



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO

---

---

FACULTAD DE CIENCIAS

“Delimitación taxonómica de Vernonia Schreb. (Familia  
Asteraceae, Tribu Vernonieae) y géneros afines en México”

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

B I Ó L O G A

P R E S E N T A :

**MARÍA DEL ROSARIO LUCÍA REDONDA MARTÍNEZ**

DIRECTOR DE TESIS: DR. JOSÉ LUIS VILLASEÑOR RÍOS



FACULTAD DE CIENCIAS  
UNAM

2006



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.

*“La naturaleza es un gran libro que debemos aprender a leer”*

*A. Gaudí*

*Arquitecto español*

A mi familia, por todo el apoyo que me  
ha brindado a lo largo de mi vida....  
Por ser únicos en su género  
y especie...

A la memoria de quiénes no pudieron  
ver concluido este trabajo.

## **Agradecimientos**

A la Universidad Nacional Autónoma de México por ser fundamental en mi formación académica, tanto en el bachillerato como en la licenciatura.

Al Dr. José Luis Villaseñor Ríos le agradezco haber sugerido el tema, la dirección de la tesis, las constantes revisiones que hizo al manuscrito, su ayuda para resolver mis dudas, la paciencia y el apoyo que siempre mostró durante la realización del trabajo; pero especialmente por el hecho de exhortarme a mejorar cada parte de esta tesis.

Al Biól. Enrique Ortiz por revisar el manuscrito, por aceptar la invitación para ser parte del jurado y especialmente por todas las sugerencias durante la realización del trabajo.

A la Dra. Beatriz Ludlow Wiechers por su ayuda en el trabajo palinológico, por revisar el manuscrito y ser mi sinodal. Asimismo agradezco al personal del Laboratorio de Desarrollo en Plantas, por permitirme el uso de sus instalaciones y equipo para realizar la técnica de acetólisis.

A la Dra. Susana Valencia Avalos, por revisar el manuscrito y formar parte del sínodo, pero especialmente por iniciarme en el maravilloso mundo de la botánica.

Al M. en C. Pedro Mercado por permitirme el uso de las instalaciones del Laboratorio de Fanerogamia y por su valiosa ayuda en la obtención del material fotográfico.

A la M. en C. Alicia Rojas, por su apoyo, comentarios y sugerencias en la parte anatómica. Asimismo, agradezco al personal del Laboratorio de Anatomía del Jardín Botánico por permitirme hacer uso de las instalaciones y proporcionar el equipo necesario para la identificación de tricomas.

Al Biól. Ramiro Cruz Durán, por la paciencia y asesoría brindada en la elaboración de los dibujos y especialmente por revisar el manuscrito y formar parte del jurado.

A todos los sinodales y revisores extras, por sus valiosas observaciones y comentarios que permitieron mejorar este trabajo.

A todos mis amigos, especialmente a los de la Facultad de Ciencias, por todo lo que compartimos a lo largo de la carrera.

Al quinteto maravilla (Miriam, Mónica, Yúrik, Amanda y Alberto), por todas las aventuras y desventuras que compartimos antes, durante y después del trabajo de campo en Petatlán.

A mis asesores técnicos Fernando, Fabiola, Edgar, Elia y Mariana, ya que sus comentarios y sugerencias siempre fueron de gran ayuda para mejorar la presentación de este trabajo, pero especialmente por su amistad.

En fin, a todas y cada una de las personas que contribuyeron con su granito de arena para ver terminado este trabajo.

## Resumen

Se establecen los límites taxonómicos entre los géneros *Vernonia*, *Vernonanthura* y *Leiboldia*; para su delimitación, se revisó la morfología y palinología de 14 especies y dos subespecies. Los datos obtenidos fueron evaluados mediante dos tipos de análisis: morfométrico y cladístico. En ambos casos se encontraron resultados similares. Así, se determinó que el género *Vernonia* en México está representado por 11 especies y dos subespecies, *Vernonanthura* se conforma por dos especies y *Leiboldia* agrupa igualmente a dos especies.

## Índice

### I. Introducción

1

Objetivos

4

### II. Materiales y métodos

10

### III. Morfología de *Vernonia* y géneros afines

17

Hojas y venación

17

Complemento de tricomas

17

Paracladio

24

Cabezuelas, involucro

25

Vilano, corola

26

Androceo, gineceo

27

Aquenio

29

### IV. Palinología de *Vernonia* y géneros afines

31

### V. Análisis morfométrico

36

Ordenación

39

**VI. Análisis cladístico**

41

**VII. Tratamiento taxonómico**

45

Clave para los géneros

45

Clave para las especies de *Vernonia*

46

Clave para las especies de *Vernonanthura*

63

Clave para las especies de *Leiboldia*

69

**VIII. Conclusiones**

73

**Literatura citada**

74

## I. Introducción

La tribu Vernonieae, es una de las 17 tribus que integran a la familia Asteraceae; se distingue por la presencia de hojas alternas, cabezuelas homógamas, discoides, corolas actinomorfas, blancas, rosas o púrpuras, con cinco lóbulos, anteras sagitadas o caudadas en la base, usualmente los apéndices con tricomas glandulares; sin embargo, la característica más distintiva son los estilos delgados, con ramas filiformes y pilosas a lo largo de toda su extensión. El polen también es distintivo en esta tribu, pues las espinas se arreglan en un patrón más o menos regular, que puede ser equinolofado, lofado o psilolofado y las aberturas generalmente son tricolporadas, aunque también se presentan triporadas.

A nivel mundial la tribu Vernonieae está conformada por 98 géneros y alrededor de 1 300 especies, distribuidas principalmente en las regiones tropicales (Bremer, 1994). En México, la tribu se encuentra representada por nueve géneros, que contienen unas 76 especies (Villaseñor *et al.*, 1998). Cabe destacar que de los nueve géneros reportados, seis, *Eremosis*, *Leiboldia*, *Lepidaploa*, *Lepidonia*, *Stramentopappus* y *Vernonanthura*, han sido segregados del género *Vernonia sensu lato*.

Schreber describe el género *Vernonia* en 1791; el nombre genérico deriva del apellido del botánico inglés William Vernon, dedicado al estudio de las briofitas y colector en Norteamérica (Quattrocchi, 2000). Bentham (1873) consideró que *Vernonia* era el principal miembro de la tribu Vernonieae, junto con un pequeño número de géneros cercanamente relacionados con él. En 1914, Ekman coincide con esta idea y observa que la delimitación de todas las unidades taxonómicas en *Vernonia* es extremadamente difícil, tanto a nivel específico como genérico, problema derivado de la gran cantidad de géneros pequeños o monotípicos presentes en la tribu Vernonieae (Jones, 1977).

Gleason (1906) en su monografía de la tribu Vernonieae en Norteamérica reconoce tres secciones del género *Vernonia*: *Baccharoides* (conformada por 1 especie), *Tephrodes* (también con una especie) y *Lepidaploa* (integrada por 7 subsecciones y 92 especies). Las especies mexicanas conocidas hasta esa fecha estaban agrupadas en la sección *Lepidaploa*. Dalla Torre y Harms (1907) dividen a *Vernonia sensu lato* en 16 secciones y reconocen la existencia de 450 especies a nivel mundial.

En su revisión taxonómica del género *Vernonia* sección *Leiboldia*, Jones (1979c) observa que las especies de esta sección son morfológicamente distintas de las otras Vernonias. Destacan

por su hábito arbustivo, porque las inflorescencias consisten de pocas cabezuelas y por la longitud de la corola, que es comparativamente más larga con respecto a otras *Vernonias*. El vilano se presenta en varias series de igual o diferente longitud y los granos de polen son equinados, considerados como el tipo más primitivo dentro del género. Jones (1979c) reconoce 6 especies en esta sección.

En la revisión taxonómica de las secciones *Leiboldia* y *Lepidonia* del género *Vernonia*, Turner (1981) agrupa tres especies en la sección *Leiboldia* y 7 especies en la sección *Lepidonia*. Robinson y Funk (1987) realizando un análisis filogenético, en el cual utilizaron 11 caracteres, morfológicos, palinológicos, además del número cromosómico, segregan a los géneros *Leiboldia*, *Lepidonia* y *Stramentopappus*. Estos autores sugieren que el reconocimiento de estos segregados sirve de base para la creación de grupos monofiléticos en la tribu Vernonieae.

En 1992, Robinson propone el nuevo género *Vernonanthura*, el cual agrupa a 68 especies neotropicales previamente incluidas en *Vernonia*. La palabra *Vernonanthura* proviene del epíteto *Vernonia* y el complejo final derivado de antera y “oura” (cola), haciendo referencia a las anteras caudadas que presentan los miembros de este nuevo género. Sin embargo, tal carácter no es exclusivo, ya que se presenta en varios géneros de la tribu Vernonieae.

El género *Leiboldia* fue propuesto por Schlechtendahl en 1847, reconociendo dos especies. El epíteto está dedicado al botánico alemán Friedrich Ernts Leibold, quién recolectó en Cuba y México entre 1839 y 1844 (Quattrocchi, 2000). Sin embargo, el nombre fue publicado como una sección del género *Vernonia* en los trabajos de Bentham y Hooker en 1873 (Jones, 1977). Gleason (1906) elevó el nombre al rango de género, considerándolo endémico de México y reconociendo 4 especies: *L. salvinae*, *L. mexicana*, *L. leiboldiana* y *L. serrata*. En 1922, Gleason transfiere las dos primeras especies al género *Vernonia* y retiene las otras dos en *Leiboldia*. Dalla Torre y Harms (1907) consideran a *Leiboldia* como una sección del género *Vernonia*. Blake (1926) descarta el género *Leiboldia* y transfiere sus especies a *Vernonia* (Jones, 1979c). Robinson y Funk (1987) plantean la posibilidad de reconocer a *Leiboldia* como un género monotípico; en un trabajo posterior, Robinson (1999) valida dicha posibilidad.

Finalmente, el género *Lepidaploa*, considerado por Cassini como un subgénero de *Vernonia*, es recaracterizado por Robinson (1990). El epíteto deriva del vocablo griego *lepidos* (bráctea), el cual hace referencia a las brácteas que presentan las especies de este género en las inflorescencias. *Lepidaploa* se caracteriza por la presencia de cimbras escorpioideas y el número

de brácteas involucrales proporcional al número de flores.

En México se han realizado varios estudios florísticos y taxonómicos, en los que se hace referencia a las especies de *Vernonia sensu lato*. Entre los más importantes se encuentra el estudio de los árboles y arbustos de México, en el cual, Blake (1926) propone que existen 33 especies arbustivas de *Vernonia*. En su revisión taxonómica de la subsección *Paniculatae* series *Umbeliformes*, Jones (1976b) reporta la existencia de 10 especies para esta subsección. Posteriormente, el mismo autor (Jones, 1977) considera que en México existen 50 especies de *Vernonia*.

En la flora de Nueva Galicia (región que comprende los estados de Nayarit, Jalisco y Michoacán), McVaugh (1984) encuentra la presencia de 21 especies de *Vernonia*. En un estudio referente a la familia Asteraceae en México, Turner y Nesom (1990) consideran la presencia de 58 especies de *Vernonia*, de las cuales, 56 son nativas y dos exóticas; del número total de especies nativas, 39 están restringidas a México y 15 se encuentran en peligro. Años después, Turner (1994) describe dos nuevas especies de *Vernonia*, encontradas en el noreste de México: *V. hintoniorum* y *V. zaragozana*.

