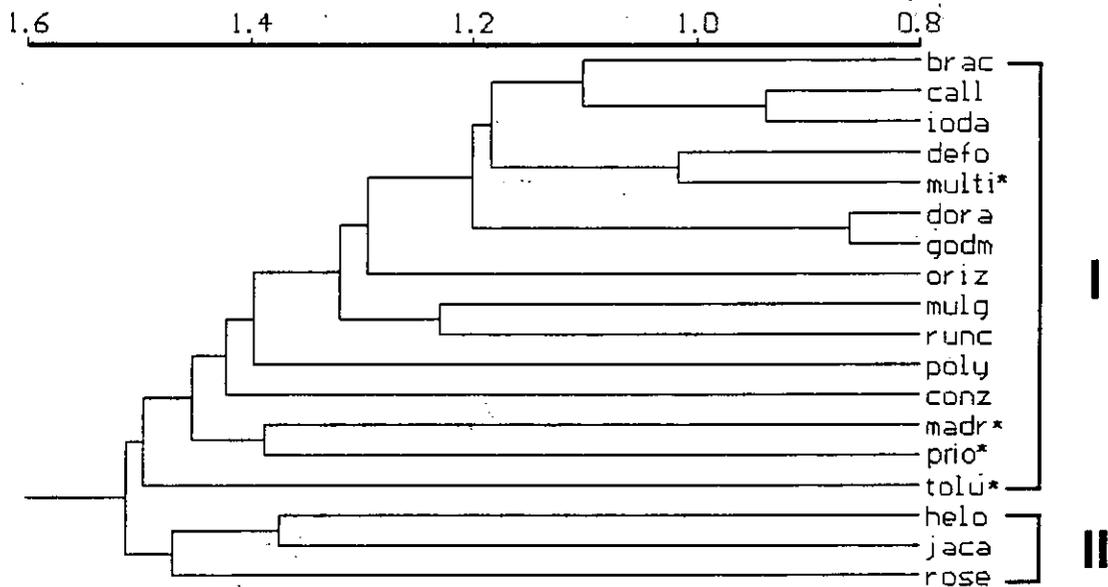


Figura 63. Dendrograma que muestra el agrupamiento de 18 UTOs, resultado del análisis de conglomerados (UPGMA) a partir de una matriz de Coeficiente de Distancia Taxonómica. El Coeficiente de Correlación Cofenética es igual a 0.78. Con base en caracteres anatómico foliares, morfológicos y flavonoides para *Senecio* sección *Mulgediifolii* y especies no miembros de la sección (\*).

#### d) Cuarto análisis.

La figura 64 muestra el dendrograma resultado del análisis de conglomerados con base en los caracteres anatómico foliares, morfológicos y flavonoides para *Senecio* sección *Mulgediifolii*, excluyendo las especies no miembros de la sección (anexo VI). El intervalo en los valores del coeficiente de distancia va de 0.932 a 1.533. La comparación entre la matriz cofenética y la matriz de distancia dio como resultado un coeficiente de correlación de 0.84.

El análisis de conglomerados muestra la conformación de dos conglomerados. El

conglomerado I está definido a una distancia de 1.434; en este grupo el mayor valor de similitud encontrado es el que poseen *S. doratophyllus* y *S. godmanii* y están agrupados a una distancia de 0.898. El segundo par similar es el formado por *S. callosus* y *S. iodanthus* y están definidos a una distancia de 0.932. La siguiente asociación cercana se establece entre el par formado por *S. callosus* y *S. iodanthus* con *S. bracteatus* a un valor de 1.071. Otro de los pares similares son el formado por *S. conzattii* y *S. runcinatus* que están definidos a una distancia de 1.338.

*Senecio polypodioides* y *S. orizabensis* se mantienen como los taxa más basales en este conglomerado.

El conglomerado II está constituido por *S. helodes*, *S. jacalensis* y *S. roseus* y están definidos a una distancia de 1.503. Aquí el par más similar es el formado por *S. helodes* y *S. jacalensis* agrupados a una distancia de 1.416.

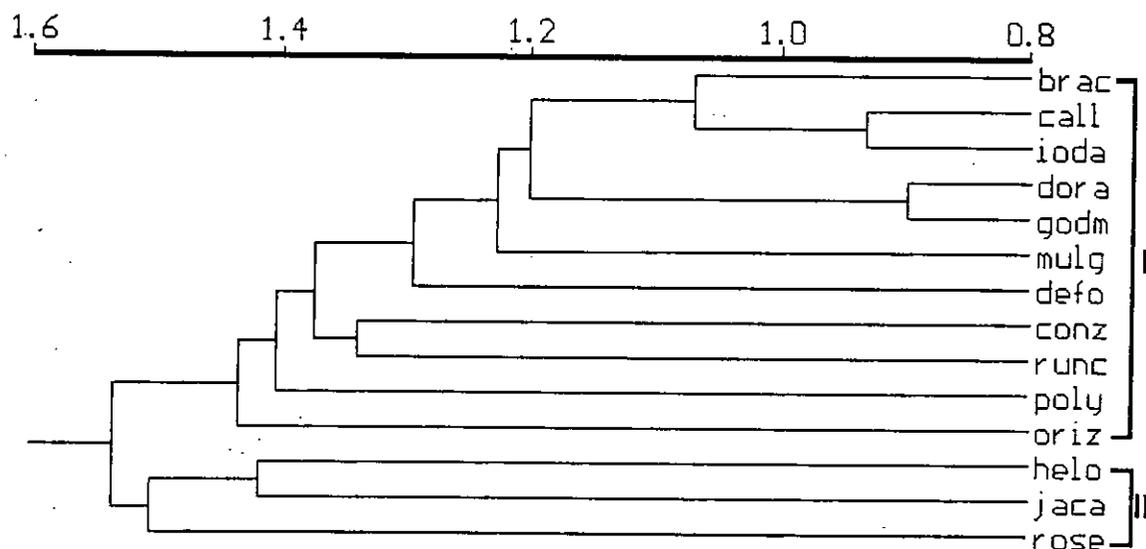


Figura 64. Dendrograma que muestra el agrupamiento de 14 UTOs, resultado del análisis de conglomerados (UPGMA) a partir de una matriz de Coeficiente de Distancia Taxonómica. El Coeficiente de Correlación Cofenética es igual a 0.84. Con base en caracteres anatómicos foliares, morfológicos y flavonoides para *Senecio* sección *Mulgediifolii*.

## 2.- Análisis de componentes principales.

A partir del análisis de componentes principales (ACP) se identificaron los caracteres más importantes que explican la agrupación de los taxa. Los resultados de los ACP son mostrados en las figuras 65-72.

**a) Primer análisis.**

En el cuadro 33 se presentan las cargas de los caracteres más importantes para los tres primeros componentes y el porcentaje de variación explicada por cada uno de los tres primeros componentes principales. Se aprecia que los tres componentes principales explican sólo el 36% de la variación.

**Cuadro 33.** Vectores característicos de los caracteres con mayor carga y porcentaje de variación explicada por cada uno de los tres primeros componentes principales para los caracteres anatómicos de todos los taxa.

	Componente		
	1	2	3
<b>% de varianza</b>	15	11	10
<b>% acumulado</b>	15	26	36
<b>Carácter</b>			
1	<b>0.83</b>	0.19	0.13
5	<b>0.82</b>	0.24	0.13
6	0.39	0.22	<b>-0.60</b>
9	0.46	<b>0.61</b>	0.14
18	<b>0.62</b>	-0.13	0.02
22	<b>0.61</b>	0.11	-0.32
33	0.43	<b>-0.6</b>	-0.43
37	-0.09	-0.28	<b>0.58</b>
42	0.38	<b>-0.59</b>	0.04
46	0.44	-0.23	<b>0.54</b>
50	0.06	<b>-0.8</b>	0.27
59	-0.12	<b>-0.63</b>	0.1
67	<b>0.77</b>	0.05	0.21
69	-0.21	0.24	<b>0.59</b>
71	-0.19	0.25	<b>0.58</b>

De los 72 caracteres estudiados, en el primer componente principal cinco de ellos contribuyen con mayor peso a explicar la variabilidad y corresponden a la forma de la

hoja (1), el patrón de venación de la región media (5), la ornamentación del pie del tricoma en el margen, superficie abaxial (67), al número de areolas con venas terminales tres veces ramificadas (18) y los límites de las paredes anticlinales de las células epidérmicas abaxiales (22). Todos los caracteres muestran una correlación positiva.

En el segundo componente los caracteres que más aportan para explicar la variabilidad son cinco y corresponden a la longitud del pie del tricoma de la superficie abaxial (50), la ornamentación de las células epidérmicas basales del diente, superficie adaxial (59), al ángulo de divergencia de las venas secundarias, región basal (9), la pared periclinal externa de las células epidérmicas, superficie abaxial (33) y la pared del pie del tricoma, superficie abaxial (42). A excepción del carácter 9 todos los demás muestran una correlación negativa.

En el tercer componente, los caracteres con mayor peso son cinco y corresponden al patrón de venación región basal (6), la depositación de cera en las células epidérmicas de la superficie abaxial (69), la posición de los estomas respecto a la superficie adaxial (37), la depositación de cera en los tricomas de la superficie abaxial (71) y al tipo de tricomas en la vena media de la superficie abaxial (46). A excepción del carácter 6 todos los demás muestran una correlación positiva.

Las figuras 65 y 66 representan gráficas bidimensionales con la proyección de las UTOs en los componentes 1 vs. 2 y 1 vs. 3, respectivamente.

En el primer componente (figura 65) no hay una clara separación del grupo, ya que se observa amplia y homogéneamente distribuido. Sin embargo, en el extremo positivo se observa que se ubican *S. konzattii*. y *S. runcinatus* agrupados por dos de los caracteres de mayor peso para este componente, como son la forma de la hoja pinnado-lobulada (carácter 1), carácter que también es compartido por *S. polypodioides*, y por el patrón de venación sin arcos en la región media de la hoja (carácter 5), aunque *S. polypodioides* comparte este mismo carácter con los dos anteriores.

El segundo componente mantiene un grupo homogéneo, distribuido cercanamente al cero. Sin embargo, hay una tendencia de *S. madrensis* a separarse debido a la longitud del pie del tricoma de la superficie abaxial (carácter 50), el cual es

el valor más grande (127  $\mu\text{m}$ ), el doble o más del doble de los valores para los otros taxa, carácter que tiene un alto valor de contribución en el segundo componente principal.

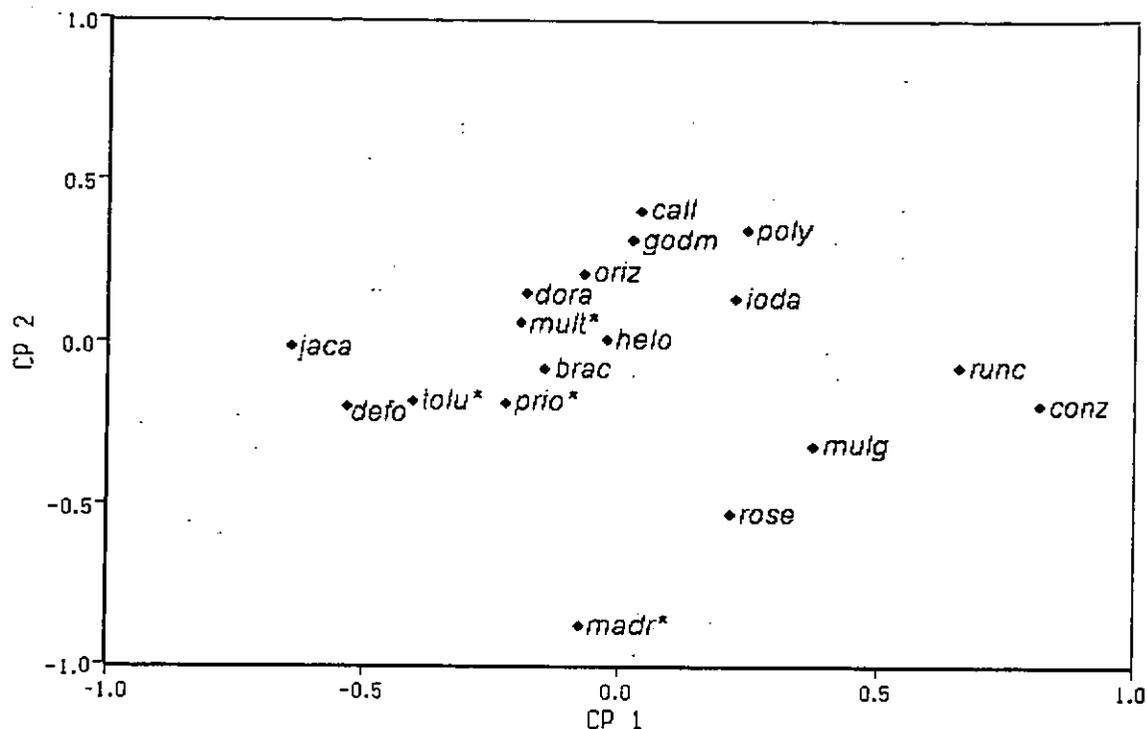


Figura 65. Representación de las UTOs en un espacio bidimensional de caracteres, dado por los dos primeros componentes principales (CP 1 vs. CP 2). A partir de caracteres anatómicos para *Senecio* sección *Mulgediifolii* y las especies no miembros de la sección (\*).