En la flora del Bajío y de regiones adyacentes (Guanajuato, Querétaro y Michoacán), Rzedowski y Calderón (1995), postulan la presencia de 15 especies de *Vernonia*. Considerando la segregación de algunos géneros, Villaseñor *et al.* (1998) estiman que en México existen 25 especies de *Vernonia*, 20 especies de *Vernonanthura* y cinco especies de *Leiboldia*. Robinson (1999), reporta solamente ocho especies de *Vernonia*, aunque plantea la posibilidad de que *V. alamanii* y *V. bealliae* podrían incluirse en el género *Vernonanthura*, para el cual reporta nueve especies. En la flora fanerogámica del Valle de México Calderón y Rzedowski (2001), hallan solamente tres especies de *Vernonia*.

El género *Vernonia sensu lato* ha presentado problemas taxonómicos desde que fue descrito, y a pesar de que ha sido objeto de una gran cantidad de estudios, lejos de resolverlos, en algunos casos los han acentuado. Con el propósito de contribuir a la solución de algunos de estos problemas taxonómicos y en base a la propuesta de Robinson (1992, 1999), se decidió realizar este trabajo con el objeto de definir mejor los límites taxonómicos entre *Vernonia*, *Vernonanthura* y *Leiboldia*. Para ello se consideran aspectos morfológicos y palinológicos de 18 especies (señaladas con un asterisco en el cuadro 1). En estudios anteriores, varios autores han utilizado el complemento de tricomas para diferenciar especies y subespecies (Hunter y

Austin, 1967; King y Jones, 1975) e incluso para agrupar especies relacionadas (Faust y Jones, 1973). En otros casos, el polen también ha permitido corroborar el agrupamiento de especies, ya sea de forma independiente (Keeley y Jones, 1979; Jones, 1979b; Robinson *et al.* 1980) o al combinar los datos polínicos con morfología (Smith, 1969). Por ello se pretende estudiar en este trabajo tales estructuras junto con caracteres morfológicos adicionales, con los siguientes objetivos:

1. Determinar los límites taxonómicos entre los géneros *Vernonia*, *Vernonanthura* y *Leiboldia*.
2. Definir el número de especies de cada uno de estos tres géneros presentes en México.
3. Evaluar la similitud que existe entre las 14 especies y dos subespecies de los géneros *Vernonia*, *Vernonanthura* y *Leiboldia*, por medio de un análisis morfométrico y explorar sus relaciones por medio de un análisis cladístico.
4. Elaborar las descripciones de los géneros con base en los datos analizados.

**Cuadro 1.** Especies de *Vernonia sensu lato* presentes en México

Especies	Gleason, 1906	Blake, 1926	Jones, 1973, 1976b, 1979c	Turner 1981 1988, 1989	McVaugh, 1984	Rzedowski 1995, 2001	Robinson 1992, 1999
* <i>Vernonia alamanii</i> DC.	✓	✓	✓		✓	✓	✓ <i>Vernonanthura</i> ?
<i>Vernonia arctioides</i> Less.		✓	✓	✓		✓	* <i>Leiboldia serrata</i> (D. Don) Gleason
<i>Vernonia argyropappa</i> Buek	✓					✓	<i>Lepidaploa salzmännii</i> (DC.) H. Rob.
<i>Vernonia aristifera</i> S.F. Blake		✓			<i>Vernonia steetzii</i> Sch. Bip. var. <i>aristifera</i> (S.F. Blake) McVaugh		<i>Critoniopsis foliosa</i> (Benth.) H. Rob.
<i>Vernonia aschenborniana</i> Schauer	✓	✓	✓			<i>Vernonia patens</i> Kunth	<i>Vernonanthura patens</i> (Kunth) H. Rob.
<i>Vernonia autumnalis</i> McVaugh			✓		✓		<i>Critoniopsis autumnalis</i> (McVaugh) H. Rob.
<i>Vernonia baadii</i> (McVaugh) S.B. Jones			✓		✓		<i>Critoniopsis baadii</i> (McVaugh) H. Rob.
<i>Vernonia barbinervis</i> Sch. Bip. in Seem.		✓	✓				<i>Critoniopsis barbinervis</i> (Sch. Bip.) H. Rob.
<i>Vernonia barclayi</i> H. Rob. & C. F. Reed			✓				<i>Vernonanthura</i> ?
* <i>Vernonia bealliae</i> McVaugh			✓		✓		<i>Vernonanthura</i> ?
<i>Vernonia booleana</i> Sch. Bip.	✓		<i>Bolanosa</i> ?		✓		<i>Bolanosa</i> ?
<i>Vernonia callilepis</i> Gleason	✓	✓	<i>Vernonia salvinae</i> Hemsl.	✓			<i>Lepidonia callilepis</i> (Gleason) H. Rob. & V.A. Funk
<i>Vernonia canescens</i> Kunth	✓	✓	✓		✓	<i>Vernonia arborescens</i> (L.) Sw.	* <i>Lepidaploa canescens</i> (Kunth) H. Rob.
<i>Vernonia capreaefolia</i> Gleason	✓	✓	<i>Vernonia liatroides</i> DC. subsp. <i>ehrenbergiana</i> (Sch. Bip.) S.B. Jones		✓		<i>Vernonanthura liatroides</i> (DC.) H. Rob.
<i>Vernonia corae</i> Standl. & Steyerm.			✓	✓			<i>Lepidonia corae</i> (Standl. & Steyerm.) H. Rob.
<i>Vernonia cordata</i> Kunth	✓		✓		✓		* <i>Vernonanthura cordata</i> (Kunth) H. Rob.
<i>Vernonia corymbiformis</i> DC.	✓		* <i>Vernonia karvinskiana</i> DC. subsp. <i>karvinskiana</i>		<i>Vernonia bealliae</i> McVaugh		<i>Vernonia karvinskiana</i> DC. <i>Vernonanthura</i> ?

<i>Vernonia cronquistii</i> S.B. Jones			✓				* <i>Vernonanthura cronquistii</i> (S.B. Jones) H. Rob.
<i>Vernonia deppeana</i> Less.	✓	✓	✓		✓		<i>Vernonanthura deppeana</i> (Less.) H. Rob.
<i>Vernonia diazlanana</i> B.L. Turner				✓			<i>Lepidaploa diazlanana</i> (B.L. Turner) H. Rob.
<i>Vernonia dictyophlebia</i> Gleason	✓	✓	<i>Vernonia alamanii</i> DC.		<i>Vernonia alamanii</i> DC. var. <i>dictyophlebia</i> (Gleason) McVaugh	<i>Vernonia alamanii</i> DC.	<i>Vernonia alamanii</i> DC. <i>Vernonanthura</i> ?
<i>Vernonia durangensis</i> S.F. Blake		✓					<i>Critoniopsis ovata</i> (Gleason) H. Rob.
<i>Vernonia ehrenbergiana</i> Sch. Bip.			<i>Vernonia liatroides</i> DC. subsp. <i>ehrenbergiana</i> (Sch. Bip.) S.B. Jones				<i>Vernonanthura liatroides</i> (DC.) H. Rob.
<i>Vernonia ervendbergii</i> A. Gray	✓			<i>Vernonia greggii</i> A. Gray var. <i>ervendbergii</i> (A. Gray) B.L. Turner		<i>Vernonia greggii</i> A. Gray var. <i>ervendbergii</i> (A. Gray) B.L. Turner	<i>Vernonia greggii</i> A. Gray subsp. <i>ervendbergii</i> (A. Gray) G.C. Chapm. & S.B. Jones
<i>Vernonia faustiana</i> (G.C. Chapm. & S.B. Jones) B.L. Turner			<i>Vernonia greggii</i> subsp. <i>faustiana</i> G.C. Chapm. & S.B. Jones	✓			<i>Vernonia faustiana</i> (G.C. Chapm. & S.B. Jones) B.L. Turner
<i>Vernonia feddema</i> McVaugh			✓		✓		<i>Vernonanthura</i> ?
* <i>Vernonia greggii</i> A. Gray	✓		✓			✓	✓
* <i>Vernonia guerroana</i> S.B. Jones			✓	✓			?
<i>Vernonia heydeana</i> J. M. Coult.		✓				✓	<i>Critoniopsis heydeana</i> (J.M. Coult.) H. Rob.
<i>Vernonia hintoniorum</i> B.L. Turner				✓			* <i>Vernonanthura hintoniorum</i> (B.L. Turner) H. Rob.
<i>Vernonia inuloides</i> DC.			* <i>Vernonia karvinskiana</i> DC. subsp. <i>inuloides</i> S.B. Jones				✓ <i>Vernonanthura</i> ?
<i>Vernonia jaliscana</i> Gleason	✓		<i>Vernonia serratulooides</i> Kunth subsp. <i>vermonioides</i> (A. Gray) S.B. Jones		<i>Vernonia vermonioides</i> (A. Gray) Bacigalupi		<i>Vernonanthura serratulooides</i> (Kunth) H. Rob.
<i>Vernonia jonesii</i> B.L. Turner				✓			<i>Lepidonia jonesii</i> (B.L. Turner) H. Rob. & V.A. Funk

<i>Vernonia karvinskiana</i> DC.	✓	✓	✓				✓ <i>Vernonanthura</i> ?
<i>Vernonia koelzii</i> McVaugh					✓		<i>Lepidaploa koelzii</i> (McVaugh) H. Rob.
<i>Vernonia lankesterii</i> S.F. Blake			✓	✓			<i>Lepidonia lankesterii</i> (S.F. Blake) H. Rob. & V.A. Funk
<i>Vernonia leiocarpa</i> DC.		✓	✓				<i>Critoniopsis leiocarpa</i> (DC.) H. Rob.
<i>Vernonia liatroides</i> DC.	✓	✓	✓				* <i>Vernonanthura liatroides</i> (DC.) H. Rob.
* <i>Vernonia lindheimeri</i> A. Gray & Engelm.	✓		✓				✓
<i>Vernonia littoralis</i> Brandegee		✓	✓				<i>Critoniopsis littoralis</i> (Brandegee) H. Rob.
<i>Vernonia macphersonii</i> S.B. Jones & Stutts			✓		✓		<i>Critoniopsis macphersonii</i> (S.B. Jones & Stutts) H. Rob.
<i>Vernonia macvaughii</i> S.B. Jones			✓				<i>Critoniopsis macvaughii</i> (S.B. Jones) H. Rob.
* <i>Vernonia marginata</i> (Torr.) Raf.	✓		✓				✓
<i>Vernonia melanocarpa</i> (Gleason) S.F. Blake	<i>Eremosis melanocarpa</i> Gleason	✓					<i>Critoniopsis leiocarpa</i> (DC.) H. Rob.
<i>Vernonia mexicana</i> Less.	<i>Leiboldia mexicana</i> (Less.) Gleason	✓		✓			<i>Lepidonia mexicana</i> (Less.) H. Rob. & V.A. Funk
<i>Vernonia michoacana</i> McVaugh					✓		<i>Critoniopsis pallens</i> (Sch. Bip.) H. Rob.
<i>Vernonia monosis</i> Sch. Bip.		✓					<i>Critoniopsis tomentosa</i> (La Llave & Lex.) H. Rob.
<i>Vernonia morelana</i> Gleason	✓	✓				<i>Vernonia cordata</i> Kunth	<i>Vernonanthura cordata</i> (Kunth) H. Rob.
<i>Vernonia mucronata</i> S.F. Blake		✓				<i>Vernonia steetzii</i> Sch. Bip.	<i>Vernonia steetzii</i> Sch. Bip. <i>Critoniopsis foliosa</i> (Benth.) H. Rob.
<i>Vernonia oaxacana</i> Sch. Bip. ex Klatt	✓	✓	✓				* <i>Vernonanthura oaxacana</i> (Sch. Bip. ex Klatt) H. Rob.
<i>Vernonia obtusa</i> (Gleason) S.F. Blake	<i>Eremosis obtusa</i> Gleason	✓	✓			✓	<i>Critoniopsis obtusa</i> (Gleason) H. Rob.

<i>Vernonia oolepis</i> S.F. Blake		✓					<i>Critoniopsis oolepis</i> (S.F. Blake) H. Rob.
<i>Vernonia pallens</i> Sch. Bip.		✓	✓				<i>Critoniopsis pallens</i> (Sch. Bip.) H. Rob.
<i>Vernonia palmeri</i> Rose		✓	<i>Vernonia triflosculosa</i> Kunth subsp. <i>palmeri</i> (Rose) S.B. Jones				<i>Critoniopsis triflosculosa</i> (Kunth) H. Rob.
<i>Vernonia paniculata</i> DC.			✓		✓	✓	<i>Critoniopsis tomentosa</i> (La Llave & Lex.) H. Rob.
<i>Vernonia patens</i> Kunth	✓	✓	✓				* <i>Vernonanthura patens</i> (Kunth) H. Rob.
<i>Vernonia polypleura</i> S.F. Blake			✓				<i>Lepidaploa polypleura</i> (S.F. Blake) H. Rob.
<i>Vernonia pooleae</i> B.L. Turner				✓			<i>Stramentopappus pooleae</i> (B.L. Turner) H. Rob. & V.A. Funk
<i>Vernonia pugana</i> S.B. Jones & Stutts			✓		✓		<i>Critoniopsis pugana</i> (S.B. Jones & Stutts) H. Rob.
<i>Vernonia salicifolia</i> (DC.) Sch. Bip.		✓	✓			✓	<i>Critoniopsis salicifolia</i> (DC.) H. Rob.
<i>Vernonia salvinae</i> Hemsl.	<i>Leiboldia salvinae</i> (Hemsl.) Gleason	✓	✓	✓			<i>Lepidonia salvinae</i> (Hemsl.) H. Rob.
<i>Vernonia salzmanii</i> DC.			✓				<i>Lepidaploa salzmanii</i> (DC.) H. Rob.
<i>Vernonia schaffneri</i> A. Gray	✓		<i>Vernonia greggii</i> A. Gray subsp. <i>schaffneri</i> (A. Gray) G.C. Champ. & S.B. Jones				<i>Vernonia greggii</i> subsp. <i>schaffneri</i> (A. Gray) G.C. Champ. & S.B. Jones
<i>Vernonia schiedeana</i> Less.	✓	✓	✓			<i>Vernonia tortuosa</i> (L.) S. F. Blake	<i>Lepidaploa tortuosa</i> (L.) H. Rob.
<i>Vernonia serratuloides</i> Kunth	✓		✓		✓	✓	* <i>Vernonanthura serratuloides</i> (Kunth) H. Rob.
<i>Vernonia sinclairii</i> Benth.	✓		<i>Vernonia serratuloides</i> Kunth subsp. <i>serratuloides</i> S.B. Jones		✓		<i>Vernonanthura sinclairii</i> (Benth.) H. Rob.
<i>Vernonia solorzanoana</i> Rzed. & Calderón						✓	<i>Critoniopsis solorzanoana</i> (Rzed. & Calderón) H. Rob.
<i>Vernonia steetzii</i> Sch. Bip.		✓	✓		✓	✓	<i>Critoniopsis foliosa</i> (Benth.) H. Rob.

<i>Vernonia tarchonanthisfolia</i> (DC.) Sch. Bip.			✓	✓			<i>Critoniopsis tarchonanthisfolia</i> (DC.) H. Rob.
<i>Vernonia tequilana</i> S.B. Jones & Stutts			✓		✓	<i>Vernonia villaregalis</i> S. Carvajal	<i>Critoniopsis villaregalis</i> (S. Carvajal) H. Rob.
<i>Vernonia tortuosa</i> (L.) S.F. Blake			✓			✓	* <i>Lepidaploa tortuosa</i> (L.) H. Rob.
<i>Vernonia triflosculosa</i> Kunth		✓	✓		✓		<i>Critoniopsis triflosculosa</i> (Kunth) H. Rob.
<i>Vernonia umbellifera</i> Gleason	✓		<i>Vernonia serratulooides</i> Kunth subsp. <i>serratulooides</i> S.B. Jones		<i>Vernonia serratulooides</i> Kunth	<i>Vernonia serratulooides</i> Kunth	<i>Vernonanthura serratulooides</i> (Kunth) H. Rob.
<i>Vernonia uniflora</i> Sch. Bip.			✓		✓	✓	<i>Critoniopsis uniflora</i> (Sch. Bip.) H. Rob.
<i>Vernonia vernonioides</i> (A. Gray) Bacigalupi			<i>Vernonia serratulooides</i> Kunth subsp. <i>vernonioides</i> (A. Gray) S.B. Jones		✓		<i>Vernonanthura serratulooides</i> (Kunth) H. Rob.
<i>Vernonia villaregalis</i> S. Carvajal						✓	<i>Critoniopsis villaregalis</i> (S. Carvajal) H. Rob.
<i>Vernonia zaragozana</i> B.L. Turner				✓			<i>Acourtia coulteri</i> (A. Gray) Reveal & R. M. King [Mutisieae]

Las especies marcadas con un asterisco corresponden a las especies analizadas en este trabajo, el símbolo ✓ indica que un autor reconoció a la especie con el nombre que aparece en la primera columna; el signo de interrogación en algunas especies, hace referencia a los géneros o especies que no se encuentran bien definidas.

## II. Materiales y métodos

Para realizar este trabajo, se llevaron a cabo las siguientes actividades:

1. Revisión bibliográfica preliminar, concerniente a la tribu Vernonieae y en particular al género *Vernonia*; se consultaron trabajos referentes a la taxonomía, anatomía, morfología y palinología.
2. Revisión de ejemplares de herbario. Se realizaron observaciones de los ejemplares depositados en el Herbario Nacional (MEXU), Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, pertenecientes a los géneros *Vernonia*, *Vernonanthura*, *Leiboldia* y *Lepidaploa*, elaborando una lista de las especies presentes en México.
3. Elaboración de laminillas. Se realizaron disecciones, removiendo algunas flores y aquenios de los ejemplares de herbario; la corola, estilo y anteras fueron montados en solución Hoyer, para observaciones posteriores al microscopio. Para montar los aquenios se utilizaron unas “cajas” elaboradas con portaobjetos (uno sobre el que se montaban los aquenios y otro que los cubría) y tiras de cartulina en las orillas; los aquenios se fijaron con una gota de barniz transparente.
4. Identificación de caracteres diagnósticos. Tomando como base los trabajos de Robinson (1992 y 1999), se elaboró una lista de caracteres diagnósticos de los géneros *Vernonia*, *Vernonanthura* y *Leiboldia*.
5. Observación y medición de caracteres diagnósticos. A partir de las laminillas, se comenzó con la medición de algunos caracteres diagnósticos, tales como la longitud de la corola, del estilo, de las anteras, del aquenio, del vilano y la presencia de tricomas. Para cada especie se realizaron 10 mediciones, con flores provenientes de ejemplares de 10 localidades distintas y lo más lejanas entre sí. En el caso de algunas especies, se tomaron flores de 10 cabezuelas distintas, debido a que sólo existe un ejemplar en el herbario.

En los ejemplares de herbario se identificó el tipo de venación de la hoja, tricomas, paracladio, capitulescencia, además de medir la longitud del involucro. El número de cromosomas se obtuvo a partir de los trabajos realizados por Jones (1974, 1976a, 1976b y 1979a) y Turner (1981). Debido a que algunas especies tratadas en este estudio se describieron en fechas posteriores a las investigaciones antes mencionadas, su número cromosómico se considera desconocido.

Para la identificación de tricomas se realizaron cortes de hojas provenientes de los ejemplares de herbario; las cuáles fueron previamente hidratadas con agua y conservadas en alcohol al 70%. Los cortes se realizaron con una navaja convencional y fueron observados en un foto microscopio, y se tomaron fotografías de los tricomas, aunque sólo de algunos ejemplares.

### *Palinología*

1. Toma de muestras palinológicas. En este caso, se eligieron 3 ejemplares de cada especie, los cuales fueron recolectados en lugares lo bastante alejados uno del otro para tratar de evaluar la variabilidad de los caracteres palinológicos. De los ejemplares elegidos, se removieron entre 3 y 5 cabezuelas en pre-antesis (esto dependiendo del tamaño de la cabezuela), las cuales fueron colocadas en bolsas de papel celofán y rotuladas con los datos correspondientes.

2. Acetolisis. Las cabezuelas de cada especie fueron sometidas al proceso de acetolisis, el cual se realiza de la siguiente manera:

2.1 Etiquetar los tubos de centrífuga correspondientes con el número de muestras a procesar. Colocar de 3-5 cabezuelas en los tubos, con ayuda de unas pinzas y agregar hidróxido de potasio (KOH) al 5% hasta cubrirlas.

2.2 Macerar las muestras con ayuda de una espátula de acero inoxidable y colocarlas en baño María durante 10 minutos. Una vez transcurrido este lapso de tiempo, agregar agua destilada para equilibrar los tubos.

2.3 Centrifugar a 1 500 rpm (revoluciones por minuto) durante 3 minutos y decantar.

2.4 Agregar agua destilada y macerar, centrifugar a 1 500 rpm durante 3 minutos y decantar. Este paso se repite 2 veces.

2.5 Agregar ácido acético glacial, macerar y centrifugar a 1 500 rpm durante 3 minutos. Decantar, realizar este proceso en 2 ocasiones.

2.6 Añadir mezcla acetolítica en proporción 9:1 de anhídrido acético y ácido sulfúrico; cubriendo por completo la muestra. Calentar en baño María durante 10 minutos (macerando durante los primeros 5 minutos), a una temperatura de 70-90° C. Detener la reacción agregando ácido acético glacial, centrifugar a 1 500 rpm durante 3 minutos y decantar.

2.7 Repetir el procedimiento descrito en 2.5, sin macerar la muestra y realizar nuevamente el paso 2.4, omitiendo la maceración de la muestra.

2.8 Calentar la gelatina glicerizada y añadir de tal forma que cubra por completo la pastilla que contiene el polen. Con ayuda de una pipeta pasteur, tomar una gota de esa mezcla y colocarla en un portaobjetos; para expandir la muestra se utiliza un palillo y por último se coloca un cubreobjetos.

3. Obtención de laminillas. Una vez obtenidas las laminillas correspondientes, dejar secar por espacio de 15-20 días. Posteriormente se limpian, eliminando los excesos de gelatina glicerizada, con ayuda de una aguja de disección. Sellar con barniz transparente y colocar una etiqueta con los datos correspondientes a cada especie.

4. Observación y medición de caracteres palinológicos. A partir de las laminillas, se midieron algunos caracteres del grano de polen, tales como el diámetro de la vista polar y ecuatorial, el ancho y la longitud de las espinas y los poros, el ancho de los muros, la sexina y la nexina. Así mismo, se identificó el patrón de ornamentación en los granos de polen de cada especie, mediante la elaboración de dibujos y la toma de fotografías.