En la figura 66, el tercer componente exhibe una distribución más amplia de los taxa, sin mostrar ninguna tendencia de agrupación. Sin embargo, en los extremos se puede observar que para el extremo positivo se ubican *S. jacalensis* y *S. polypodioides* con una tendencia a separarse del resto de los taxa, debido a la depositación de cera en manchones en los tricomas de la superficie abaxial (carácter 71) y por la depositación de cera como capa continua en las células epidérmicas abaxiales (carácter 69); tales caracteres resultaron con alto valor de contribución en el componente tres. Pero se puede observar que éstas dos especies no están cercanamente asociadas, debido a otro de los caracteres con mayor peso, como es la vena media en la superficie abaxial, ya que *S. jacalensis* presenta tricomas del tipo B y de la variedad  $A_1$  mientras que *S. polypodioides*

presenta tricomas del tipo G y la variedad G<sub>1</sub>. Para el extremo negativo se ubica *S. toluccanus*, separado del resto de los taxa por ser el único taxon que presenta en la vena media hacia la superficie abaxial y tricomas de la variante B<sub>3</sub>.

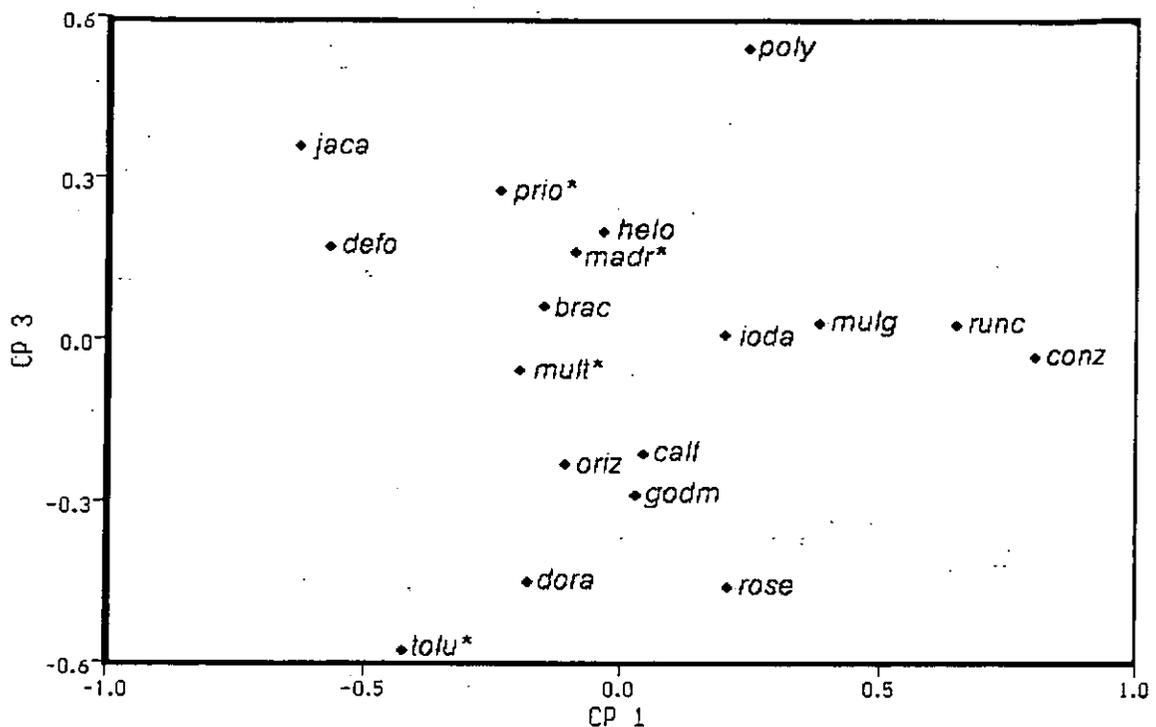


Figura 66. Representación de las UTOs en un espacio bidimensional de caracteres, dado por el primer y tercer componentes principales (CP1 vs. CP3). A partir de caracteres anatómicos para *Senecio* sección *Mulgediifolii* y las especies no miembros de la sección (\*).

### b) Segundo análisis.

A partir del segundo análisis de componentes principales, se presentan en el cuadro 34 las cargas de los caracteres más importantes para los tres primeros componentes y el porcentaje de variación explicada para cada uno de los tres componentes principales. Se aprecia que los tres componentes principales explican el 42% de la variación.

De los 72 caracteres estudiados, en el primer componente principal seis de ellos contribuyen a explicar la variabilidad y corresponden al patrón de venación de la región media (5), la forma de la hoja (1), los límites de las paredes anticlinales de las células epidérmicas abaxiales (22), a las cavidades secretoras abaxiales asociadas a los haces de la lámina (55), la ornamentación del pie de los tricomas del margen en la superficie abaxial (67) y la pared tangencial externa de las células epidérmicas abaxiales (33).

Todos los caracteres muestran una correlación positiva.

En el segundo componente los caracteres que más aportan para explicar la variabilidad son seis y corresponden a la depositación de cera en los tricomas de la superficie abaxial (71), la forma del ápice (2), la condición de los tricomas (27), la ornamentación del pie de los tricomas de la vena media de la superficie adaxial (62), al plano de división de los tricomas (49) y la depositación de cera en las células epidérmicas de la superficie abaxial (69). Todos los caracteres muestran una correlación positiva.

**Cuadro 34.** Vectores característicos de los caracteres con mayor carga y porcentaje de variación explicada por cada uno de los tres primeros componentes principales para los caracteres anatómicos de *Senecio* sección *Mulgediifolii*.

	Componente		
	1	2	3
<b>% de varianza</b>	18	13	11
<b>% acumulado</b>	18	31	42
<b>Carácter</b>			
1	<b>0.82</b>	0.40	0.13
2	0.31	<b>0.75</b>	-0.25
3	-0.22	0.32	<b>-0.57</b>
5	<b>0.87</b>	0.28	0.09
7	-0.07	0.24	<b>0.52</b>
22	<b>0.81</b>	0.13	-0.12
23	-0.44	0.55	<b>0.54</b>
27	0.02	<b>0.73</b>	-0.02
33	<b>0.69</b>	-0.05	-0.25
36	-0.43	0.09	<b>0.59</b>
46	0.34	0.16	<b>0.65</b>
49	0.11	<b>0.71</b>	-0.23
52	-0.02	-0.02	<b>-0.73</b>
55	<b>0.75</b>	0.06	0.00
62	-0.12	<b>0.72</b>	0.13
66	0.26	0.03	<b>-0.52</b>
67	<b>0.73</b>	0.39	0.11
69	-0.36	<b>0.71</b>	0.33
71	-0.30	<b>0.82</b>	0.29

En el tercer componente los caracteres con mayor peso son siete y corresponden al tipo de cristales (52), al tipo de tricomas de la vena media en la superficie abaxial (46), la presencia de estomas adaxiales (36), la forma de la base de la hoja (3), la ornamentación de la cutícula de las células epidérmicas adaxiales (23), al ángulo de divergencia de las venas secundarias en la región apical (7) y a la ornamentación del pie

de los tricomas de la lámina para la superficie abaxial (66). A excepción de los caracteres 3, 52 y 66 todos los demás muestran una correlación positiva.

Las figuras 67 y 68 corresponden con el análisis de conglomerados de la figura 63. En el primer componente (figura 67) no hay una clara separación del grupo, ya que se observa amplia y homogéneamente distribuido. Sin embargo, en el extremo positivo de la escala se observa que se ubican *Senecio conzattii* y *S. runcinatus* agrupados por los seis caracteres de mayor peso para este componente, aunque son compartidos con más de un taxa y son la forma de la hoja pinnado-lobulada (carácter 1, compartido por *S. polypodioides*), el patrón de venación sin arcos en la región media de la hoja (carácter 5, también compartido con *S. polypodioides*), los límites de las paredes anticlinales de las células epidérmicas abaxiales son mixtas (carácter 22, compartido con *S. polypodioides* y *S. roseus*), las cavidades secretoras en los haces vasculares de la lámina en posición abaxial (carácter 55), aunque en este carácter hay una tendencia a agrupar a los taxa que presentan este carácter hacia el extremo positivo de la escala y hacia el extremo negativo a los que carecen de ellas (aunque algunos taxa del extremo negativo de la escala que están distribuidos cercanamente al cero si presentan las cavidades como *S. callosus* y *S. godmanii*). En cuanto a la ornamentación del pie de los tricomas abaxiales del margen, en forma de papilas y estrías (carácter 67), comparten este carácter con *S. mulgediifolius* y *S. roseus* y finalmente la pared tangencial externa de las células epidérmicas abaxiales (carácter 33) es gruesa y también es compartida con *S. mulgediifolius* y *S. roseus*. Hacia el extremo negativo hay una tendencia a separarse de *S. deformis* y *S. jacalensis* y está dado por los límites regular curvados de las paredes anticlinales abaxiales y la ausencia de ornamentación del pie de los tricomas marginales de la superficie abaxial, aunque estos caracteres son compartidos con otros taxa.

El segundo componente mantiene un grupo homogéneo distribuido cercanamente al cero tanto en el extremo positivo como negativo de la escala; hay una tendencia a separarse tanto de *S. polypodioides* como de *S. jacalensis* y está dada por la depositación de cera en los tricomas de la superficie abaxial (carácter 71) en forma de manchones y por la depositación de cera en la epidermis abaxial (carácter 69) en forma continua, caracteres considerados con alto valor de contribución en este segundo componente

principal; sin embargo *S. polypodioides* se mantiene independiente de *S. jacalensis* por el ápice acuminado de la hoja y por la condición heterogénea en la distribución de los tricomas abaxiales, los tres restantes caracteres son compartidos con los otros taxa.

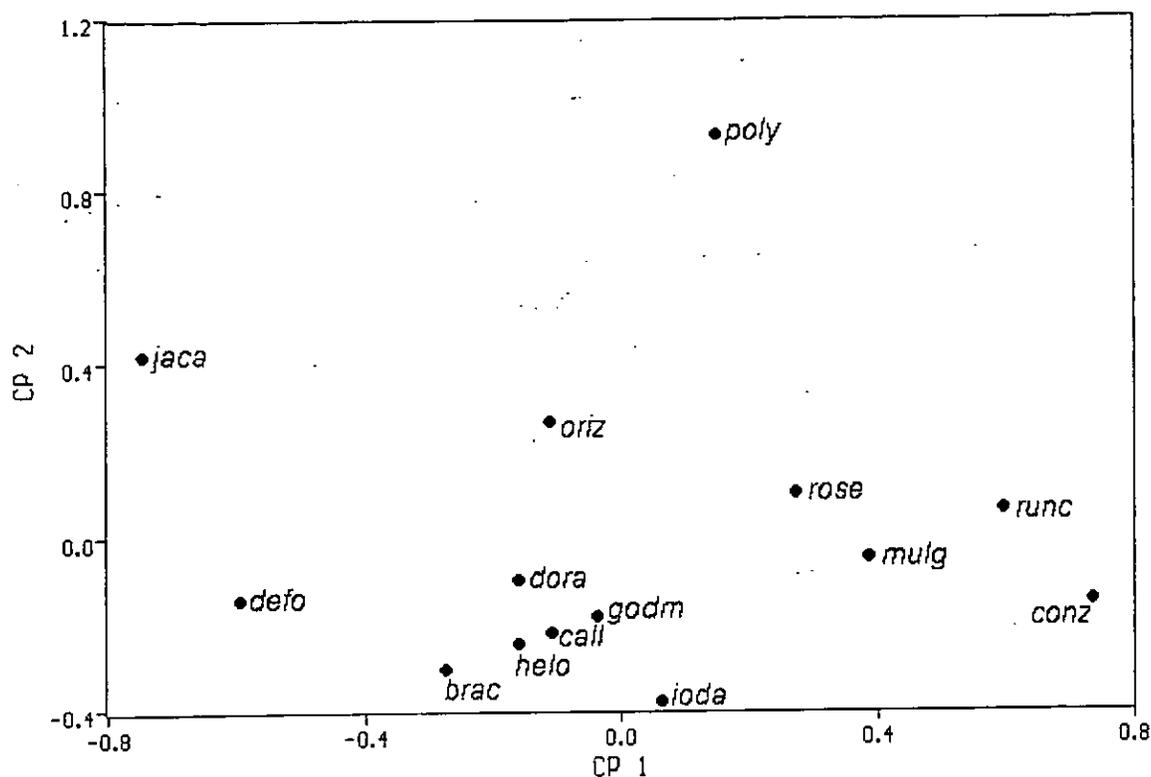


Figura 67. Representación de las UTOs en un espacio bidimensional de caracteres, dado por los dos primeros componentes (CP1 vs. CP2). A partir de caracteres anatómicos para *Senecio* sección *Mulgediifolii*.

En la figura 68 el tercer componente también mantiene un grupo homogéneo, distribuido cercanamente al cero tanto en el extremo positivo como negativo de la escala y no muestra una tendencia de agrupación. Sin embargo, se puede observar que para el extremo negativo hay una tendencia de *Senecio roseus* a separarse del resto de los taxa, debido a la presencia de cristales lobulados (carácter 52) y a la ausencia de ornamentación en las células epidérmicas adaxiales (carácter 23), caracteres considerados con alto valor de contribución en el componente principal tres.