#### *Análisis taxonómicos*

1. Codificación de caracteres. Una vez completada la lista de caracteres por analizar y dependiendo del número de estados de carácter, se codificaron y se elaboró una matriz rectangular de 18 especies por 26 caracteres en Excel<sup>®</sup>, esto en el caso del análisis numérico.

2. Obtención de patrones de similitud. La matriz de datos fue importada al programa SYNTAX<sup>®</sup> (Hierarchical Clustering), utilizando el editor del mismo programa. Se calcularon las distancias euclidianas para obtener el dendograma correspondiente; el método de agrupamiento fue UPGMA (método de ligamiento promedio no ponderado). Para complementar los resultados obtenidos en el dendograma, se realizó una ordenación (ordination), en particular un análisis de coordenadas principales (PCo A), utilizando el mismo programa. Los caracteres analizados y la matriz de datos correspondiente se muestran a continuación.

### Caracteres evaluados en el análisis morfométrico

1. Tallo
  - 0 Pubescente
  - 1 Blanco tomentoso
2. Forma de la hoja
  - 0 Elíptica a ovada
  - 1 Lanceolada
3. Margen de la hoja
  - 0 Serrado
  - 1 Entero
4. Margen de la hoja
  - 0 No revoluto
  - 1 Revoluto
5. Base de la hoja
  - 0 Atenuada-cuneada
  - 1 Redondeada
6. Tricomas multicelulares uniseriados en el haz de las hojas
  - 0 Presentes
  - 1 Ausentes
7. Tricomas peltados en el haz de las hojas
  - 0 Ausentes
  - 1 Presentes
  - 2 Presentes o ausentes
8. Tricomas en forma de T en el haz de las hojas
  - 0 Ausentes
  - 1 Presentes
9. Envés de la hoja
  - 0 Pubescente
  - 1 Blanco-tomentoso
10. Tricomas lageniformes en el envés de las hojas
  - 0 Ausentes
  - 1 Presentes
  - 2 Presentes o ausentes
11. Tricomas peltados en el envés de las hojas
  - 0 Presentes
  - 1 Ausentes
12. Tricomas multicelulares uniseriados en el envés de las hojas
  - 0 Presentes
  - 1 Ausentes
13. Forma del paracladio
  - 0 Monocasio
  - 1 Dicasio
14. Agregación de las cabezuelas
  - 0 Cimas escorpioideas
  - 1 Corimbos
  - 2 Tirso
  - 3 Glomérulos
15. Cabezuelas
  - 0 Sésiles o subsésiles (pedúnculos < 5 mm)
  - 1 Pedunculadas (pedúnculos > 1 cm)
16. Forma de la cabezuela
  - 0 Urceolada
  - 1 Turbinada
17. Involucro
  - 0 Pubescente
  - 1 Glabrescente
18. Tricomas peltados en el involucro
  - 0 Ausentes
  - 1 Presentes
19. Ápice de las filarias
  - 0 Mucronado
  - 1 Aristado
20. Color de la corola
  - 0 Rosa - púrpura
  - 1 Blanca
21. Pubescencia de la corola
  - 0 Glabra
  - 1 Tricomas fusiformes
  - 2 Tricomas peltados
  - 3 Tricomas peltados y fusiformes
22. Tricomas peltados en las anteras
  - 0 Ausentes
  - 1 Presentes
  - 2 Presentes o ausentes
23. Base del nectario
  - 0 Con un lóbulo
  - 1 Con 1 ó 2 lóbulos
24. Pubescencia de los aquenios
  - 0 Glabros
  - 1 Pilosos
  - 2 Tricomas peltados
  - 3 Pilosos y con tricomas peltados
25. Ornamentación del grano de polen
  - 0 Equinolofado
  - 1 Equinolofado a subequinolofado
26. Aberturas en los granos de polen
  - 0 Triporados
  - 1 Tricolporados
  - 2 Tricolporados e inaperturados

**Cuadro 2.** Matriz de 26 caracteres por 18 especies

Carácter	<i>Ver ala</i>	<i>Ver bea</i>	<i>Ver gre</i>	<i>Ver gue</i>	<i>Ver kinu</i>	<i>Ver kkar</i>	<i>Ver lin</i>	<i>Ver mar</i>	<i>Vnt cor</i>	<i>Vnt cro</i>	<i>Vnt hin</i>	<i>Vnt lia</i>	<i>Vnt oax</i>	<i>Vnt pat</i>	<i>Vnt ser</i>	<i>Lei ser</i>	<i>Lep can</i>	<i>Lep tor</i>
1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
2	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
5	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
6	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
7	0	0	1	0	2	2	0	1	1	0	1	1	0	2	0	0	0	0
8	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
9	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
10	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	2	1	1	0	1	0	0	0
11	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0
12	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0
13	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0
14	1	1	1	3	1	1	1	1	0	1	1	2	1	0	2	3	0	0
15	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0
16	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0
17	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0
18	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0
19	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
20	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0
21	2	2	2	3	2	2	2	2	2	0	2	2	2	0	2	3	3	1
22	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	2	2	0	1	0	0	0
23	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
24	2	2	3	0	2	2	3	2	3	1	2	2	3	1	3	0	1	1
25	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
26	2	1	1	1	2	2	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	0	0

Los números representan el estado de carácter, por lo general 0 indica ausencia, 1 presencia y 2 presencia o ausencia.

3. Análisis cladístico. En este caso se generó una matriz de 17 taxa por 25 caracteres en Excel®, la cual se importó como archivo de texto a Word® y posteriormente a Winclada®. Una vez que se configuró la matriz con el formato de Winclada®, se realizó un análisis heurístico que derivó los cladogramas correspondientes. Los caracteres y la matriz de datos pertenecientes a este análisis se muestran a continuación.

### Caracteres evaluados en el análisis cladístico

1. Tallo
  - 0 Pubescente
  - 1 Blanco tomentoso
2. Forma de la hoja
  - 0 Elíptica a ovada
  - 1 Lanceolada
3. Margen de la hoja
  - 0 Serrado
  - 1 Entero
4. Margen de la hoja
  - 0 No revoluto
  - 1 Revoluto
5. Base de la hoja
  - 0 Atenuada-cuneada
  - 1 Redondeada
6. Tricomas multicelulares uniseriados en el haz de las hojas
  - 0 Presentes
  - 1 Ausentes
7. Tricomas peltados en el haz de las hojas
  - 0 Ausentes
  - 1 Presentes
8. Tricomas en forma de T en el haz de las hojas
  - 0 Ausentes
  - 1 Presentes
9. Envés de la hoja
  - 0 Pubescente
  - 1 Blanco-tomentoso
10. Tricomas lageniformes en el envés de las hojas
  - 0 Ausentes
  - 1 Presentes
11. Tricomas peltados en el envés de las hojas
  - 0 Presentes
  - 1 Ausentes
12. Tricomas multicelulares uniseriados en el envés de las hojas
  - 0 Presentes
  - 1 Ausentes
13. Agregación de las cabezuelas
  - 0 Cima escorpioidea
  - 1 Corimbiforme
  - 2 Tirsoide
  - 3 Glomérulos
14. Cabezuelas
  - 0 Sésiles a subsésiles (pedúnculos < 5 mm)
  - 1 Pedunculadas (pedúnculos > 1 cm)
15. Forma de la cabezuela
  - 0 Urceolada
  - 1 Turbinada
16. Involucro
  - 0 Pubescente
  - 1 Glabrescente
17. Tricomas peltados en el involucro
  - 0 Ausentes
  - 1 Presentes
18. Ápice de las filarias
  - 0 Mucronado
  - 1 Aristado
19. Color de la corola
  - 0 Rosa - púrpura
  - 1 Blanca
20. Tricomas peltados en las anteras
  - 0 Ausentes
  - 1 Presentes
21. Base del nectario
  - 0 Con un lóbulo
  - 1 Con 1 ó 2 lóbulos
22. Aquenios
  - 0 Pubescentes
  - 1 Glabros
23. Ornamentación del grano de polen
  - 0 Equinolofado
  - 1 Subequinolofado
24. Granos de polen (aberturas)
  - 0 Triaporados
  - 1 Tricolporados
  - 2 Inaperturados
25. Número de cromosomas
  - 0 x = 17
  - 1 x = 19

**Cuadro 3.** Matriz de 17 taxa por 25 caracteres

Especie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
<i>Lepidaploa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ver alamanii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0,1	1,2	0
<i>Ver bealliae</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	?
<i>Ver greggii</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Ver guerreroana</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	3	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Ver kinuloides</i>	0	0	0	0	0	0	0,1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0,1	1,2	0
<i>Ver kkarvinskiana</i>	0	0	0	0	0	0	0,1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0,1	1,2	0
<i>Ver lindheimeri</i>	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Ver marginata</i>	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Vnt cordata</i>	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Vnt cronquistii</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vnt hintoniorum</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	?	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	?
<i>Vnt liatroides</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	2	1	1	1	1	0	0	0,1	0	0	0	1,2	0
<i>Vnt oaxacana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0,1	0	0	0	0	0
<i>Vnt patens</i>	0	0	0	0	0	0	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Vnt serratuloides</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	2	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Lei serrata</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	3	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1

El signo de interrogación (?) indica que el estado de carácter se desconoce o no fue observado, los caracteres polimórficos se muestran con dos números; por lo general 0 indica ausencia, 1 presencia. El género *Lepidaploa* se utiliza como grupo externo, razón por la cual dos especies del mismo también se incluyen en el análisis morfométrico (ver matriz anterior).

### III. Morfología de *Vernonia* y géneros afines

#### *Hojas*

La forma de las hojas en la mayoría de las especies analizadas va de elíptica a ovada, dos especies presentan hojas lanceoladas (*Vernonia lindheimeri* y *V. marginata*). El margen de las hojas es serrado en la mayoría de las especies. Únicamente *Vernonia lindheimeri*, presenta margen entero y revoluto, éste último carácter también lo comparte con *Vernonanthura serratuloides*.

#### *Venación*

Las hojas de *Vernonia*, *Vernonanthura*, *Leiboldia* y *Lepidaploa*, presentan venación reticulada del tipo pinnado. Siguiendo la propuesta de Hickey (1974), se observa que las 18 especies estudiadas tienen venación semicraspedódroma.

#### *Complemento de tricomas*

Los tricomas pueden ser características diagnósticas en *Vernonia*; sin embargo, su valor como criterio taxonómico puede incrementarse considerablemente si la información se interpreta con referencia a otras líneas de evidencia (Faust y Jones, 1973). El complemento de tricomas en los géneros *Vernonia*, *Vernonanthura*, *Leiboldia* y *Lepidaploa*, consiste de tricomas peltados, lageniformes (órganos ventrudos en la base y con la parte superior más angosta, como los arquegonios de los musgos; Font Quer, 1985), multicelulares uniseriados y en forma de T, distribuidos tanto en órganos vegetativos como en órganos reproductivos.

#### *Órganos vegetativos*

Las hojas de las especies estudiadas poseen por lo menos 8 tipos distintos de tricomas, distribuidos de manera combinada en la superficie adaxial (haz) y abaxial (envés). De los tipos de tricomas observados, dos de ellos corresponden a tricomas unicelulares y seis a tricomas multicelulares (Fig. 1).

Los tricomas unicelulares observados pueden ser filiformes o lageniformes. Los primeros se encuentran en el tallo de *Vernonia lindheimeri*, *V. guerreroana* y *L. serrata*, así como en la superficie abaxial de las hojas de *Vernonia lindheimeri* y *Leiboldia serrata* (Fig. 1, L). Tricomas como éstos fueron encontrados por Cabrera (1944) en las hojas de algunas *Vernonias* argentinas, especialmente en la superficie abaxial.

Los tricomas lageniformes (denominados por Faust y Jones (1973) “tricomas en forma de punzón”), fueron observados en *Vernonia greggii* y *V. marginata*, entre otras especies que se distribuyen en los Estados Unidos. Este tipo de tricomas también se encontró en el envés de las hojas de *Vernonia alamanii*, *V. bealliae*, *V. karvinskiana* subsp. *inuloides*, *V. karvinskiana* subsp. *karvinskiana*, *Vernonanthura cronquistii*, *V. liatroides*, *V. oaxacana* y *V. serratuloides* (Fig. 1, B-D). Cabe destacar que este tipo de tricomas se encuentran exclusivamente en el envés de las hojas, aunque en algunos ejemplares llegan a presentarse dispersos en el haz (especialmente en *Vernonia greggii* y *Vernonanthura cronquistii*).

Los tricomas multicelulares se registraron en las hojas de las 18 especies estudiadas y son uniseriados, ya sean curvos, rectos y largos, o tricelulares. Existen reportes de tricomas uniseriados curvos y rectos en las hojas de *Vernonia greggii* y *V. marginata*, entre otras especies de *Vernonia* de los Estados Unidos (Faust y Jones, 1973) y en *V. lindheimeri* (Faust y Jones, 1973; King y Jones, 1975). Además de las especies antes mencionadas, los tricomas uniseriados curvos se encuentran de forma abundante en el haz de las hojas de *Vernonia alamanii*, *V. bealliae*, *V. greggii*, *V. guerreroana*, *V. karvinskiana* subsp. *inuloides*, *V. karvinskiana* subsp. *karvinskiana*, *V. marginata*, *Vernonanthura hintoniorum*, *V. liatroides*, *V. oaxacana*, *V. serratuloides* y *L. serrata* (Fig. 1, F). Este tipo de tricomas se ha reportado en ambas superficies de la hoja de *Stevia rebaudiana*, una especie de Paraguay (Cornara *et al.*, 2001). Asimismo Cabrera (1944), encontró tricomas uniseriados rectos u ondulados en algunas *Vernonias* argentinas.

Los tricomas uniseriados rectos y largos se observan en ambas superficies de las hojas de *Vernonanthura cordata* y *V. patens*, o en la superficie abaxial de *Vernonia bealliae*, *Vernonanthura oaxacana* y *V. serratuloides* (Fig. 1, E). Faust y Jones (1973) distinguen la presencia de tricomas multicelulares rectos en las hojas de *Vernonia greggii* y *V. marginata*, entre otras especies de los Estados Unidos. *Lepidaploa canescens* y *L. tortuosa* presentan tricomas tricelulares (con dos células basales cortas y una larga célula apical), en ambas superficies de las hojas.

La presencia de tricomas multicelulares en forma de L fue planteada en *Vernonia lindheimeri* y otras especies norteamericanas (Hunter y Austin, 1967). Así mismo, Faust y Jones (1973) logran distinguir este tipo de tricomas en un grupo de *Vernonias* norteamericanas, entre las que se encuentran *Vernonia greggii*, *V. lindheimeri* y *V. marginata*. En las especies mexicanas, este

tipo de tricomas se encuentra en algunos ejemplares de *Vernonanthura liatroides* y *V. oaxacana*.

Los tricomas en forma de T han sido encontrados en *Vernonia lindheimeri* (Hunter y Austin, 1967; King y Jones, 1975), *V. greggii* y *V. marginata* (Faust y Jones, 1973). En las especies mexicanas sólo se observaron en *V. greggii* y *Vernonanthura serratuloides* (Fig. 1, G-H).

En *Vernonia guerreroana* se logró identificar un tipo de tricomas que en primera instancia parecen unicelulares (filiformes), aunque en realidad son multicelulares. Están constituidos por dos células basales, la primera ensanchada en la base y constreñida en el ápice y la segunda ensanchada en la parte media, con la base y el ápice constreñidos y una célula apical filiforme muy larga (Fig. 1, J-K). Este tipo de tricomas fue considerado por Cabrera (1944), como el principal componente del indumento tomentoso en varias especies de Vernonias argentinas.

Los tricomas peltados, encontrados en las hojas de 13 de las 18 especies analizadas, habían sido nombrados previamente tricomas glandulares (Faust y Jones, 1973; King y Jones, 1975), los cuales están presentes en ambas superficies de las hojas de *Vernonia greggii*, *V. lindheimeri* y *V. marginata*. Sin embargo, en este análisis no se consideran glandulares, debido a que no se realizaron las pruebas histoquímicas correspondientes. En este trabajo se observaron tricomas peltados en el envés de las hojas de *Vernonia alamanii*, *V. bealliae*, *V. greggii*, *V. karvinskiana* subsp. *inuloides*, *V. karvinskiana* subsp. *karvinskiana*, *V. marginata*, *Vernonanthura cordata*, *V. hintoniorum*, *V. liatroides*, *V. patens* y *V. serratuloides* (Fig. 1, A).

Algunos ejemplares de *Vernonia karvinskiana* subsp. *karvinskiana*, *Vernonanthura cordata* y *V. serratuloides*, presentan tricomas peltados en ambas superficies de la hoja. *Vernonia greggii*, *V. marginata*, *Vernonanthura cordata*, *V. hintoniorum*, *V. liatroides* y *V. patens*, tienen tricomas peltados en el haz de la hoja, mientras que en *Vernonia guerreroana*, *Leiboldia serrata* y *Vernonanthura cronquistii*, están ausentes en ambas superficies de la hoja. Cornara *et al.* (2001) encontraron la presencia de tricomas glandulares peltados en ambas superficies de las hojas de *Stevia rebaudiana*.

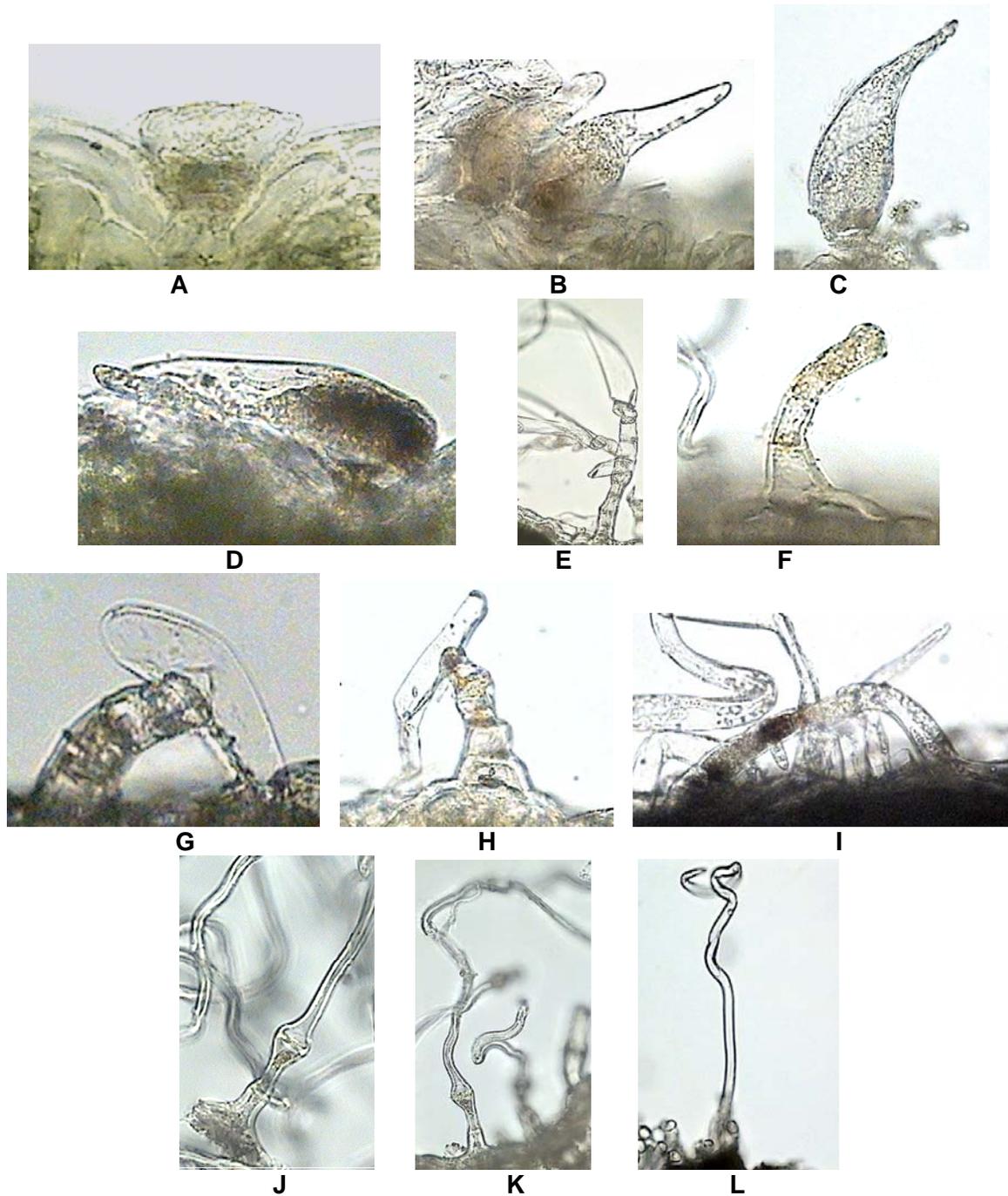
Faust y Jones (1973) informan de la presencia de tricomas glandulares lageniformes en *Vernonia marginata* y *V. greggii*; en este estudio se observaron tricomas lageniformes en varias especies de *Vernonia sensu stricto* y *Vernonanthura sensu* Robinson (1999), aunque en algunas especies como *Vernonia greggii*, *V. karvinskiana* subsp. *inuloides*, *V. karvinskiana* subsp. *karvinskiana* y *Vernonanthura oaxacana*, parece que los tricomas lageniformes tienen

un contenido semejante a taninos (Fig. 1, B y D). Sin embargo, no se realizaron pruebas histoquímicas para determinar si contenían algún tipo de metabolito secundario.

En especies como *Vernonia bealliae* (envés), *Vernonanthura oaxacana* (haz) y *V. patens* (haz y envés), se observaron tricomas uniseriados (de 8-15 células basales y una célula apical larga), con contenidos similares a taninos (por la coloración rojiza que presentan) y que al parecer no habían sido reportados con anterioridad (Fig. 1, I).

Robinson (1992) reporta que las hojas de *Vernonanthura* pueden ser glabras, tomentosas o glandulares, sin mencionar las características del complemento de tricomas. Debido a lo arbitrario que puede resultar una clasificación de tricomas, en el análisis numérico únicamente se consideran las características más distintivas de los mismos, es decir, si los tricomas son peltados o multicelulares, así como la forma que presentan (lageniformes, o en T).