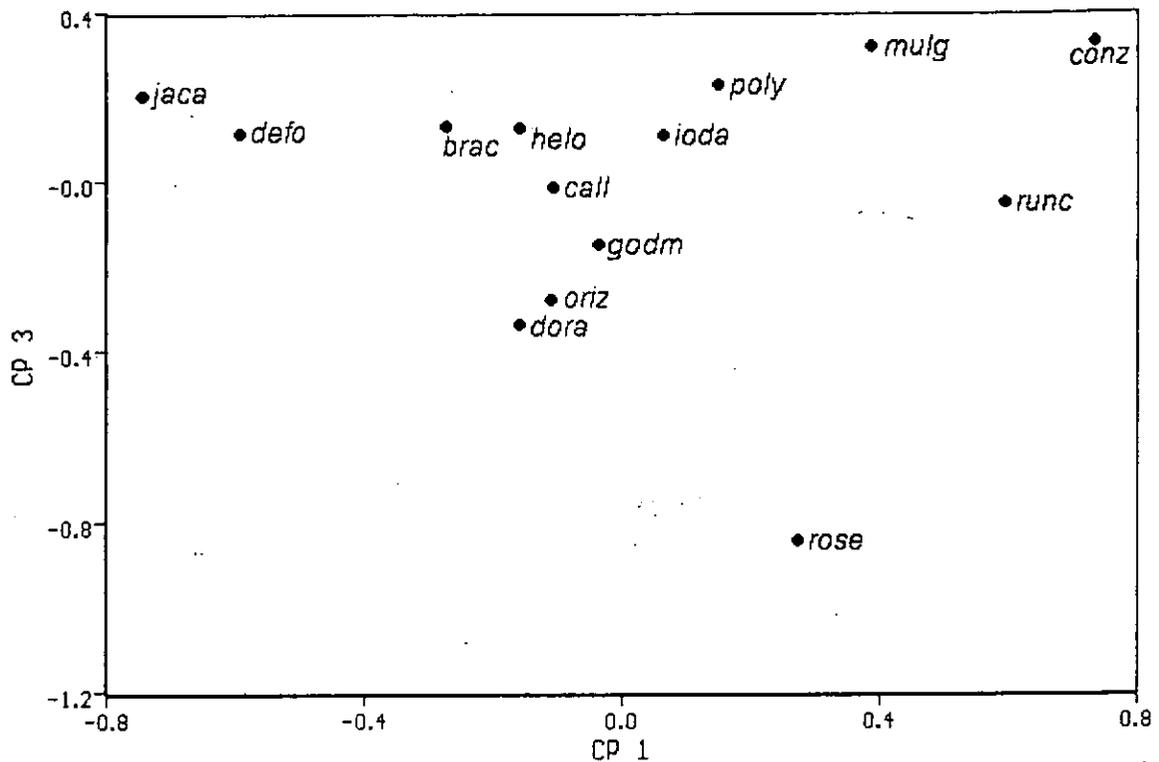


Figura 68. Representación de las UTOs en un espacio bidimensional de caracteres, dado para el primer y tercer componentes (CP1 vs. CP3). A partir de caracteres anatómicos para *Senecio* sección *Mulgediifolii*.

### c) Tercer análisis.

A partir del tercer análisis de componentes principales, se presentan en el cuadro 35 las cargas de los caracteres más importantes para los tres primeros componentes y el porcentaje de variación explicada por cada uno de los tres primeros componentes principales. Se aprecia que los tres componentes principales explican sólo el 37% de la variación.

De los 92 caracteres estudiados, en el primer componente principal siete de ellos contribuyen a explicar la variabilidad y corresponden a la división basal de la hoja (72), el patrón de venación de la región media (4), la ornamentación de las células del pie del tricoma en el margen de la superficie abaxial (66), la ornamentación de las células apicales del diente en la superficie adaxial (57), el color del disco de la corola (88), el ángulo de divergencia de las venas secundarias de la región apical (7) y la posición de la cabeza en anthesis (82). A excepción del carácter 57 todos los demás muestran una correlación negativa.

**Cuadro 35.** Vectores característicos de los caracteres con mayor carga y porcentaje de variación explicada por cada uno de los tres primeros componentes principales para los caracteres anatómicos, morfológicos y flavonoides de todos los taxa.

	Componente		
	1	2	3
<b>% de varianza</b>	16	11	10
<b>% acumulado</b>	16	27	37
<b>Carácter</b>			
1	0.089	0.03	<b>0.773</b>
4	<b>-0.861</b>	-0.101	0.263
7	<b>-0.657</b>	-0.236	0.095
9	0.277	-0.018	<b>-0.654</b>
10	0.041	-0.205	<b>-0.769</b>
31	0.003	0.051	<b>0.604</b>
40	0.056	<b>0.727</b>	-0.047
57	<b>0.683</b>	0.076	0.317
66	<b>-0.801</b>	0.111	0.155
72	<b>-0.925</b>	0.094	0.135
73	-0.649	0.102	<b>0.708</b>
74	-0.649	-0.102	<b>0.708</b>
78	-0.158	<b>0.823</b>	-0.240
81	0.569	<b>0.687</b>	0.356
82	<b>-0.653</b>	0.572	-0.221
83	0.569	<b>0.687</b>	0.356
86	0.227	<b>0.852</b>	-0.066
87	0.415	<b>0.758</b>	-0.002
88	<b>-0.679</b>	0.575	-0.242

En el segundo componente los caracteres que más aportan a explicar la variabilidad son seis y corresponden a la forma de las brácteas caliculares (86), el tipo de capítulo (78), el número de flores por disco (87), el grosor de la pared del pie de los tricomas adaxiales (40), la forma de la cabezuela (81) y el número de brácteas involucrales (83). Todos los caracteres muestran una correlación positiva.

En el tercer componente los caracteres con mayor peso son seis y corresponden a la forma del ápice de la hoja basal (1), los altos ordenes de venación (10), el número de lóbulos laterales en las hojas basales (73), la forma del lóbulo apical (74), la orientación de la venación intercostal (9) y el grosor de la pared tangencial externa de las células epidérmicas adaxiales (31). A excepción de los caracteres 9 y 10 todos los demás muestran una correlación positiva.

Las figuras 69 y 70 representan gráficas bidimensionales con la proyección de las UTOs en los componentes 1 vs. 2 y 1 vs. 3 respectivamente.

En el primer componente (figura 69) no hay una clara separación del grupo, ya que se observa amplia y homogéneamente distribuido. Sin embargo, se observa que hacia ambos extremos de la escala hay una tendencia de separación; en el extremo positivo se separa *S. toluccanus* por la presencia de estrías gruesas en las células apicales del diente (carácter 57, el cual es compartido con *S. orizabensis*) y por el ángulo de divergencia de las venas secundarias de la región apical (carácter 7) que en promedio son 26°, siendo el valor más bajo de todos los taxa. Hacia el extremo negativo de la escala *S. conzattii* se separa por la forma pinnatifida de la hoja (carácter 72, aunque es compartido con *S. runcinatus* y *S. polypodioides*) y por la ausencia de arcos en la región media de la hoja (carácter 4, compartido con *S. runcinatus* y *S. polypodioides*).

El segundo componente separa claramente dos grupos, el grupo I se distribuye cercanamente al cero de la escala y hacia el extremo negativo; el grupo II se distribuye hacia el extremo positivo de la escala y está agrupado por cinco de los caracteres de mayor peso para este componente, como son las brácteas caliculares mezcladas gradualmente con las brácteas involucrales (carácter 86), los capítulos botrioides (carácter 78), por presentar más de 50 flores por disco (carácter 87), las cabezuelas ampliamente campanuladas a subglobosas (carácter 81) y las brácteas involucrales en promedio de 15 o más (carácter 83). Sin embargo, algunos de estos caracteres son compartidos con algunos taxa del grupo I, como es el caso de *S. toluccanus* que también presenta más de 50 flores por disco, de *S. madreensis*, *S. prionoapterus* y *S. toluccanus* que tienen también las cabezuelas ampliamente campanuladas a subglobosas y las brácteas involucrales se presentan en promedio de 15 o más. En el segundo componente se

observa que *S. mulgediifolius* y *S. iodanthus* están cercanamente relacionados por la presencia de capitulos tirsoides (carácter 78), que es exclusivo de estos dos taxa; sin embargo, el resto de los caracteres son compartidos con más de un taxa.

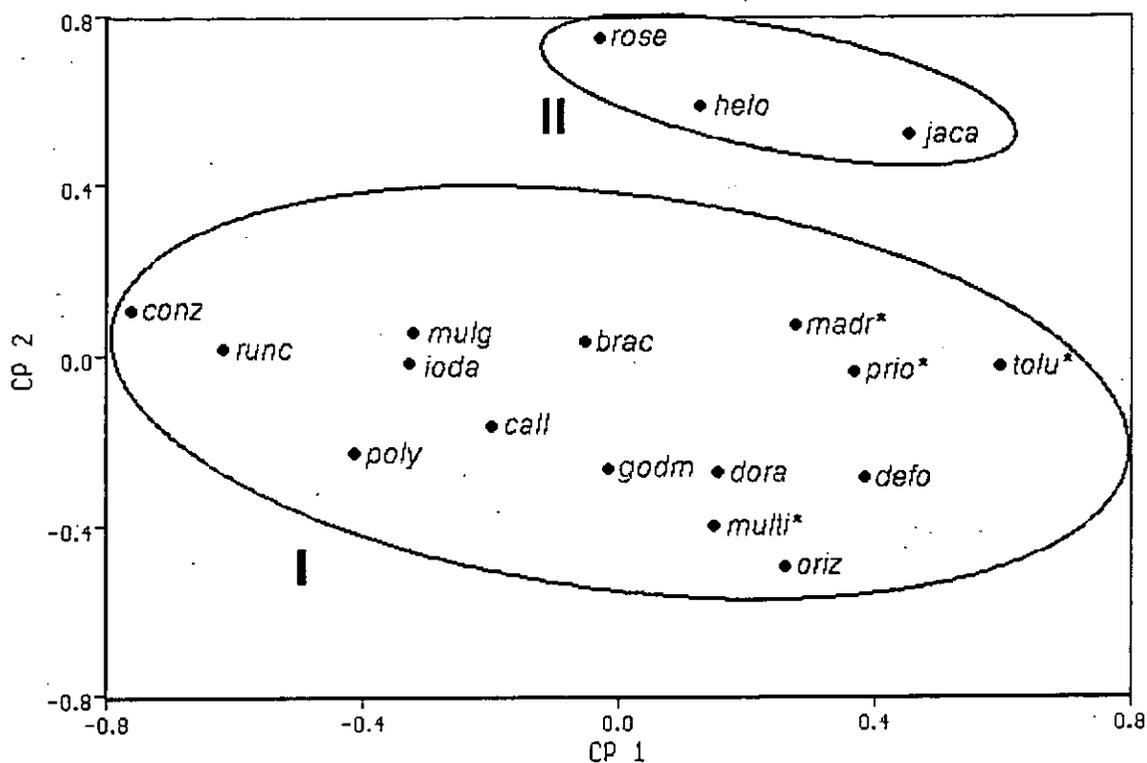


Figura 69. Distribución espacial de las UTOs, dado por los dos primeros componentes (CP1 vs. CP2). I y II, principales grupos de especies obtenidos a partir del análisis de componentes principales. A partir de caracteres anatómicos, morfológicos y flavonoides de *Senecio* sección *Mulgediifolii* y las especies no miembros de la sección (\*).

En la figura 70 el tercer componente exhibe una distribución más amplia de los taxa y no muestra tendencias de agrupación, como sucedió con el componente dos. De los caracteres de mayor peso para este componente sólo la orientación de la venación intercostal (carácter 9) separa los taxa del extremo positivo de la escala por presentar una venación intercostal al azar (excepto *S. toluccanus* que es reticulada) y los taxa del extremo negativo de la escala se separan por la presencia de una venación intercostal reticulada (excepto en *S. bracteatus* y *S. helodes* que es al azar). Es evidente que la inclusión de las especies no miembros de la sección *Mulgediifolii* hace difícil la agrupación de los miembros de la sección.

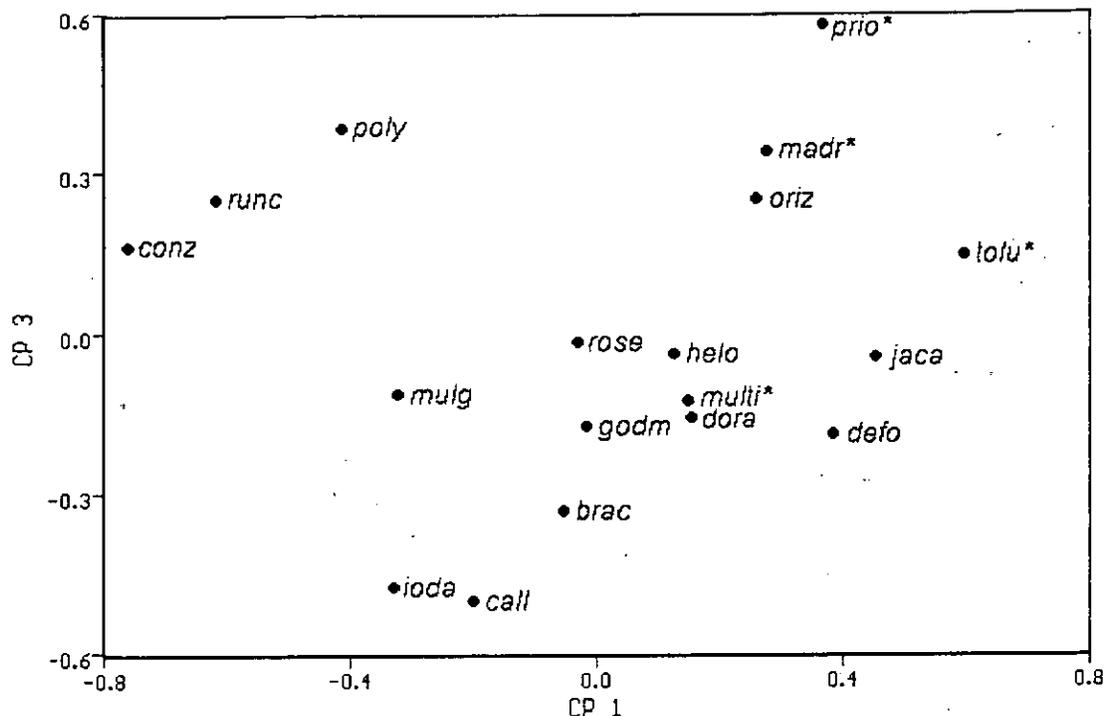


Figura 70. Representación de las UTOs en un espacio bidimensional de caracteres, dado para el primer y tercer componente (CP1 vs. CP3). A partir de caracteres anatómicos, morfológicos y flavonoides de *Senecio* sección *Mulgediifolii* y las especies no miembros de la sección (\*).