El involucre es pubescente en 15 de las 18 especies estudiadas. Las especies que presentan pubescencia en el involucre son *Vernonia guerreroana*, *V. lindheimeri*, *Vernonanthura hintoniorum*, *V. patens*, *V. serratuloides*, *Leiboldia serrata*, *Lepidaploa canescens* y *L. tortuosa*. El indumento se conforma principalmente por tricomas unicelulares filiformes. En la mayoría de las especies, el involucre presenta algunos tricomas peltados (*Vernonia alamanii*, *V. guerreroana*, *V. greggii*, *V. karvinskiana* subsp. *inuloides*, *V. karvinskiana* subsp. *karvinskiana*, *V. marginata*, *Vernonanthura cordata*, *V. hintoniorum*, *V. liatroides*, *V. serratuloides* y *L. serrata*). El carácter pubescente del involucre de *Vernonia guerreroana*, *V. lindheimeri* y *L. serrata* ha sido encontrado con anterioridad (Jones y Faust, 1978 [*Vernonia*]; Jones, 1979 c [*Leiboldia*]). Así mismo, existen informes de involucros pubescentes en otras especies de la familia Asteraceae; por ejemplo en *Stevia rebaudiana*, el indumento del involucre está conformado por tricomas multicelulares uniseriados largos y cortos, ubicados a los lados de las brácteas involucrales (Cornara *et al.*, 2001).



**Figura 1.** Tricomas de las hojas. A, tricoma peltado X400 (*Vernonanthura cordata*, superficie adaxial). B-D tricomas lageniformes X400 (*Vernonia greggii*, superficie abaxial; *V. marginata*, superficie abaxial; *V. greggii*, superficie abaxial); E, tricoma multicelular uniseriado X200 (*Vernonanthura cordata*, superficie abaxial); F, tricoma multicelular uniseriado y curvo X400 (*Vernonia guerreroana*, superficie adaxial); G-H, tricomas en forma de T X400 (*Vernonia greggii*, superficie adaxial); I, tricomas multicelulares uniseriados X400 (*Vernonanthura oaxacana*, superficie abaxial); J-K, tricomas tricelulares X200 (*Vernonia guerreroana*, superficie abaxial); L, tricoma unicelular filiforme X200 (*Vernonia lindheimeri*, superficie abaxial).

### Órganos reproductivos

El complemento de tricomas en los órganos reproductivos de las especies estudiadas se encuentra constituido, al igual que en las hojas, por tricomas peltados y tricomas fusiformes, aunque en algunas especies carecen de pubescencia.

Robinson (1992) menciona que en ocasiones las corolas de *Vernonanthura* pueden ser glandulares. En la mayoría de las especies analizadas se observó que el indumento de la corola está constituido principalmente por tricomas peltados (Figs. 8d, 10b, 11c). Todas las especies mexicanas de *Vernonia* y en cinco de las siete especies mexicanas de *Vernonanthura* los presentan, solamente *V. cronquistii* y *V. patens* tienen corolas glabras (Figs. 9b y 12b respectivamente). La corola de *Vernonia guerreroana* y *Leiboldia serrata* tiene pubescencia constituida tanto por tricomas peltados (en toda la corola) y fusiformes (únicamente en los lóbulos; Fig. 14b). *Lepidaploa canescens* y *L. tortuosa*, tienen tricomas fusiformes (en toda la corola) y peltados en la corola -únicamente en los lóbulos- (Fig. 13b). Cornara *et al.* (2001) observaron la presencia de tricomas glandulares y tricomas largos (multicelulares uniseriados) en la corola de *Stevia rebaudiana*.

Robinson (1992) menciona también la presencia de glándulas en los apéndices y el conectivo de las anteras de *Vernonanthura*. De igual forma, otros autores (Bremer, 1994; Gleason, 1906), han mencionado la presencia de ellas en *Vernonia*. Robinson (1999) reporta que los apéndices de las anteras de *Vernonia* pueden presentar o carecer de glándulas, mientras que los apéndices de las anteras de *Vernonanthura* tienen tricomas glandulares, tricomas no glandulares o son glabros; en el caso del género *Leiboldia*, discute la ausencia de glándulas en los apéndices.

En este trabajo, las anteras de 12 de las 18 especies estudiadas presentan pubescencia, constituida por tricomas peltados en el conectivo y los apéndices (*Vernonia alamanii* (Fig. 8e), *V. bealliae*, *V. greggii*, *V. karvinskiana* subsp. *inuloides*, *V. karvinskiana* subsp. *karvinskiana*, *V. lindheimeri*, *V. marginata* [Fig. 10c], *Vernonanthura hintoniorum* y *V. serratuloides* [Fig. 11d]). En algunas especies los apéndices y el conectivo pueden presentar o carecer de tricomas peltados (*Vernonanthura liatroides* y *V. oaxacana*). También se encontraron especies con anteras glabras, como es el caso de *Vernonanthura cordata*, *V. cronquistii* (Fig. 9c), *V. patens* (Fig. 12c), *Vernonia guerreroana* (Fig. 14c), *Leiboldia serrata*, *Lepidaploa canescens* y *L. tortuosa* (Fig. 13c). La pubescencia de los apéndices de las anteras también ha sido reportado por otros autores (Gleason, 1906; Bremer, 1994).

Las anteras de *Vernonia guerreroana*, *Vernonanthura cronquistii*, *V. patens*, *L. serrata*, *Lepidaploa canescens* y *L. tortuosa*, son glabras. En el caso de las dos primeras especies, existe una relación entre la ausencia de indumento en la corola con la ausencia de pubescencia en las anteras (Figs. 9c y 12c respectivamente); sin embargo, en el caso de *Vernonia guerreroana*, *Leiboldia serrata* y las dos especies de *Lepidaploa*, la ausencia de tricomas en las anteras, tal y como lo ilustra Robinson (1999), contrasta con la pubescencia que presentan en la corola.

El estilo de la tribu Vernonieae es considerado por diversos autores como un estilo piloso (Bremer, 1994; Gleason, 1906; Jones, 1977). Tal condición es observada en las especies mexicanas, donde los tricomas son unicelulares, no glandulares, cortos en la superficie interna y largos en la externa.

Robinson (1992), propone que los aquenios de *Vernonanthura* son setosos y glandulares; años después, el mismo autor (Robinson, 1999) esquematiza los aquenios de *Vernonia* con presencia de tricomas simples o tricomas glandulares y los de *Vernonanthura* con tricomas simples. La pubescencia de los aquenios en las especies mexicanas está conformada por tricomas peltados (*Vernonia alamanii* [Fig. 8], *V. bealliae*, *V. karvinskiana* subsp. *inuloides*, *V. karvinskiana* subsp. *karvinskiana*, *V. marginata* [Fig. 10b], *Vernonanthura hintoniorum* y *V. liatroides*, en otras pueden ser pilosos *Vernonanthura cronquistii* [Fig. 9b], *V. patens* [Fig. 12b], *Lepidaploa canescens* y *L. tortuosa* [Fig. 13b]) o una combinación de ambos, es decir, el aquenio es piloso y además presenta tricomas peltados entremezclados (*Vernonia greggii*, *V. lindheimeri*, *Vernonanthura cordata*, *V. oaxacana* y *V. serratulooides* [Fig. 11b]). *Vernonia guerreroana* y *Leiboldia serrata*, presentan aquenios glabros (Fig. 14d), característica que ya había sido encontrada por Jones (1979c).

### *Paracladio*

Un paracladio se define como la estructura del eje principal de una inflorescencia, que se repite en una mayor extensión. Weberling (1992) plantea la existencia de dos tipos de paracladio: el monocasio (un pedúnculo con una flor terminal y una flor lateral) y el dicasio (un pedúnculo con una flor terminal y dos flores laterales). Las especies mexicanas analizadas en este trabajo presentan en su mayoría un paracladio del tipo dicasio (Figs. 8a, 9a, 11a, 14a) y solo siete especies tienen paracladios monocasiales (*Vernonia greggii*, *V. marginata* [Fig. 10a], *V. lindheimeri*, *Vernonanthura cordata*, *V. patens* [Fig. 12a], *Lepidaploa canescens* y *L. tortuosa* [Fig. 13a]).

### *Inflorescencias*

Cronquist (1988) plantea la existencia de dos grandes grupos de inflorescencias, inflorescencias cimosas e inflorescencias racemosas, dividiendo cada grupo en 5 grupos más pequeños. Flores-Vindas (1999) propone 15 tipos de inflorescencias en las angiospermas. Weberling (1992) divide las inflorescencias en simples y compuestas, reportando 5 tipos distintos para cada división. Leppik (1977) reconoce la existencia de tres tipos de inflorescencias en la familia Asteraceae: capítulos simples (discoides o radiados, como los que se observan en *Taraxacum*), sinflorescencias (cabezuelas de cabezuelas o glomérulos, como ocurre en *Flaveria*, *Lagascea*, *Elephantopus* y *Gnaphalium*) y conflorescencias (agrupación de cabezuelas imitando una inflorescencia, ya sean espigas, racimos, panículas, corimbos o cimas, como en *Ageratum*, *Aster*, *Cosmos*, *Eupatorium*, *Microspermum*, *Montanoa*, *Stevia*, *Tagetes*, entre otras). La mayoría de las especies revisadas presentan conflorescencias de tipo corimbiformes (Figs. 8a, 9a, 10a), las cuales pueden ser monocasiales o dicasiales, dos especies tienen inflorescencias tirsoideas de tipo dicasio (*Vernonanthura liatroides* y *V. serratuloides* [Fig. 11a]) y cuatro especies presentan cimas escorpioideas de tipo monocasio, *Vernonanthura cordata*, *V. patens* (Fig. 12a), *Lepidaploa canescens* y *L. tortuosa* (Fig. 13a). *Vernonia guerreroana* y *L. serrata*, presentan sinflorescencias con las cabezuelas agregadas en glomérulos (Fig. 14a).

Otros autores han reconocido este tipo de inflorescencias en las *Vernonias* mexicanas (Jones, 1976b, 1979c; Jones y Faust, 1978; Turner, 1994). Cabrera (1944) encuentra 8 tipos de inflorescencias en las *Vernonias* argentinas.

### Cabezuelas

La mayoría de las especies estudiadas presentan cabezuelas pedunculadas, aunque cinco especies tienen cabezuelas sésiles (*Vernonanthura patens* [Fig. 12a], *Vernonia guerreroana* [Fig. 14a], *Leiboldia serrata*, *Lepidaploa canescens* y *L. tortuosa* [Fig. 13a]) y únicamente *Vernonanthura cordata* tiene cabezuelas subsésiles. Con respecto a la forma, encontramos que diez especies tienen cabezuelas urceoladas (*Vernonia alamanii* [Fig. 8a], *V. greggii*, *V. guerreroana* [Fig. 14a], *V. karvinskiana* subsp. *inuloides*, *V. marginata*, *Vernonanthura cordata*, *V. patens*, *Leiboldia serrata*, *Lepidaploa canescens* y *L. tortuosa*) y ocho presentan cabezuelas turbinadas (*Vernonia bealliae*, *V. karvinskiana* subsp. *karvinskiana*, *V. lindheimeri*, *Vernonanthura cronquistii* [Fig. 9a], *V. hintoniorum*, *V. liatroides*, *V. oaxacana* y *V. serratuloides*).

Leppik (1977) plantea que las cabezuelas de la familia Asteraceae pueden presentar siete formas básicas (discoide, capitada, radiada, corbiculada, numerada, cupulada y tubulada, aunque las cuatro últimas son modificaciones de las otras tres). Villaseñor (com. pers.) reconoce cuatro tipos de cabezuelas: radiadas (con flores liguladas en la periferia y flores tubulares o del disco en el centro), liguladas (la cabezuela está constituida únicamente por flores liguladas), discoideas (las flores del disco, tubulares, ocupan todo el receptáculo) y disciformes (con flores filiformes en la periferia y flores tubulares en el centro). Así mismo, agrupa las cabezuelas en homógamas (liguladas y discoideas) y heterógamas (liguladas y disciformes). Todas las especies analizadas presentan cabezuelas homógamas discoideas, carácter reportado con anterioridad por otros autores (Bremer, 1994; Cabrera, 1944; Gleason, 1906; Jones, 1976b, 1977, 1979c; Jones y Faust, 1978, Robinson, 1992 y 1999, Turner, 1994).

### Involucro

Jones (1977) describe el involucro de las Vernonieae como ovoide, globular, cilíndrico o campanulado, con muchas brácteas involucrales estrecha o ligeramente imbricadas en varias series, ocasionalmente pocas en una serie. Las especies mexicanas estudiadas presentan un involucro campanulado a subcilíndrico, con varias series de filarias o brácteas involucrales, en ocasiones más ancho que largo (principalmente en *Leiboldia serrata*). Las brácteas involucrales son imbricadas y la serie interna más larga que las externas. La longitud del involucro varía de 5-18 mm (9.0-19.4 mm en *Vernonia sensu stricto*, 5.0-9.0 mm en *Vernonanthura sensu* Robinson (1999), 15.0-18.0 mm en *Vernonia guerreroana* y *Leiboldia serrata*, y 7.0-11.0 mm en *Lepidaploa*). El receptáculo es convexo y sin páleas, caracteres que han sido reportados con anterioridad (Jones, 1976b, 1979c; Jones y Faust, 1978; Robinson, 1990; Turner, 1994).

### *Vilano*

El vilano de la tribu Vernonieae es generalmente alargado y setoso, en ocasiones aplanado, biseriado, con la serie externa frecuentemente reducida o escamosa, rara vez ausente (Jones, 1977). Todas las especies analizadas presentan vilano biseriado; la serie interna de cerdas capilares barbeladas y la externa es similar, aunque muy reducida, razón por la cual la longitud del vilano se toma en referencia a la serie interna. Tiene una longitud de 7.0-9.8 mm en *Vernonia sensu stricto*, de 5.0-7.0 mm en *Vernonanthura* (*sensu* Robinson (1999)), de 8.5-13.0 mm en *Vernonia guerreroana* y *Leiboldia serrata*, y de 5.6-9.2 mm en *Lepidaploa*. En la mayoría de las especies es persistente; sin embargo, en *Vernonia guerreroana* y *Leiboldia serrata* es muy frágil y con frecuencia caduco. Los valores de longitud encontrados en este estudio coinciden con las propuestas de otros autores (Jones, 1976b; Jones y Faust, 1978; Turner, 1994), aunque en el caso de *Vernonia guerreroana* y *Leiboldia serrata*, la longitud del vilano es ligeramente mayor a la que encuentra Jones (1979c).

### *Corola*

En las Asteraceae se encuentran cuatro tipos básicos de corola: tubular, radiada, labiada y ligulada (Leppik, 1977). Villaseñor (com. pers.), acepta la existencia de cuatro tipos de corolas en la familia: tubulares, filiformes, bilabiadas y liguladas o loriformes. Las especies estudiadas presentan corolas tubulares actinomorfas, de color rosa a púrpura en la mayoría y blanco en dos especies de *Vernonanthura* (*V. cordata* y *V. patens*) y en algunos ejemplares de *Lepidaploa tortuosa*. Otros autores han reportado la variación en el color de la corola de las Vernonieae (Bremer, 1994; Cabrera, 1944; Gleason, 1906; Jones, 1977, Robinson, 1992 y 1999). La longitud de la corola varía de 11.0-16.0 mm en *Vernonia sensu stricto*, de 6.0 –11.0 mm en *Vernonanthura sensu* Robinson (1999), de 17.0-18.0 mm en *Leiboldia* y de 7.0-9.0 mm en *Lepidaploa*. Jones (1976b, 1979c), Jones y Faust (1978), Robinson (1992) y Turner (1994), reportan valores similares en las especies analizadas.

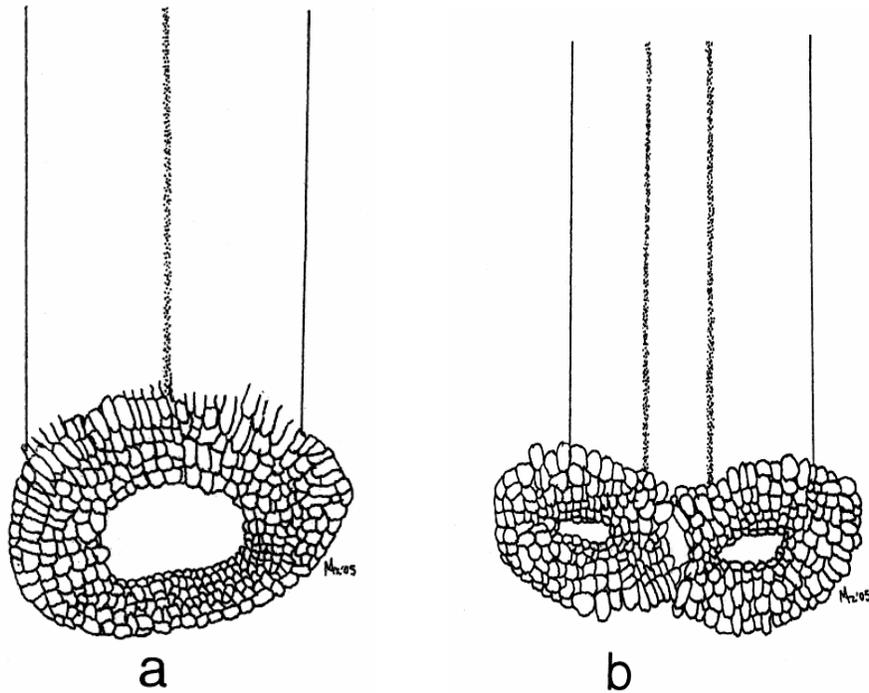
### Androceo

Las anteras de las 18 especies analizadas presentan anteras con bases caudadas, correspondiendo con los datos de varios autores (Gleason, 1906; Jones, 1975; Bremer, 1994). En la mayoría de las especies de *Vernonia*, la longitud de los apéndices es mayor a 1 mm, excepto en *V. karvinskiana* subsp. *inuloides* y *V. karvinskiana* subsp. *karvinskiana* (0.7 y 0.8 mm respectivamente), en *Vernonanthura*, la longitud de los apéndices tiene un rango de 0.6 a 0.8 mm, mientras que en *Leiboldia* va de 0.6 a 0.9 mm. La longitud del conectivo es muy variable, en *Vernonia*, el rango de longitud va de 2.0 (*V. karvinskiana* subsp. *karvinskiana*) a 3.4 mm (*V. alamanii*); en *Vernonanthura* encontramos conectivos de 1.4 (*V. cordata* y *V. patens*) a 3.0 mm (*V. hintoniorum*). *Leiboldia* tiene conectivos de 2.0 a 3.0 mm.

### Gineceo

El estilo característico de la tribu Vernonieae es delgado, con ramas filiformes y pilosas (Bremer, 1994, Gleason, 1906 y Jones, 1977), curvadas hacia afuera. Todas las especies analizadas presentan estilos similares a los que han sido descritos. Cabrera (1944) reporta estilos similares en las *Vernonias* argentinas. La longitud del estilo en las especies mexicanas varía de 9.0-15.0 mm en *Vernonia sensu stricto*, de 5.2-9.6 en *Vernonanthura sensu* Robinson (1999) y de 14.0-18.0 mm en *Leiboldia*, mientras que la longitud de las ramas es de 3.0-6.0 en *Vernonia sensu stricto*, de 2.5-6.0 mm en *Vernonanthura sensu* Robinson (1999) y de 4.0-6.0 mm en *Leiboldia*. Estos valores son similares a los que plantean otros autores (Jones, 1976b, 1979c; Jones y Faust, 1978; Turner, 1994).

En tres especies de *Vernonia sensu stricto* (*V. alamanii*, *V. bealliae* y *V. greggii*), la base del nectario se encuentra formada por uno o dos lóbulos (Fig. 2a) y por 4-6 capas de células; mientras que en las otras especies es unilobulada (fig. 2b) y está constituida por 5-6 capas de células; el diámetro varía de 0.25-0.80 mm. En *Vernonanthura sensu* Robinson (1999) la base del estilo se conforma de 2-6 capas de células (*V. patens*, tiene de 6-8 capas de células en la base del estilo), la base es unilobular y tiene un diámetro de 0.24-0.37 mm; en *Vernonia guerreroana* y *Leiboldia serrata*, la base del estilo presenta 2-3 capas de células, constituida por un lóbulo, con un diámetro de 0.24-0.40 mm. En *Lepidaploa*, la base del nectario es unilobulada y tiene 4-6 capas celulares.



**Figura 2.** Base del nectario a) Base unilobulada (*Vernonanthura cordata*) X25, b) Base con dos lóbulos (*Vernonia alamanii*) X25.

### Aquenio

Los aquenios de la tribu Vernonieae son cilíndricos a ligeramente aplanados, frecuentemente acostillados ó cuatro a cinco angulados (Jones, 1977). Todas las especies consideradas en este trabajo presentan aquenios cilíndricos y acostillados, con 8-10 (12) costillas; solamente dos especies (*Vernonia guerreroana* y *Leiboldia serrata*) tienen aquenios con cuatro costillas. La longitud de los aquenios es de 3.5-9.0 mm en *Vernonia sensu stricto*, de 3.0-3.7 mm en *Vernonanthura sensu* Robinson (1999), de 3.5-4.0 mm en *Leiboldia*, y de 2.6-3.0 mm en *Lepidaploa*, coincidiendo con los valores encontrados previamente por diversos autores (Jones, 1976b, 1979c; Jones y Faust, 1978; Turner, 1994). Cabrera (1944) encuentra en las Vernonias argentinas aquenios cilíndricos a turbinados, generalmente con diez costillas.

**Cuadro 4.** Valores de algunos caracteres morfológicos cuantificados en los géneros *Vernonia*, *Vernonanthura*, *Leiboldia* y *Lepidaploa*.