#### d) Cuarto análisis.

A partir del cuarto análisis de componentes, se presentan en el cuadro 36 las cargas de los caracteres más importantes para los tres primeros componentes y el porcentaje de variación explicada para cada uno de los tres componentes principales. Se aprecia que los tres componentes principales explican el 42% de la variación.

De los 92 caracteres estudiados, en el primer componente principal cinco de ellos contribuyen a explicar la variabilidad y corresponden al patrón de venación de la región media (4), la división basal de la hoja (72), los límites de las paredes anticlinales de las células epidérmicas abaxiales (21), las cavidades secretoras abaxiales asociadas a los haces de la lámina (54) y la ornamentación del pie de los tricomas en el margen de la superficie abaxial (66). Todos los caracteres muestran una correlación positiva.

En el segundo componente los caracteres que más aportan a explicar la variabilidad son seis y corresponden al tipo de capitulo (78), la forma de la cabeza (81),

el número de brácteas involucrales (83), la forma de las brácteas caliculares (86), el número de flores por disco (87) y el color del disco de la corola (88). Todos los caracteres muestran una correlación positiva.

En el tercer componente los caracteres con mayor peso son seis y corresponden a la depositación de cera en los tricomas de la superficie abaxial (70), la depositación de cera en las células epidérmicas de la superficie abaxial (68), la ornamentación de la cutícula de las células epidérmicas adaxiales (22), la forma del ápice de las hojas basales (1), los altos ordenes de venación (10) y el plano de división de los tricomas (48). A excepción del carácter 10 todos los demás muestran una correlación positiva.

**Cuadro 36.** Vectores característicos de los caracteres con mayor carga y porcentaje de variación explicada por cada uno de los tres primeros componentes principales para los caracteres anatómicos, morfológicos y flavonoides de *Senecio* sección *Mulgediifolii*.

	Componente		
	1	2	3
% de varianza	17	14	11
% acumulado	17	31	42
<b>Carácter</b>			
1	0.298	0.217	<b>0.686</b>
4	<b>0.928</b>	0.169	0.217
10	-0.099	-0.218	<b>-0.674</b>
21	<b>0.759</b>	0.459	0.074
22	-0.278	-0.055	<b>0.699</b>
48	0.048	0.474	<b>0.681</b>
54	<b>0.745</b>	0.228	-0.038
66	<b>0.731</b>	0.304	0.342
68	-0.228	0.092	<b>0.785</b>
70	-0.198	0.114	<b>0.885</b>
72	<b>0.872</b>	0.261	0.245
78	-0.293	<b>0.874</b>	-0.005
81	-0.566	<b>0.775</b>	0.160
83	-0.566	<b>0.775</b>	0.160
86	-0.566	<b>0.775</b>	0.160
87	-0.566	<b>0.775</b>	0.160
88	0.382	<b>0.749</b>	-0.150

Las figuras 71 y 72 corresponden con el análisis de conglomerados de la figura 53. En el primer componente (figura 71) no hay una clara separación de los grupos, ya que se observan amplia y homogéneamente distribuidos. Sin embargo, en el extremo positivo de la escala se observa que se ubican *Senecio conzattii* y *S. runcinatus* agrupados por dos de los caracteres de mayor peso para este componente, como son el patrón de venación sin arcos en la región media de la hoja (carácter 4 que también es

compartido con *S. polypodioides*) y por la división basal pinnado-lobulada de la hoja (carácter 72, *S. polypodioides* comparte este mismo carácter).

El segundo componente (figura 71) muestra una clara tendencia a separar como grupo a *S. helodes*, *S. jacalensis* y *S. roseus* hacia el lado positivo de la escala; esta agrupación está dada por cinco de los caracteres de mayor peso para este componente y son los capítulos botrioides (carácter 78), las cabezuelas ampliamente campanuladas a subglobosas (carácter 81), las brácteas involucrales en promedio de 15 o más (carácter 83), las brácteas caliculares mezcladas gradualmente con las brácteas involucrales (carácter 86) y por el promedio de 50 flores o más por disco (carácter 87).

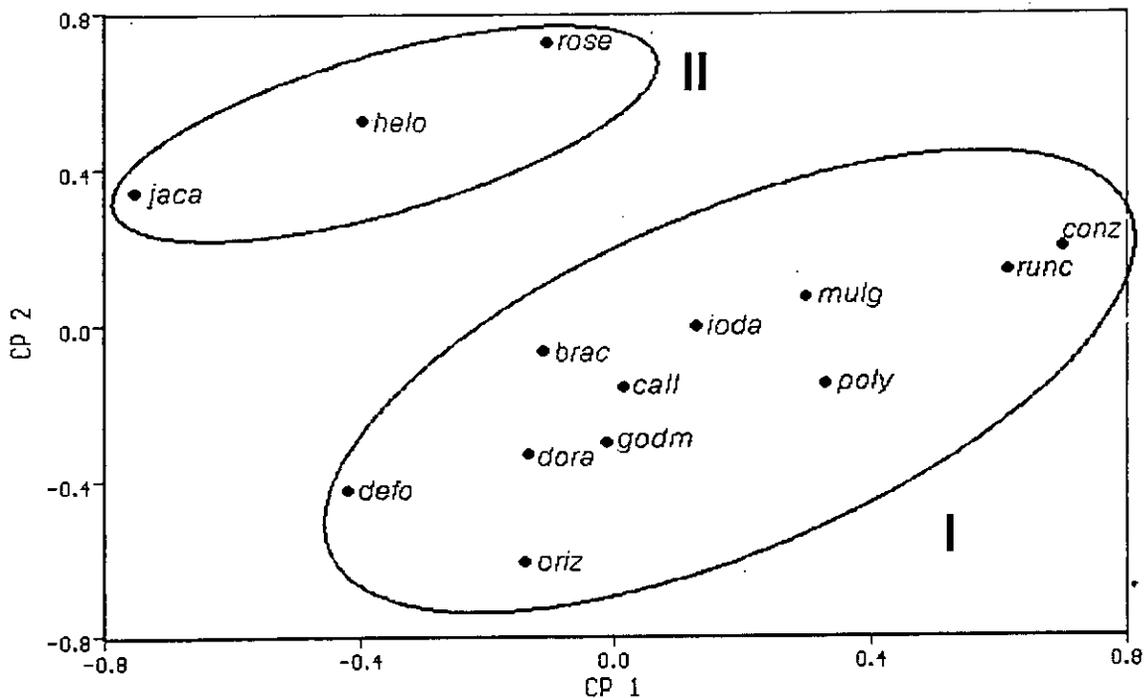


Figura 71. Distribución espacial de las UTOs, dado por los dos primeros componentes (CP1 vs CP2). I, II, principales grupos de especies obtenidos a partir del análisis de componentes principales. A partir de caracteres anatómicos, morfológicos y flavonoides de *Senecio* sección *Mulgediifolii*

Existe una mayor similitud entre *S. helodes* y *S. jacalensis* dada por algunos de los caracteres de mayor peso del primer componente, como son el patrón de venación con dos series de arcos en la región media de la hoja (carácter 4), la hoja basal no dividida (carácter 72), la ausencia de cavidades secretoras abaxiales asociadas a los haces de la lámina (carácter 54) y al 4º orden de venación (carácter 10), este último es de los caracteres de mayor peso en el tercer componente; sin embargo, todos estos

caracteres son compartidos con otros taxa.

En la figura 72, el tercer componente exhibe una distribución amplia de los taxa sin mostrar tendencias de agrupación. Sin embargo, en el extremo positivo de la escala se puede observar que se ubican *S. jacalensis*, *S. orizabensis* y *S. polypodioides*, con una tendencia a separarse del resto de los taxa. *S. jacalensis* y *S. polypodioides* se separan debido a la depositación de cera en manchones en los tricomas de la superficie abaxial (carácter 70) y por la depositación de cera (carácter 68) como capa continua en las células epidérmicas abaxiales, caracteres considerados con alto valor de contribución en el componente tres. Pero se puede observar que estas dos especies no están cercanamente asociadas, debido a otro de los caracteres de mayor peso, como la ornamentación de la cutícula de las células epidérmicas adaxiales (carácter 22); en *S. jacalensis* es en forma de estrías finas (carácter compartido con *S. orizabensis*) y en *S. polypodioides* es en forma de papilas agrupadas. Otros caracteres del tercer componente que no están considerados entre los de mayor peso, pero que explican la separación de *S. orizabensis* es la condición heterogénea de los tricomas (carácter compartido con *S. polypodioides*) y por la glicolación en las posiciones 3-0 y 7-0.

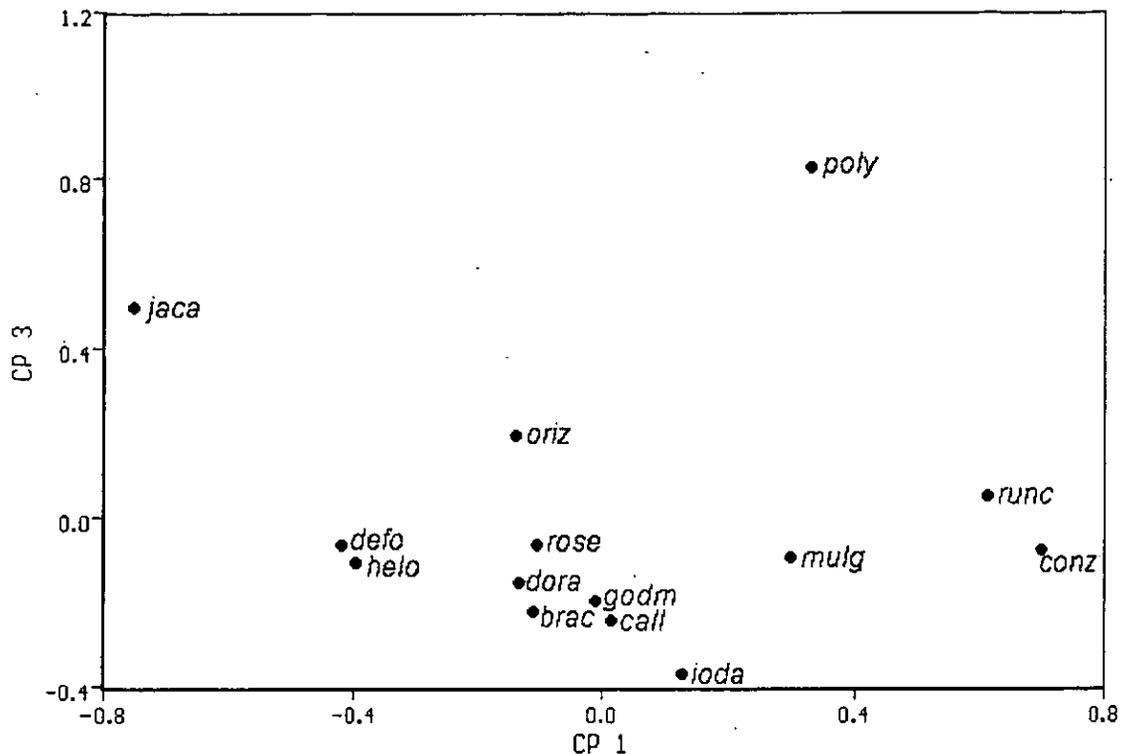


Figura 72. Representación de las UTOs en un espacio bidimensional de caracteres, dado para el primer y tercer componentes (CP1 vs. CP3). A partir de caracteres anatómicos, morfológicos y químicos de *Senecio* sección *Mulgediifolii*

### Discusión.

Los grupos que se formaron en el análisis fenético empleando únicamente los caracteres anatómicos foliares para *Senecio* sección *Mulgediifolii* y los no miembros de la sección, no corresponden a la propuesta de relaciones dada por Villaseñor (1991).

Las figuras 61 y 62 muestran que al analizar a *Senecio* sección *Mulgediifolii* y los no miembros de la sección, independientemente del tipo de caracteres empleados, se mezclan tanto los miembros de la sección *Mulgediifolii* con los no miembros de la sección. Al no existir una clara separación entre estos dos "grupos", es muy posible que estén reflejando un gran número de convergencias o paralelismos.

Las figuras 62 y 64 muestran claramente la separación de dos grupos, siendo el grupo II consistente en ambos análisis (*S. helodes*, *S. jacalensis* y *S. roseus*) y al comparar estos análisis de conglomerados con el esquema de las relaciones filogenéticas de caracteres morfológicos y químicos propuesto por Villaseñor (1991), se observa un clado conformado por *S. helodes*, *S. jacalensis* y *S. roseus* (figura 73), el cual coincide

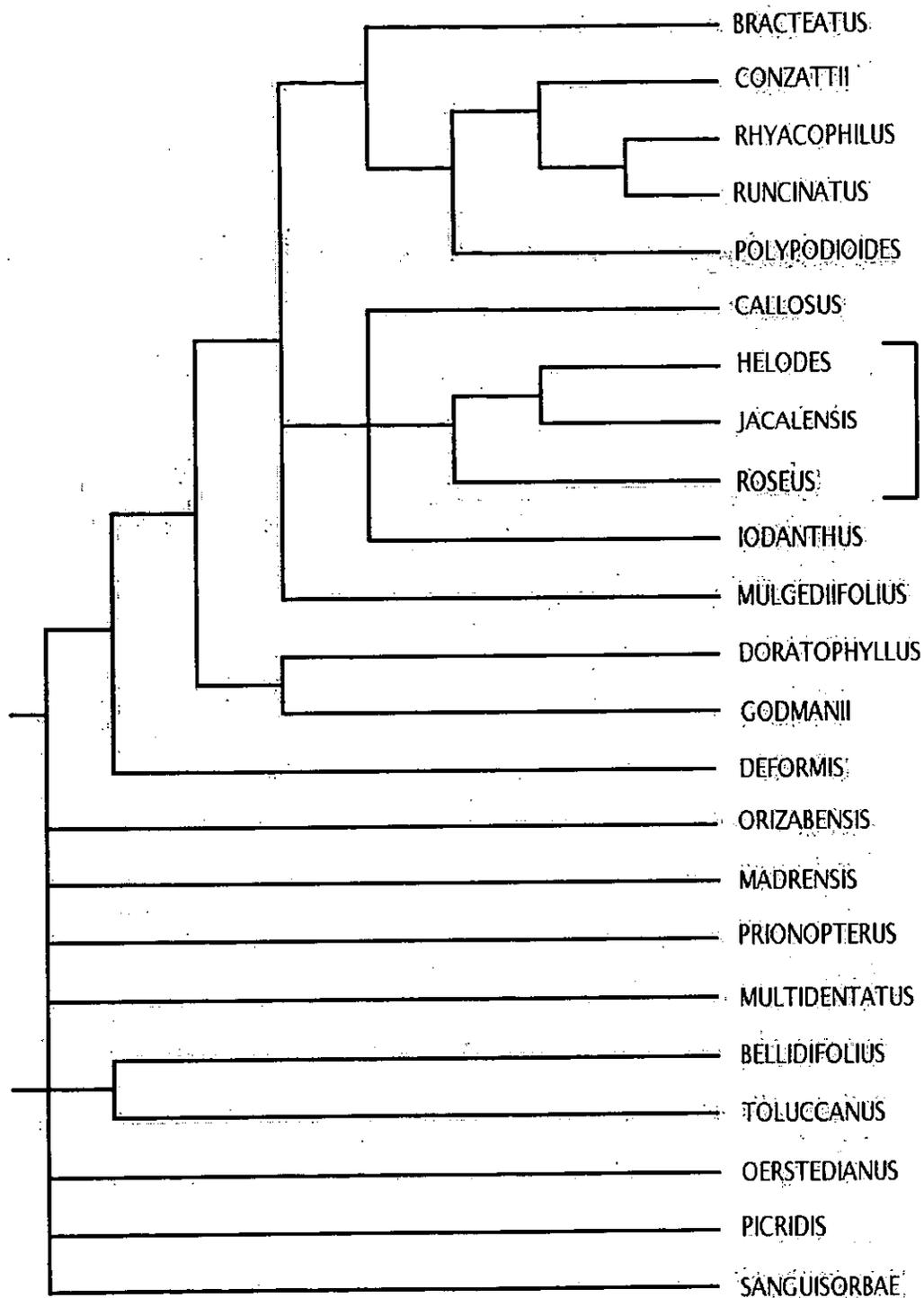
con el grupo II de nuestros análisis de conglomerados. Por lo tanto, se puede considerar a este como un grupo natural. Otra coincidencia en los resultados del cladograma y del dendrograma es observar a *S. orizabensis* como el taxa más basal para el clado 2 y que a su vez sea en el dendrograma el taxa más externo en el grupo I (figura 64). *Senecio callosus* y *S. iodanthus* son también dos taxa que se mantuvieron constantes en los diferentes análisis.

La figura 63 muestra que al considerar únicamente los caracteres anatómico foliares para los miembros de la sección *Mulgediifolii*, estos confirman la similitud morfológica de algunos taxa. Villaseñor (1991) indica que *S. callosus*-*S. iodanthus*-*S. mulgediifolius* forman un complejo de especies basado exclusivamente en su morfología; sin embargo, los caracteres anatómicos muestran que hay una relación más estrecha entre *S. callosus* y *S. iodanthus* al compartir el 56% de los caracteres empleados y por lo tanto esto podría apoyar la propuesta que hace Villaseñor (1991) al decir que no es necesaria su separación como dos diferentes especies. A la luz de la evidencia anatómica podemos proponer la fusión de estos dos taxa. Además, se observó que *S. iodanthus* y *S. mulgediifolius* comparten el 53% de los caracteres empleados, así como *S. bracteatus* y *S. iodanthus* que también comparten el 53% de los caracteres, de ahí su estrecha relación en los diferentes análisis para los dos últimos taxa. Aún cuando *S. doratophyllus* y *S. godmanii* comparten el 68% de los caracteres anatómicos considerados, presentan caracteres no compartidos, como son la presencia de cristales en forma de hexágono en *S. doratophyllus*. Cabe señalar que sólo se trabajó con un ejemplar por especie y si el anterior carácter es el que permite separar los dos taxa anteriores, es necesario realizar un muestreo más amplio para detectar si la presencia de cristales es constante en *S. doratophyllus* o también se presenta en *S. godmanii*, lo cual sería también un buen elemento para apoyar la fusión de estos taxa.

La figura 64 muestra que la inclusión de caracteres morfológicos y químicos mejoró la resolución de los grupos; siempre se mantiene la estrecha relación entre *S. doratophyllus* y *S. godmanii*, lo cual coincide con su distribución geográfica, ya que son endémicas a las montañas de Chiapas y Guatemala.

Otra de las similitudes entre los diferentes análisis es que *S. orizabensis* se

mantiene en los dendrogramas como una especie independiente, junto con *S. polypodioides*. Esta condición probablemente refleje la situación basal en el cladograma.



**Figura 73.** Cladograma de *Senecio* sección *Mulgediifolii* con base en caracteres morfológicos y flavonoides. Tomado de Villaseñor (1991).

## VII. CONCLUSIONES

Los resultados de los análisis de componentes principales fueron consistentes con los análisis de conglomerados.

En *Senecio* sección *Mulgediifolii* no hay un carácter anatómico foliar, morfológico o de flavonoides constante que defina al grupo I (figura 64), el cual está constituido por *S. bracteatus*, *S. callosus*, *S. conzattii*, *S. deformis*, *S. doratophyllus*, *S. godmanii*, *S. iodanthus*, *S. mulgediifolius*, *S. orizabensis*, *S. polypodioides* y *S. runcinatus*. Sin embargo, el grupo II, constituido por *S. helodes*, *S. jacalensis* y *S. roseus*, se caracteriza por cinco caracteres florales constantes que lo definen y son los capítulos botrioides, las cabezuelas ampliamente campanuladas a subglobosas, las brácteas involucrales en promedio de 15 o más, las brácteas caliculares mezcladas gradualmente con las brácteas involucrales y por el promedio de 50 flores o más por disco. Con excepción de los caracteres anteriores, el resto de los caracteres considerados son compartidos entre las diferentes especies de la sección *Mulgediifolii* y los no miembros de la sección; por lo tanto, existe la posibilidad de que la sección no sea un grupo monofilético.

Los caracteres anatómico foliares por sí mismos no ayudan a la definición de las similitudes entre las especies de la sección *Mulgediifolii*, pero pueden apoyar las similitudes morfológicas que entre ellas existen.

La distribución geográfica que muestra la sección probablemente esté correlacionada con la anatomía foliar, la cual muestra caracteres muy homogéneos. La convergencia de los caracteres puede ser una respuesta a presiones ambientales similares. Sin embargo, hay caracteres anatómicos exclusivos para algunos taxa, como son la presencia de cristales en forma de drusas lobuladas en *S. roseus*, cristales en forma de hexágonos elongados con extremos puntiagudos en *S. doratophyllus*, presencia de tricomas de la variante A<sub>1</sub> en ambas superficies foliares en *S. jacalensis*, presencia de tricomas de la variante G<sub>1</sub> en la vena media de la superficie abaxial en *S. polypodioides*, tricomas de la variante B<sub>3</sub> y estrías gruesas en la epidermis abaxial en *S. toluccanus*, ornamentación de las células epidérmicas para ambas superficies foliares en forma de estrías finas en *S. jacalensis* y *S. orizabensis* pero en este último sólo en la superficie

abaxial y la ornamentación de las células epidérmicas para ambas superficies foliares en forma de papilas agrupadas en *S. polypodioides*. Hay que considerar también que el traslape de los intervalos de los caracteres probablemente se debe a que los taxa incluidos están representados por muestras únicas.

A través de este trabajo fue posible observar una amplia variación de los caracteres anatómico foliares. A partir de nuestras observaciones se propone realizar un muestreo más amplio para determinar la constancia de los caracteres anatómicos. Únicamente se evaluarían caracteres tales como tipos de cristales, límites de las paredes anticlinales, presencia de cavidades secretoras, tipos de tricomas, depositación de cera en las células epidérmicas y tricomas, ornamentación de células epidérmicas y de los tricomas, y patrón de venación; esto podría indicar si estos caracteres están genéticamente determinados o son más plásticos, producto de los factores ambientales los cuales están actuando sobre la fisiología de los individuos.

De las observaciones realizadas en este trabajo se desprenden algunas propuestas para futuros trabajos anatómicos. Debido a la variedad morfológica de los tricomas encontrados en este trabajo, se propone efectuar estudios ontogenéticos de la hoja. Este tipo de estudios permitirían conocer si la diferencia en longitud de tricomas del tipo G, por ejemplo en *S. orizabensis*, se debe a diferencias en la tasa de crecimiento de los mismos o son diferentes fenotipos; también permitiría determinar si existen meristemos intercalares que permiten que células intermedias del cuerpo del tricoma puedan subdividirse posterior a su elongación. Lo mismo podría ser planteado para la depositación de cera, la cual debe seguir una metodología apropiada para evitar modificaciones en el patrón de depositación, tanto de la epidermis como de los tricomas.

El trabajo realizado, junto con los estudios propuestos, pueden contribuir al conocimiento de los Senecios actuales y la información generada puede ser potencialmente útil en estudios de morfogénesis foliar.

Se considera importante realizar un análisis cladístico que incluya los caracteres morfológicos, anatómicos y químicos, debido a que la información que genere este método puede mostrar si las semejanzas son producto de paralelismos. Puede también ayudar a identificar las sinapomorfias y generar una hipótesis acerca de la monofilia del

grupo.

Con la información generada no fue posible apoyar la actual circunscripción de la sección *Mulgediifolii*. Sin embargo, se aporta nueva información que amplía el conocimiento de un género de muy amplia distribución en México y el mundo.

## VIII. BIBLIOGRAFÍA

- Anderson, L. C. y J. B. Creech.** 1975. Comparative leaf anatomy of *Solidago* and related Asteraceae. *Amer. J. Bot.* 62(5): 486-493.
- Anderson, L. C.** 1983. *Chrysothamnus eremobius* (Asteraceae): a new species from Nevada. *Brittonia* 35 (1): 23-27.
- Baker, E. A.** 1974. The influence of environment on leaf wax development in *Brassica oleracea* var. *gemmifera*. *New Phytol.* 73: 955-966.
- Barkley, T. M.** 1985. Infrageneric group in *Senecio* s. l., and *Cacalia* s. l. (Asteraceae: Senecioneae) in Mexico and Central America. *Brittonia* 37: 211-218.
- Barkley, T. M.** 1990. A geo-historical perspective on the distribution and variation in *Senecio* s.l. (Asteraceae, Senecioneae) in Mexico and C. America. *Pl. Syst. Evol.* [Suppl. 4]: 113-119.
- Barthlott, W.** 1981. Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects. *Nord. J. Bot.* 1: 345-355.
- Barthlott, W.** 1990. Scanning electron microscopy of the epidermal surface in plants. En: Ed. D. Claugher. Systematics Association Special Volume 41. Scanning Electron Microscopy in Taxonomy and Functional Morphology. Clarendon Press. Oxford. pp. 69-94.
- Belcher, R. O.** 1956. A revision of the genus *Erechtites* (Compositae), with inquiries into *Senecio* and *Arrhenechtites*. *Ann. Missouri Bot. Gar.* 43: 1-85.
- Carlquist, S.** 1958. Structure and ontogeny of glandular trichomes of Madiinae (Compositae). *Amer. J. Bot.* 45: 675-682.
- Carlquist, S.** 1959a. The leaf of *Calycadenia* and its glandular appendages. *Amer. J. Bot.* 46: 70-80.
- Carlquist, S.** 1959b. Glandular structures of *Holocarpha* and their ontogeny. *Amer. J. Bot.* 46: 300-308.
- Carlquist, S.** 1961. Comparative plant anatomy. Holt, Rinehart & Winston. New York. pp. 25-36.
- Denton, M. F.** 1994. SEM analysis of leaf epicuticular waxes of *Sedum* section *Gormania* (Crassulaceae). *Brittonia*. 46(4): 296-308.
- Dilcher, D. L.** 1974. Approaches to the identification of Angiosperm leaf remains. *Bot. Rev.* 40: 1-157.

- Dormer, K. J.** 1961. The crystals in the ovaries of certain Compositae. *Annals of Botany*, N. S. 25 (98): 241-256.
- Doroszynski, V. L. P.** 1984. A study of the interrelationship of some Natal species of *Senecio* (Asteraceae/Compositae). Doctor of Philosophy. Thesis, University of Natal, Pietermaritzburg. Vol. 1 y 2, 472 pp.
- Doyle, J. A. y L. J. Hickey.** 1976. Pollen and leaves from the mid-cretaceous potomac group and their bearing on early angiosperm evolution. En: C. B. Beck (ed.). *Origin and early evolution of angiosperms*. Columbia University Press. New York. pp. 139-206.
- Fahn, A.** 1974. *Anatomía vegetal*. H. Blume Ediciones. España. 643 pp.
- Fahn, A.** 1990. *Plant Anatomy*. Pergamon Press. Fourth edition. Gran Bretaña. 588 pp.
- Felippe, G. M. y Alencastro, F. M. M.** Regis de. 1966. Contribuição ao estudo da nervação foliar das Compositae dos Cerrados: I- tribus Helenieae, Heliantheae, Inuleae, Mutisieae e Senecionae. *Anais Acad. Bras. Ciênc.*, Rio de Janeiro, 38 (suplemento): 125-156.
- Font Quer, P.** 1982. *Diccionario de Botánica*. Ed. Labor. Barcelona. 1244 pp.
- Greenman, J. M.** 1901. Monographie der Nor- und Central-amerikanischen Arten der Gattung *Senecio* I. Teil. Allgemeines und Morphologie. Leipzig. 37 pp.
- Greenman, J. M.** 1915. Monograph of the North and Cental American species of the genus *Senecio*. Part II. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 2: 573-626.
- Hallam, N. D. y B. E. Juniper.** 1971. The anatomy of the leaf surface. En: T. F. Preece y C. H. Dickinson (eds.). *Ecology of Leaf Surface Micro-organisms*. Academic Press. London. pp. 3-37.
- Hemsley, W. B.** 1881. *Senecio*. En: Godwin, F. D. y O. Salvin. *Biologia Centrali Americana Botany*. R. H. Porter. London. Vol. 2. pp. 235-250.
- Herskovitz, M. A.** 1991. Leaf morphology of *Cistanthe* Spach (Portulacaceae). *Ann. Missouri Bot. Gar.* 78(4): 1022-1060.
- Hickey, L. J.** 1973. Classification of the architecture of dicotyledonous leaves. *Am. J. Bot.* 60: 17-33.
- Hickey, L. J. y J. A. Wolfe.** 1975. The bases of angiosperm phylogeny: vegetative Morphology. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 62: 538-589.

- Hickey, L. J.** 1988. A revised classification of the architecture of dicotyledonous leaves. En: Metcalfe, M. A. y L. Chalk. 1988. Anatomy of the dicotyledons: Second edition. Vol. I. Clarendon Press. Oxford. 276 pp.
- Holloway, P. J.** 1971. The chemical and physical characteristics of leaf surfaces. En: T. F. Preece y C. H. Dickinson (eds.). Ecology of Leaf Surface Microorganisms. Academic Press. London. pp. 39-53.
- Jeffrey, C.** 1987. Developing descriptors for systematic analyses of Senecioneae (Compositae). Bot. Jahrb. Syst. 108 (2/3): 201-211.
- Jeffrey, C.** 1993. The tribe *Senecioneae* (Compositae) in the Mascarene Islands with an Annotated world check-list of the genera of the tribe notes on Compositae: VI. Kew Bull. 47 (1).
- Kolattukudy, P. E.** 1980. Cutin, suberin, and waxes. En: P. K. Stumpf (ed.). The Biochemistry of Plants. Volume 4. Lipids: Structure and Function. Academic Press. New York. pp. 571-645.
- Lawrence, G. H. M.** 1963. Taxonomy of vascular plants. The MacMillan Company. New York. 823 pp.
- Lersten, N. R. y J. D. Curtis.** 1985. Distribution and anatomy of hydathodes in Asteraceae. Bot. Gaz. 146 (1): 106-114.
- Lersten, N. R. y J. D. Curtis.** 1988. Secretory reservoirs (ducts) of two kinds in giant ragweed (*Ambrosia trifida*; Asteraceae). Amer. J. Bot. 75 (9):1313-1323.
- Levin, G. A.** 1986a. Systematic foliar morphology of Phyllanthoideae (Euphorbiaceae). I. Conspectus. Ann. Missouri Bot. Gard. 73: 29-85.
- Levin, G. A.** 1986b. Systematic foliar morphology of Phyllanthoideae (Euphorbiaceae). II. Phenetic analysis. Ann. Missouri Bot. Gard. 73:86-98.
- Locquin, M. y M. Langeron.** 1985. Manual de microscopía. Ed. Labor. Barcelona. 373 pp.
- Martin, J. T. y B. E. Juniper.** 1970. The Cuticles of Plants. Edward Arnold (Publishers). London. 347 pp.
- Mauseth, J.** 1988. Plant Anatomy. Benjamin Cummings. California. 506 pp.
- Metcalfe, M. A. y L. Chalk.** 1972. Anatomy of the dicotyledons. Vol. II. Oxford University Press. London. pp. 782-804.

- Metcalf**, M. A. y L. Chalk. 1988. Anatomy of the dicotyledons. Second edition. Vol. I. Clarendon Press. Oxford. 276 pp.
- Nordenstam**, B. 1978. Taxonomic studies in the tribe Senecioneae (Compositae). Opera Bot. 44: 1-84.
- Osborne**, R. y J. F. Stevens. 1996. Epicuticular waxes and glaucousness of *Encephalartos* leaves. Phytochemistry. 42 (5): 1335-1339.
- Paula**, J. E. de. 1966. Contribução ao estudo da nervação foliar das compostas dos Cerrados. III- Tribo Astereae. Bol. Mus. Para. "Emilio Goeldi", Ser. Botânica, Belém, 23:13.
- Payne**, W. W. 1978. A glossary of plant hair terminology. Brittonia 30(2): 239-255.
- Pippen**, R. W. 1968. Mexican "Cacaloid" genera allied to *Senecio* (Compositae). Contr. U. S. Nat. Herb. 34: 365-447.
- Radford**, A. E., W. C. Didkinson, J. R. Massey y D. R. Bell. 1974. Vascular plant systematics. Harper & Row, Publishers. New York. 891 pp.
- Ragonese**, A. M. 1990. Caracteres xeromorfos foliares de *Nassauvia lagascae* (Compositae). Darwiniana. 30 (1-4): 1-10.
- Rohlf**, F. J. 1993. Numerical taxonomy and multivariate analysis system. Version 1.80. Exeter Software. New York.
- Russin**, W. A., T. F. Uchytíl, G. Feistner y R. D. Durbin. 1988. Developmental changes in content of foliar secretory cavities of *Tagetes erecta* (Asteraceae). Amer. J. Bot. 75 (12):1787-1793.
- Rydberg**, P. A. 1924. Some Senecioid genera I-II. Bull. Torrey Bot. Club. 51: 369-378, 409-420.
- Sass**, J. E. 1961. Botanical microtechnique. The Iowa State University Press. U.S.A. 228 pp.
- Stace**, C. A. 1980. Plant Taxonomy and Biosystematics. Edward Arnold (Publishers). London. 279 pp.
- Stace**, C. A. 1984. The taxonomic importance of the leaf surface. En: Heywood V. H. y Moore D. M. (Eds.). Systematics Association Special Volume 25. Current Concepts in the Plant Taxonomy. Academic Press. London.
- Stern**, W. L. 1974. Comparative anatomy and systematics of woody Saxifragaceae. *Escallonia*. Bot. J. Linn. Soc. 68: 1-20.

- Stuessy, T. F.** 1990. Plant Taxonomy. The systematic evaluation of comparative data. Columbia University Press. New York. 514 pp.
- Tomlinson, P. B.** 1984. Vegetative morphology -some enigmas in relation to plant systematics. En: Heywood V. H. y Moore D. M. (Eds.). Systematics Association Special Volume 25. Current Concepts in the Plant Taxonomy. Academic Press. London.
- Villaseñor, J. L.** 1991. The systematics of *Senecio* section *Mulgediifolii* (Asteraceae: Senecioneae). Ph. D. Dissertation. The Claremont Graduate School, California. 241 pp.
- Weberling, F.** 1989. Morphology of flowers and inflorescens. Cambridge University Press. Cambridge, Great Britain. 405 pp.
- Wilkinson, H. P.** 1988. The plant surface (mainly leaf). Part V: the cuticle. En: C. R. Metkalfe y L. Chalk (eds.). Anatomy of the Dicotyledons. Second edition. Clarendon Press. Oxford. pp. 140-156.
- Wolfe, J. A.** 1972. Significance of comparative foliar morphology to Paleobotany and Neobotany. Amer. Jour. Bot. 59: 664 [Abstract].

## ANEXO I

Lista de caracteres anatómicos y sus respectivos estados.

- 1 División basal de la hoja
  - 0 No dividida
  - 1 Runcinada
  - 2 Pinnatifida
- 2 Forma del ápice, hoja basal
  - 0 Agudo
  - 1 Agudo a obtuso
  - 2 Obtuso
  - 3 Acuminado
  - 4 Atenuado a agudo
  - 5 Mucronado
- 3 Forma de la base, hoja basal
  - 0 Oblicua
  - 1 Decurrente
  - 2 Cuneada
  - 3 Truncada
  - 4 Obtusa
- 4 Patrón de venación, región apical
  - 0 Una serie de arcos
  - 1 Dos series de arcos
  - 2 Tres series de arcos
  - 3 Sin arcos
- 5 Patrón de venación, región media
  - 0 Dos series de arcos
  - 1 Tres series de arcos
  - 2 Sin arcos
- 6 Patrón de venación, región basal
  - 0 Dos series de arcos
  - 1 Tres series de arcos
  - 2 Sin arcos
  - 3 Míxto
- 7 Ángulo de divergencia, venas secundarias, región apical
- 8 Ángulo de divergencia, venas secundarias, región media
- 9 Ángulo de divergencia, venas secundarias, región basal
- 10 Orientación de la venación intercostal
  - 0 Al azar
  - 1 Reticulado
- 11 Altos ordenes de venación
  - 0 De 5° orden
  - 1 De 6° orden
  - 2 De 7° orden
- 12 Número de areolas sin venas terminales.
- 13 Número de areolas con venas terminales ramificadas: condición mixta
- 14 Número de areolas con venas terminales ramificadas: condición lineal
- 15 Número de areolas con venas terminales ramificadas: condición curvada
- 16 Número de areolas con venas terminales ramificadas: condición una vez ramificada
- 17 Número de areolas con venas terminales ramificadas: condición dos veces ramificada
- 18 Número de areolas con venas terminales ramificadas: condición tres veces ramificada
- 19 Paredes anticlinales de las células epidérmicas adaxiales
  - 0 Delgadas
  - 1 Gruesas
- 20 Paredes anticlinales de las células epidérmicas abaxiales
  - 0 Delgadas
  - 1 Gruesas
- 21 Límites de las paredes anticlinales de las células epidérmicas adaxiales
  - 0 Rectos
  - 1 Regular curvados
- 22 Límites de las paredes anticlinales de las células epidérmicas abaxiales
  - 0 Regular curvados
  - 1 Irregular curvados
  - 2 Míxtos
- 23 Células epidérmicas, ornamentación de la cutícula, adaxial
  - 0 Ausente
  - 1 Papilas solitarias
  - 2 Papilas agrupadas
  - 3 Estrías finas
- 24 Células epidérmicas, ornamentación de la cutícula abaxial
  - 0 Ausente
  - 1 Papilas solitarias
  - 2 Papilas agrupadas
  - 3 Estrías finas
  - 4 Estrías gruesas

- 25 Base del tricoma sup. adaxial  
0 No modificada  
1 Engrosada
- 26 Base del tricoma sup. abaxial  
0 No modificada  
1 Engrosada
- 27 Condición de los tricomas  
0 Homogéneos  
1 Heterogéneos
- 28 Frecuencia de los tricomas superficie adaxial
- 29 Frecuencia de los tricomas superficie abaxial
- 30 Índice estomático sup. adaxial
- 31 Índice estomático sup. abaxial
- 32 Pared periclinal externa de las células epidérmicas adaxiales  
0 Delgada  
1 Gruesa
- 33 Pared periclinal externa de las células epidérmicas abaxiales  
0 Delgada  
1 Gruesa
- 34 Surcos, epidermis adaxial  
0 Ausentes  
1 Presentes
- 35 Surcos, epidermis abaxial  
0 Ausentes  
1 Presentes
- 36 Presencia de estomas adaxiales  
0 Ausentes  
1 Presentes
- 37 Posición de los estomas respecto a la sup. adaxial  
0 Ausentes  
1 A nivel  
2 Emergente
- 38 Posición de los estomas respecto a la sup. abaxial  
0 A nivel  
1 Emergente
- 39 Colénquima asociado a los haces vasculares sup. adaxial  
0 Ausente  
1 Presente
- 40 Colénquima asociado a los haces vasculares sup. abaxial  
0 Ausente  
1 Presente
- 41 Pared del pie del tricoma adaxial  
0 Delgada  
1 Gruesa
- 42 Pared del pie del tricoma abaxial  
0 Delgada  
1 Gruesa
- 43 Tipo de tricoma sup. adaxial, vena media  
0 Ausente  
1 Variante A<sub>1</sub>  
2 Tipo G  
3 Tipos G y B  
4 Tipos G y H  
5 No identificado
- 44 Tipo de tricoma sup. adaxial, lámina  
0 Ausente  
1 Variante A<sub>1</sub>  
2 Variante B<sub>3</sub>  
3 Tipo G  
4 Tipo H  
5 No identificado
- 45 Tipo de tricoma sup. adaxial, margen  
0 Ausente  
1 Tipo B  
2 Variante B<sub>1</sub>  
3 Tipo G  
4 No identificado
- 46 Tipo de tricoma sup. abaxial, vena media  
0 Ausente  
1 Tipo B  
2 Variante B<sub>3</sub>  
3 Tipo G  
4 Tipo H  
5 Tipos A<sub>1</sub> y B  
6 Tipos B y H  
7 Tipos B y G  
8 Tipos B<sub>1</sub> y G  
9 Tipos B<sub>1</sub>, F y G  
10 Tipos G y G<sub>1</sub>  
11 Tipos G, H y B
- 47 Tipo de tricoma sup. abaxial, lámina  
0 Tipo G  
1 Variante A<sub>1</sub>  
2 Variante B<sub>3</sub>  
3 Tipos G y B  
4 Tipos G y H  
5 Tipos G y F  
6 Tipos B, F, G y H

- 48 Tipo de tricoma sup. abaxial, margen  
 0 Tipo B  
 1 Tipo G  
 2 Tipos B y G  
 3 Tipos B<sub>1</sub> y G  
 4 Tipos B, B<sub>2</sub> y G  
 5 Tipos B y B<sub>1</sub>  
 6 Variante B<sub>1</sub>  
 7 Ausente
- 49 Tricoma, plano de división  
 0 Sin modificación en el patrón de división  
 1 Con modificación en el patrón de división
- 50 Longitud del pie del tricoma sup. abaxial (µm)
- 51 Vena media, quilla  
 0 Ausente  
 1 Presente
- 52 Tipo de cristales en el mesofilo  
 0 Ausentes  
 1 Drusas lobuladas  
 2 Hexágonos elongados con los extremos puntiagudos
- 53 Vena media, número de haces vasculares
- 54 Cavidades secretoras abaxiales asociados a los haces de la vena media  
 0 Ausentes  
 1 Presentes
- 55 Cavidades secretoras abaxiales asociados a los haces de la lámina  
 0 Ausentes  
 1 Presentes
- 56 Diente, vista frontal, pliegues intercelulares sup. adaxial  
 0 Ausentes  
 1 Presentes
- 57 Diente, vista frontal, pliegues intercelulares sup. abaxial  
 0 Ausentes  
 1 Presentes
- 58 Diente sup. adaxial, ornamentación de células apicales  
 0 Ausente  
 1 Papilas solitarias  
 2 Papilas agrupadas  
 3 Estrías gruesas
- 59 Diente sup. adaxial, ornamentación de células basales  
 0 Ausente  
 1 Papilas solitarias  
 2 Papilas agrupadas  
 3 Estrías finas  
 4 Estrías gruesas  
 5 Papilas y estrías
- 60 Diente sup. abaxial, ornamentación de células apicales  
 0 Ausente  
 1 Papilas solitarias  
 2 Papilas agrupadas  
 3 Papilas y estrías  
 4 Estrías gruesas
- 61 Diente sup. abaxial, ornamentación de células basales  
 0 Ausente  
 1 Papilas solitarias  
 2 Papilas agrupadas  
 3 Estrías gruesas
- 62 Ornamentación del pie del tricoma, adaxial, vena media  
 0 Ausente  
 1 Papilas en todos los tricomas  
 2 Papilas en al menos un tipo de tricoma
- 63 Ornamentación del pie del tricoma, adaxial, lámina  
 0 Ausente  
 1 Papilas
- 64 Ornamentación del pie del tricoma, adaxial, margen  
 0 Ausente  
 1 Papilas  
 2 Papilas y estrías
- 65 Ornamentación del pie del tricoma, abaxial, vena media  
 0 Ausente  
 1 Papilas en todos los tricomas  
 2 Papilas y estrías  
 3 Papilas en al menos un tipo de tricoma
- 66 Ornamentación del pie del tricoma, abaxial, margen  
 0 Ausente  
 1 Papilas en todos los tricomas  
 2 Papilas y estrías

- 67 Ornamentación del pie del tricoma,  
abaxial, margen  
0 Ausente  
1 Papilas en todos los tricomas  
2 Papilas y estrías  
3 Estrías
- 68 Células epidérmicas adaxiales,  
depositación de cera  
0 Ausente  
1 No continua  
2 Capa continua  
3 En manchones
- 69 Células epidérmicas abaxiales,  
depositación de cera  
0 Ausente  
1 No continua  
2 Capa continua
- 70 Tricomas en superficie adaxial,  
depositación de cera  
0 Ausente  
1 En manchones
- 71 Tricomas en superficie abaxial,  
depositación de cera,  
0 Ausente  
1 En manchones
- 72 Tricomas  
0 Sin modificación de sus células  
1 Con modificación de una de sus  
células, como placa de  
perforación

**ANEXO II**

Matriz básica de datos con caracteres anatómicos de *Senecio* sección *Mulgedifolii* y las especies no miembros de la sección.

Las hileras son caracteres y las columnas son especies. Para la lista de caracteres ver el anexo I.  
999 = valor no conocido.

	brac	call	conz	defo	dora	godm	helo	ioda	jaca	mulg	oriz	poly	rose	runc	madr	mult	prio	tolu
1	0	1	2	0	0	0	0	1	0	1	1	2	1	2	0	0	0	0
2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	3	2	3	5	2	4	1
3	0	3	1	2	4	4	2	1	2	1	3	3	3	1	2	1	1	1
4	1	1	1	2	999	999	1	1	1	1	1	3	1	0	1	2	0	1
5	0	1	2	0	999	999	0	1	0	1	0	2	1	2	0	1	1	0
6	0	2	2	0	999	999	0	2	1	2	2	2	3	2	0	2	0	3
7	63.2	69	60.4	57	999	999	72	55	79	73.3	70	67	41	83	49	72.2	58	50
8	60	79	68.3	43.4	999	999	77	53	45	64	66	93.2	44.3	77	64	72	45.2	26
9	53	90	76	57	999	999	56	53	22	76	64	100	26.3	57	30	58	48.3	48.3
10	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1
11	1	1	0	1	1	2	0	2	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1
12	3	3.5	3.6	5.4	999	999	5.9	3.7	6.5	14.8	3.6	9.3	12.4	5.2	5	3.2	7.8	5.8
13	2	1.3	4.8	1.8	999	999	3	1.9	1.6	4.1	1.3	2.1	1.3	2	2.9	1.3	2.7	1
14	1.4	1.8	2.2	2.5	999	999	2.2	2.1	3.8	8.4	1.2	1.1	2.6	1.7	1.7	0.9	1.6	3.7
15	2.9	2.1	3	3.3	999	999	3	2.9	3.1	6.3	4	7.9	7.2	3.8	4.7	1.4	7.7	2.8
16	1.6	1.5	4.3	2	999	999	2.4	2.1	2.6	3.3	3	3.2	1.6	2.6	1.3	2.9	3.3	1.4
17	0.7	0.8	2.4	0.4	999	999	0.6	0.6	1.1	1	0.7	0.8	0.4	0.7	0.8	0.5	1.3	0.2
18	0	0	0.6	0	999	999	0.1	0.1	0	0	0	0	0	0.1	0.1	0	0	0
19	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1
20	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1
21	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
22	1	1	2	0	1	1	1	1	0	1	0	2	2	2	2	1	0	2
23	1	1	1	1	1	1	1	1	3	1	1	2	0	1	0	1	1	2
24	1	1	0	1	1	0	1	1	3	1	3	2	0	1	0	0	0	4
25	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
26	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
27	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
28	2	0.5	0.5	2.5	3.2	4.6	6	11	5.2	4.9	0.4	1	2.2	1.8	6.3	2.4	7.3	0.5
29	20.8	2.2	34.2	2.3	4.1	5.7	4.7	42.5	5.2	31.1	14.1	8.5	26.8	24.2	37.9	17.1	11.3	5.8
30	9.8	0	0	19.8	0	0	10.8	3.6	9.9	2.9	0	0.4	0	0	6.7	1.5	6.7	0
31	18.8	16.8	25.1	19.5	19.9	22.4	21.9	21.6	17.1	21.1	15.9	18.7	17.9	20.6	17.2	14.6	19.6	21.7
32	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1
33	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1
34	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0
35	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0
36	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0
37	2	0	0	1	0	0	2	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0
38	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0
39	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0
40	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0
41	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
42	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0
43	2	2	4	5	0	2	2	5	1	2	2	3	2	5	4	2	2	0
44	3	3	3	5	3	3	3	5	1	3	3	3	3	5	4	3	3	2
45	3	3	3	0	0	3	2	4	1	0	0	3	3	2	0	0	3	0
46	6	3	11	7	0	3	3	8	5	9	1	10	4	3	7	3	3	2
47	4	0	4	0	0	0	3	0	1	5	0	0	6	5	0	0	0	2
48	2	0	0	7	6	3	0	0	0	0	2	1	4	0	0	5	2	7
49	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0
50	28	34	50.5	43.5	56.5	17.5	38	39.5	20.5	59	25	27.5	49	39	127	53	57.5	999
51	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0
52	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
53	7	5	3	6	5	4	3	7	5	7	1	5	3	8	5	5	3	7
54	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1
55	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1
56	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1
57	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
58	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	3	0	2	0	2	1	1	3
59	1	0	2	2	2	1	1	1	3	4	2	2	1	2	5	1	2	4
60	4	1	0	1	999	1	1	0	0	0	2	0	0	0	1	0	1	3
61	2	1	2	2	999	1	1	1	0	3	2	2	1	1	2	3	1	3
62	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0	1	1	0

	brac	call	conz	defo	dora	godm	helo	ioda	jaca	mulg	oriz	poly	rose	runc	madr	mult	prio	tolu
63	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0
64	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1	0
65	1	1	3	3	0	0	1	1	0	3	1	1	2	2	3	1	0	0
66	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	2	2	0	1	0	0
67	1	2	2	0	0	0	1	1	0	2	1	3	2	2	1	1	0	0
68	1	1	1	1	0	0	0	1	0	2	2	1	1	2	3	1	0	1
69	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0
70	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0
71	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0
72	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0

**ANEXO III**

Matriz básica de datos con caracteres anatómicos de *Senecio* sección *Mulgediifolii* (ver anexo I).

Las hileras son caracteres y las columnas son especies.

999 = valor no conocido.

	brac	call	conz	defo	dora	godm	helo	ioda	jaca	mulg	oriz	poly	rose	runc
1	0	1	2	0	0	0	0	1	0	1	1	2	1	2
2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	3	2	3
3	0	3	1	2	4	4	2	1	2	1	3	3	3	1
4	1	1	1	2	999	999	1	1	1	1	1	3	1	0
5	0	1	2	0	999	999	0	1	0	1	0	2	1	2
6	0	2	2	0	999	999	0	2	1	2	2	2	3	2
7	63.2	69	60.4	57	999	999	72	55	79	73.3	70	67	41	83
8	60	79	68.3	43.4	999	999	77	53	45	64	66	93.2	44.3	77
9	53	90	76	57	999	999	56	53	22	76	64	100	26.3	57
10	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0
11	1	1	0	1	1	2	0	2	0	1	0	0	1	0
12	3	3.5	3.6	5.4	999	999	5.9	3.7	6.5	14.8	3.6	9.3	12.4	5.2
13	2	1.3	4.8	1.8	999	999	3	1.9	1.6	4.1	1.3	2.1	1.3	2
14	1.4	1.8	2.2	2.5	999	999	2.2	2.1	3.8	8.4	1.2	1.1	2.6	1.7
15	2.9	2.1	3	3.3	999	999	3	2.9	3.1	6.3	4	7.9	7.2	3.8
16	1.6	1.5	4.3	2	999	999	2.4	2.1	2.6	3.3	3	3.2	1.6	2.6
17	0.7	0.8	2.4	0.4	999	999	0.6	0.6	1.1	1	0.7	0.8	0.4	0.7
18	0	0	0.6	0	999	999	0.1	0.1	0	0	0	0	0	0.1
19	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0
20	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
21	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
22	1	1	2	0	1	1	1	1	0	1	0	2	2	2
23	1	1	1	1	1	1	1	1	3	1	1	2	0	1
24	1	1	0	1	1	0	1	1	3	1	3	2	0	1
25	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
26	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
27	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0
28	2	0.5	0.5	2.5	3.2	4.6	6	11	5.2	4.9	0.4	1	2.2	1.8
29	20.8	2.2	34.2	2.3	4.1	5.7	4.7	42.5	5.2	31.1	14.1	8.5	26.8	24.2
30	9.8	0	0	19.8	0	0	10.8	3.6	9.9	2.9	0	0.4	0	0
31	18.8	16.8	25.1	19.5	19.9	22.4	21.9	21.6	17.1	21.1	15.9	18.7	17.9	20.6
32	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1
33	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1
34	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1
35	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0
36	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0
37	2	0	0	1	0	0	2	1	1	1	0	1	1	1
38	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1
39	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1
40	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1
41	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0
42	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1
43	2	2	4	5	0	2	2	5	1	2	2	3	2	5
44	3	3	3	5	3	3	3	5	1	3	3	3	3	5
45	3	3	3	0	0	3	2	4	1	0	0	3	3	2
46	6	3	11	7	0	3	3	8	5	9	1	10	4	3
47	4	0	4	0	0	0	3	0	1	5	0	0	6	5
48	2	0	0	7	6	3	0	0	0	0	2	1	4	0
49	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1
50	28	34	50.5	43.5	56.5	17.5	38	39.5	20.5	59	25	27.5	49	39
51	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1
52	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0
53	7	5	3	6	5	4	3	7	5	7	1	5	3	8
54	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1
55	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1
56	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1
57	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1
58	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	3	0	2	0
59	1	0	2	2	2	1	1	1	3	4	2	2	1	2
60	4	1	0	1	999	1	1	0	0	0	2	0	0	0
61	2	1	2	2	999	1	1	1	0	3	2	2	1	1
62	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0
63	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0

	brac	call	conz	defo	dora	godm	helo	ioda	jaca	mulg	oriz	poly	rose	runc
64	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2
65	1	1	3	3	0	0	1	1	0	3	1	1	2	2
66	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	2	2
67	1	2	2	0	0	0	1	1	0	2	1	3	2	2
68	1	1	1	1	0	0	0	1	0	2	2	1	1	2
69	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2	0	0
70	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0
71	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0
72	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0

#### ANEXO IV

Lista de caracteres morfológicos y de flavonoides utilizados y sus respectivos estados (tomado de Villaseñor, 1991).

- 72** División basal de la hoja  
0 No dividida  
1 Runcinada o lirada  
2 Pinnatifida
- 73** Número de lóbulos laterales en hojas basales  
0 Promedio 5 o menos  
1 Promedio 6 o más
- 74** Forma del lóbulo apical  
0 Más largo que los lóbulos laterales  
1 Más o menos similar a los laterales
- 75** Dentición de la hoja  
0 Serrada, dentada o denticulada  
1 Biserrada o doble serrada
- 76** Reducción de la hoja caulinar..  
0 Gradualmente reducida en tamaño hacia arriba  
1 Abruptamente reducida en tamaño hacia arriba
- 77** Base de las hojas caulinares  
0 Auriculada-semiamplexicaule  
1 Sésil o peciolada, ligeramente amplexicaule
- 78** Tipo de capitulo  
0 Anteliforme  
1 Paniculiforme  
2 Tirsoide  
3 Botrioide
- 79** Paracladios inferiores y medios  
0 Sobrepassando al eje principal de la inflorescencia  
1 No sobrepassando al eje principal de la inflorescencia
- 80** Número de cabezuelas  
0 Promedio más de 30 por planta  
1 Promedio menos de 30 por planta
- 81** Forma de la cabezuela  
0 Campanulada a estrechamente campanulada  
1 Ampliamente campanulada a subglobosa
- 82** Posición de la cabezuela en antesis  
0 Erecta  
1 Inclínada
- 83** Número de brácteas involucrales  
0 Promedio 13 o menos  
1 Promedio 15 o más
- 84** Color de las brácteas involucrales  
0 Verdosas o pajizas  
1 Rojizas
- 85** Tricomas en brácteas involucrales  
0 Carece de tricomas multicelulares  
1 Con tricomas multicelulares
- 86** Forma de las brácteas caliculares  
0 Contrastando con las brácteas involucrales  
1 Mezcladas con las brácteas involucrales
- 87** Número de flores por disco  
0 Menos de 50  
1 Promedio más de 50
- 88** Color de la corola  
0 Amarilla  
1 Blanca  
2 Púrpura
- 89** Pubescencia de aquenios  
0 Glabro  
1 Pubescente
- 90** Glicolación en las posiciones 3-0 y 7-0  
0 Presente  
1 Ausente
- 91** Glicosido kaempferol  
0 Presente  
1 Ausente
- 92** Glicolación sólo en la posición 3-0  
0 Ausente  
1 Presente

**ANEXO V**

Matriz básica de datos con caracteres anatómicos, morfológicos y de flavonoides de *Senecio* sección *Mulgediifolii* y no miembros de la sección (ver anexos I y IV)\*.

Las hileras son caracteres y las columnas son especies.

999 = valor no conocido.

	brac	call	conz	defo	dora	godm	helo	ioda	jaca	mulg	oriz	poly	rose	runc	madr	mult	prio	tolu
1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	3	2	3	5	2	4	1
2	0	3	1	2	4	4	2	1	2	1	3	3	3	1	2	1	1	1
3	1	1	1	2	999	999	1	1	1	1	1	3	1	0	1	2	0	1
4	0	1	2	0	999	999	0	1	0	1	0	2	1	2	0	1	1	0
5	0	2	2	0	999	999	0	2	1	2	2	2	3	2	0	2	0	3
6	63.2	69	60.4	57	999	999	72	55	79	73.3	70	67	41	83	49	72.2	58	50
7	60	79	68.3	43.4	999	999	77	53	45	64	66	93.2	44.3	77	64	72	45.2	26
8	53	90	76	57	999	999	56	53	22	76	64	100	26.3	57	30	58	48.3	48.3
9	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1
10	1	1	0	1	1	2	0	2	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1
11	3	3.5	3.6	5.4	999	999	5.9	3.7	6.5	14.8	3.6	9.3	12.4	5.2	5	3.2	7.8	5.8
12	2	1.3	4.8	1.8	999	999	3	1.9	1.6	4.1	1.3	2.1	1.3	2	2.9	1.3	2.7	1
13	1.4	1.8	2.2	2.5	999	999	2.2	2.1	3.8	8.4	1.2	1.1	2.6	1.7	1.7	0.9	1.6	3.7
14	2.9	2.1	3	3.3	999	999	3	2.9	3.1	6.3	4	7.9	7.2	3.8	4.7	1.4	7.7	2.8
15	1.6	1.5	4.3	2	999	999	2.4	2.1	2.6	3.3	3	3.2	1.6	2.6	1.3	2.9	3.3	1.4
16	0.7	0.8	2.4	0.4	999	999	0.6	0.6	1.1	1	0.7	0.8	0.4	0.7	0.8	0.5	1.3	0.2
17	0	0	0.6	0	999	999	0.1	0.1	0	0	0	0	0	0.1	0.1	0	0	0
18	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1
19	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1
20	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1
21	1	1	2	0	1	1	1	1	0	1	0	2	2	2	0	1	0	2
22	1	1	1	1	1	1	1	1	3	1	1	2	0	1	0	1	1	2
23	1	1	0	1	1	0	1	1	3	1	3	2	0	1	0	0	0	4
24	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
25	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
26	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
27	2	0.5	0.5	2.5	3.2	4.6	6	11	5.2	4.9	0.4	1	2.2	1.8	6.3	2.4	7.3	0.5
28	20.8	2.2	34.2	2.3	4.1	5.7	4.7	42.5	5.2	31.1	14.1	8.5	26.8	24.2	37.9	17.1	11.3	5.8
29	9.8	0	0	19.8	0	0	10.8	3.6	9.9	2.9	0	0.4	0	0	6.7	1.5	6.7	0
30	18.8	16.8	25.1	19.5	19.9	22.4	21.9	21.6	17.1	21.1	15.9	18.7	17.9	20.6	17.2	14.6	19.6	21.7
31	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1
32	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1
33	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0
34	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0
35	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0
36	2	0	0	1	0	0	2	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0
37	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0
38	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0
39	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0
40	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
41	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0
42	2	2	4	5	0	2	2	5	1	2	2	3	2	5	4	2	2	0
43	3	3	3	5	3	3	3	5	1	3	3	3	3	5	4	3	3	2
44	3	3	3	0	0	3	2	4	1	0	0	3	3	2	0	0	3	0
45	6	3	11	7	0	3	3	8	5	9	1	10	4	3	7	3	3	2
46	4	0	4	0	0	0	3	0	1	5	0	0	6	5	0	0	0	2
47	2	0	0	7	6	3	0	0	0	0	2	1	4	0	0	5	2	7
48	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0
49	28	34	50.5	43.5	56.5	17.5	38	39.5	20.5	59	25	27.5	49	39	127	53	57.5	999
50	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0
51	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
52	7	5	3	6	5	4	3	7	5	7	1	5	3	8	5	5	3	7
53	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1
54	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1
55	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1
56	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
57	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	3	0	2	0	2	1	1	3
58	1	0	2	2	2	1	1	1	3	4	2	2	1	2	5	1	2	4
59	4	1	0	1	999	1	1	0	0	0	2	0	0	0	1	0	1	3
60	2	1	2	2	999	1	1	1	0	3	2	2	1	1	2	3	1	3
61	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0	1	1	0
62	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0

	brac	call	conz	defo	dora	godm	helo	ioda	jaca	mulg	oriz	poly	rose	runc	madr	mult	prio	tolu
63	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1	0
64	1	1	3	3	0	0	1	1	0	3	1	1	2	2	3	1	0	0
65	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	2	2	0	1	0	0
66	1	2	2	0	0	0	1	1	0	2	1	3	2	2	1	1	0	0
67	1	1	1	1	0	0	0	1	0	2	2	1	1	2	3	1	0	1
68	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0
69	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0
70	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0
71	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
72	1	1	2	0	0	0	0	1	0	1	0	2	1	2	0	0	0	0
73	0	0	1	999	999	999	999	0	999	0	0	1	0	1	999	999	999	999
74	0	0	1	999	999	999	999	0	999	0	0	1	0	1	999	999	999	999
75	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0
76	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
77	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1
78	1	1	1	0	1	1	3	2	3	2	0	1	3	1	0	0	1	0
79	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0
80	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1
81	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1
82	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0
83	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1
84	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0
85	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
86	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
87	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1
88	1	2	2	0	0	0	2	2	1	1	0	1	2	2	0	0	0	0
89	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0
90	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0
91	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1
92	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1

\* Cuando se consideraron los caracteres anatómicos, morfológicos y químicos, el carácter 1 del cuadro 3 se eliminó, por lo tanto, el carácter 2 pasó a ser el número 1 y así sucesivamente hasta el 71. Esto se manejó así por coincidir en ambos trabajos el carácter forma de la hoja basal, así que sólo se consideró el que fue tomado de Villaseñor (1991).

**ANEXO VI**

Matriz básica de datos con caracteres anatómicos, morfológicos y de flavonoides de *Senecio* sección *Mulgediifolii* (ver anexos I y IV)\*.

Las hileras son caracteres y las columnas son especies.

999 = valor no conocido.

	brac	call	conz	defo	dora	godm	helo	ioda	jaca	mulg	oriz	poly	rose	runc
1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	3	2	3
2	0	3	1	2	4	4	2	1	2	1	3	3	3	1
3	1	1	1	2	999	999	1	1	1	1	1	3	1	0
4	0	1	2	0	999	999	0	1	0	1	0	2	1	2
5	0	2	2	0	999	999	0	2	1	2	2	2	3	2
6	63.2	69	60.4	57	999	999	72	55	79	73.3	70	67	41	83
7	60	79	68.3	43.4	999	999	77	53	45	64	66	93.2	44.3	77
8	53	90	76	57	999	999	56	53	22	76	64	100	26.3	57
9	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0
10	1	1	0	1	1	2	0	2	0	1	0	0	1	0
11	3	3.5	3.6	5.4	999	999	5.9	3.7	6.5	14.8	3.6	9.3	12.4	5.2
12	2	1.3	4.8	1.8	999	999	3	1.9	1.6	4.1	1.3	2.1	1.3	2
13	1.4	1.8	2.2	2.5	999	999	2.2	2.1	3.8	8.4	1.2	1.1	2.6	1.7
14	2.9	2.1	3	3.3	999	999	3	2.9	3.1	6.3	4	7.9	7.2	3.8
15	1.6	1.5	4.3	2	999	999	2.4	2.1	2.6	3.3	3	3.2	1.6	2.6
16	0.7	0.8	2.4	0.4	999	999	0.6	0.6	1.1	1	0.7	0.8	0.4	0.7
17	0	0	0.6	0	999	999	0.1	0.1	0	0	0	0	0	0.1
18	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0
19	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
20	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
21	1	1	2	0	1	1	1	1	0	1	0	2	2	2
22	1	1	1	1	1	1	1	1	3	1	1	2	0	1
23	1	1	0	1	1	0	1	1	3	1	3	2	0	1
24	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
25	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
26	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0
27	2	0.5	0.5	2.5	3.2	4.6	6	11	5.2	4.9	0.4	1	2.2	1.8
28	20.8	2.2	34.2	2.3	4.1	5.7	4.7	42.5	5.2	31.1	14.1	8.5	26.8	24.2
29	9.8	0	0	19.8	0	0	10.8	3.6	9.9	2.9	0	0.4	0	0
30	18.8	16.8	25.1	19.5	19.9	22.4	21.9	21.6	17.1	21.1	15.9	18.7	17.9	20.6
31	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1
32	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1
33	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1
34	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0
35	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0
36	2	0	0	1	0	0	2	1	1	1	0	1	1	1
37	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1
38	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1
39	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1
40	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0
41	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1
42	2	2	4	5	0	2	2	5	1	2	2	3	2	5
43	3	3	3	5	3	3	3	5	1	3	3	3	3	5
44	3	3	3	0	0	3	2	4	1	0	0	3	3	2
45	6	3	11	7	0	3	3	8	5	9	1	10	4	3
46	4	0	4	0	0	0	3	0	1	5	0	0	6	5
47	2	0	0	7	6	3	0	0	0	0	2	1	4	0
48	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1
49	28	34	50.5	43.5	56.5	17.5	38	39.5	20.5	59	25	27.5	49	39
50	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1
51	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0
52	7	5	3	6	5	4	3	7	5	7	1	5	3	8
53	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1
54	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1
55	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1
56	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1
57	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	3	0	2	0
58	1	0	2	2	2	1	1	1	3	4	2	2	1	2
59	4	1	0	1	999	1	1	0	0	0	2	0	0	0
60	2	1	2	2	999	1	1	1	0	3	2	2	1	1
61	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0
62	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0

	brac	call	conz	defo	dora	godm	helo	ioda	jaca	mulg	oriz	poly	rose	runc
63	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2
64	1	1	3	3	0	0	1	1	0	3	1	1	2	2
65	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	2	2
66	1	2	2	0	0	0	1	1	0	2	1	3	2	2
67	1	1	1	1	0	0	0	1	0	2	2	1	1	2
68	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2	0	0
69	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0
70	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0
71	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
72	1	1	2	0	0	0	0	1	0	1	0	2	1	2
73	0	0	1	999	999	999	999	0	999	0	0	1	0	1
74	0	0	1	999	999	999	999	0	999	0	0	1	0	1
75	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1
76	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
77	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0
78	1	1	1	0	1	1	3	2	3	2	0	1	3	1
79	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0
80	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0
81	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0
82	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1
83	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0
84	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1
85	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0
86	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0
87	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0
88	1	2	2	0	0	0	2	2	1	1	0	1	2	2
89	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
90	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
91	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1
92	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0

\* Cuando se consideraron los caracteres anatómicos, morfológicos y químicos, el carácter 1 del cuadro 3 se eliminó, por lo tanto, el carácter 2 pasó a ser el número 1 y así sucesivamente hasta el 71. Esto se manejó así por coincidir en ambos trabajos el carácter forma de la hoja basal, así que sólo se consideró el que fue tomado de Villaseñor (1991).