Especie	Dientes margen hoja	Longitud pecíolo	Longitud hoja	Ancho hoja	Longitud pedúnculo	Longitud involucro	Ancho involucro	Longitud vilano	Longitud corola	Longitud anteras	Longitud aqueño
<i>Ver alamanii</i>	<b>25.6</b>	<b>7.5</b>	<b>8.6</b>	<b>3.5</b>	<b>3.9</b>	<b>19.4</b>	<b>16.2</b>	<b>9.8</b>	<b>16</b>	<b>5.9</b>	<b>5.6</b>
	8	2.5	3	1.5	1.4	2.83	2	0.83	2.4	1.23	0.55
<i>Ver bealliae</i>	<b>19.7</b>	<b>8.2</b>	<b>7.4</b>	<b>3.1</b>	<b>2.7</b>	<b>12</b>	<b>8.1</b>	<b>8</b>	<b>12.8</b>	<b>4.9</b>	<b>4.8</b>
	5	3.3	3.2	1.3	0.9	0.94	1.1	1.4	1.5	0.8	0.5
<i>Ver greggii</i>	<b>18.5</b>	<b>3.5</b>	<b>8.1</b>	<b>2.4</b>	<b>3.9</b>	<b>9.6</b>	<b>11.1</b>	<b>7.2</b>	<b>12.7</b>	<b>5.15</b>	<b>5.2</b>
	5.7	2.3	1.9	0.6	0.85	2.12	2.2	0.98	1.64	0.94	0.98
<i>Ver guerreroana</i>	<b>20</b>	<b>0</b>	<b>9.4</b>	<b>4.2</b>	<b>0</b>	<b>15</b>	<b>11.6</b>	<b>8.5</b>	<b>17.5</b>	<b>5.38</b>	<b>3.5</b>
	4.5	0	0.5	0.5	0	1.3	0.7	0.7	0.97	1.31	0.7
<i>Ver k inuloides</i>	<b>24.8</b>	<b>7.7</b>	<b>8</b>	<b>3.7</b>	<b>2.7</b>	<b>12.4</b>	<b>10.5</b>	<b>7</b>	<b>11.9</b>	<b>3.84</b>	<b>4.7</b>
	4.3	4.3	1.7	1	0.6	1.1	1	0	1.45	0.85	0.6
<i>Ver k karvinskiana</i>	<b>17.3</b>	<b>5.9</b>	<b>7.7</b>	<b>2.6</b>	<b>1.5</b>	<b>10.1</b>	<b>7.7</b>	<b>8</b>	<b>11.2</b>	<b>3.7</b>	<b>4</b>
	3.6	2.2	1.8	0.5	0.5	1	0.8	0	1.5	0.72	1.4
<i>Ver lindheimeri</i>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>6.8</b>	<b>0.5</b>	<b>2.2</b>	<b>12.3</b>	<b>8.9</b>	<b>9.2</b>	<b>10.7</b>	<b>5.3</b>	<b>6.8</b>
	0	0	2.6	0.2	0.7	1.5	0.9	0.83	1.16	0.75	0.45
<i>Ver marginata</i>	<b>10</b>	<b>0</b>	<b>6.8</b>	<b>0.65</b>	<b>2.6</b>	<b>9.8</b>	<b>9.2</b>	<b>9</b>	<b>14.4</b>	<b>5.6</b>	<b>6.3</b>
	2.1	0	1.7	0.1	0.85	0.8	0.7	0	1.9	0.77	2.5
<i>Vnt cordata</i>	<b>29.8</b>	<b>10.5</b>	<b>7.7</b>	<b>3.5</b>	<b>0.4</b>	<b>6.6</b>	<b>5.5</b>	<b>6</b>	<b>7</b>	<b>2.9</b>	<b>3.7</b>
	8.8	2	0.9	0.7	0.1	0.52	0.5	0.63	1.1	1	1
<i>Vnt cronquistii</i>	<b>20.7</b>	<b>6.9</b>	<b>7.6</b>	<b>2.3</b>	<b>1.6</b>	<b>7.3</b>	<b>5.9</b>	<b>6.7</b>	<b>10.6</b>	<b>3.2</b>	<b>3.7</b>
	4	3.6	3.1	0.6	0.5	0.82	1.1	0.6	0.97	0.71	1.5
<i>Vnt hintoniorum</i>	<b>18</b>	<b>5.2</b>	<b>3.9</b>	<b>5.2</b>	<b>0.95</b>	<b>9.2</b>	<b>3.6</b>	<b>5.7</b>	<b>10.9</b>	<b>4.84</b>	<b>3.3</b>
	5.2	1.2	0.9	2.7	0.22	1.14	0.5	0.6	2.6	1.15	0.6
<i>Vnt liatroides</i>	<b>22.5</b>	<b>8.3</b>	<b>7.1</b>	<b>3.2</b>	<b>1.3</b>	<b>7.1</b>	<b>5.6</b>	<b>6.8</b>	<b>9.1</b>	<b>3.25</b>	<b>3.5</b>
	5	3.7	1.7	1.1	0.5	1.2	1.3	0.8	1.7	0.85	0.55
<i>Vnt oaxacana</i>	<b>29.2</b>	<b>9.6</b>	<b>5.5</b>	<b>3.1</b>	<b>0.8</b>	<b>7.6</b>	<b>5.8</b>	<b>6.2</b>	<b>9.2</b>	<b>3.51</b>	<b>3.1</b>
	8.3	5.8	2	1.6	0.2	0.7	1.1	0.8	1.23	1.03	0.5
<i>Vnt patens</i>	<b>25.6</b>	<b>9</b>	<b>8.3</b>	<b>2.9</b>	<b>0</b>	<b>5.2</b>	<b>4.3</b>	<b>5</b>	<b>6.6</b>	<b>2.63</b>	<b>3.5</b>
	8.1	2.6	2.5	0.9	0	0.42	0.5	0.82	0.84	0.61	0.6
<i>Vnt serratuloides</i>	<b>18.1</b>	<b>4</b>	<b>7.5</b>	<b>1.6</b>	<b>1.03</b>	<b>8.3</b>	<b>5.9</b>	<b>6</b>	<b>10.1</b>	<b>3.8</b>	<b>3</b>
	3.7	2	2.9	0.7	0.3	0.7	0.7	1	1.3	0.73	1
<i>Lei serrata</i>	<b>55.3</b>	<b>8</b>	<b>19.3</b>	<b>9.1</b>	<b>0</b>	<b>17.9</b>	<b>17.9</b>	<b>13</b>	<b>17.8</b>	<b>4.13</b>	<b>4.3</b>
	13	2.1	7	3.6	0	2.1	3.4	1	3	1.02	0.6
<i>Lep canescens</i>	<b>19</b>	<b>3.5</b>	<b>8.12</b>	<b>2.7</b>	<b>0</b>	<b>7</b>	<b>7.2</b>	<b>5.6</b>	<b>7</b>	<b>2.2</b>	<b>2.6</b>
	14.6	0.97	2.6	0.92	0	1.1	1.5	0.6	0.9	0.4	0.6
<i>Lep tortuosa</i>	<b>26</b>	<b>5.5</b>	<b>10.6</b>	<b>4.4</b>	<b>0</b>	<b>11.4</b>	<b>10.1</b>	<b>9.2</b>	<b>9</b>	<b>3.8</b>	<b>3</b>
	6	1.7	3.3	1.64	0	1.2	1.7	1.8	0.8	0.4	1

Los valores resaltados en negritas corresponden a la media y los de la línea inferior a la desviación estándar. Algunos de estos valores se utilizan posteriormente en la clave del tratamiento taxonómico.

#### IV. Palinología de *Vernonia* y géneros afines

Erdtman (1952) considera que la familia Asteraceae es euripolínica (presenta mucha variación en sus tipos de polen), característica observada principalmente en las tribus Vernonieae y Cichorieae; también menciona que los granos de polen más pequeños y los de mayor diámetro, se encuentran en las tribus Cynareae, Mutisieae y Vernonieae.

Existen varios trabajos referentes a la palinología de la tribu Vernonieae (Jones, 1970, 1979b, 1981; Keeley y Jones 1977, 1979; Kingham 1976, Robinson *et al.*, 1980, Robinson, 1990) y aunque se han realizado con especies de distintas regiones del mundo, todos coinciden en que la característica principal del polen es la ornamentación equinolofada a subequinolofada, con aberturas generalmente tricolporadas, aunque también llegan a encontrarse triporadas o inaperturadas.

Robinson (1992) postula que las especies de *Vernonanthura* tienen polen tipo A (equinado a sublofado, tricolporado, tectum microperforado, espinas sobre las crestas en los granos sublofados), con un diámetro de 37-40  $\mu\text{m}$ . Años más tarde (1999), esquematiza los granos de polen de *Vernonia*, *Vernonanthura* y *Leiboldia* con un patrón de ornamentación equinolofado, tricolporado, mencionando además que los granos de polen en *Leiboldia*, tienen de 50-60  $\mu\text{m}$  de diámetro. El mismo autor sugiere que *Lepidaploa*, tiene polen equinolofado, triporado.

Varios autores (Jones, 1979b; Keeley y Jones, 1979; Robinson *et al.*, 1980) han coincidido en que las especies de *Vernonia sensu lato* presentes en México, tienen polen tipo A, el cual predomina en las especies de Norteamérica y África (Fig. 3 A). Este tipo es considerado como el tipo ancestral para el género. En este trabajo se determinó que 3 de las 7 especies de *Vernonia sensu stricto* tienen granos equino a subequinolofados (Fig. 3 C-D), tricolporados (aunque en *V. alamanii*, *V. karvinskiana* subsp. *inuloides* y *V. karvinskiana* subsp. *karvinskiana* se observaron granos de polen inaperturados), con diámetros de 30.2-40.7  $\mu\text{m}$ , en este caso el patrón de ornamentación corresponde al tipo A de Jones (1979b). En las otras cinco especies de *Vernonia* (*V. bealliae*, *V. greggii*, *V. guerreroana*, *V. lindheimeri* y *V. marginata*) el polen es equinolofado, tricolporado con un diámetro de 25.5-45.0  $\mu\text{m}$ . En este caso, el patrón de ornamentación corresponde al que se ha denominado tipo B (equinolofado tricolporado, con tectum microperforado discontinuo, sulcos germinales elongados y separados en los polos por crestas unidas, con espinas generalmente pronunciadas sobre ellas, aunque ocasionalmente

reducidas, lagunas regular o irregularmente espaciadas). Es el más común en los trópicos americanos, especialmente en las Islas del Caribe y Centroamérica (Jones, 1979b; Keeley y Jones, 1979). En un estudio realizado con especies norteamericanas, Skvarla *et al.* (2005); encuentran granos de polen subequinolofados en *Vernonia marginata*.

En *Vernonanthura* (*sensu* Robinson, 1999), se observaron granos de polen equinolofados (figura 3, E-J), tricolporados (sólo que en *V. liatroides* se encontraron granos inaperturados (figura 3M), con un diámetro de 28.5-35  $\mu\text{m}$  de diámetro en 6 especies, mientras que en *V. hintoniorum*, el diámetro fue de alrededor de 42  $\mu\text{m}$ , este patrón de ornamentación se parece al que Jones (1979b) denomina tipo B. Por otra parte, los valores del diámetro del grano de polen resultan menores a los que reporta Robinson (1992).

*Leiboldia*, presenta granos de polen equinolofados, tricolporados con un diámetro de alrededor 47  $\mu\text{m}$ . Este valor es menor al que plantea Robinson (1999). El patrón de ornamentación también es similar al tipo B (Jones 1979b; Keeley y Jones, 1979).

Erdtman (1952) plantea que la mayor parte del polen de la familia Asteraceae no presenta báculas y la sexina consiste solo de tectum que se ubica por debajo de las crestas, las cuales forman patrones regulares y distintivos de algunas tribus. Así mismo, menciona que el término “cristalopolen”, fue acuñado para referirse al polen de *Vernonia*, y por otra parte que, dependiendo de las características de las crestas, los granos de polen se conocen como lofados (con crestas rugosas), psilolofados (con crestas lisas), o espinulosos (también llamados equinados, los cuales presentan espinas sobre las crestas). En este trabajo, se determinó que el polen de las especies estudiadas es equinolofado, aunque tres especies presentan polen equino-subequinolofado. La sexina (capa externa de la exina) se conforma de un tectum uniforme y el ancho de la misma varía de 2.8-4.2  $\mu\text{m}$ ; la nexina (capa interna de la exina) varía de 1.9-2.8  $\mu\text{m}$  sin encontrar diferencias significativas entre los géneros. El ancho de las crestas en las especies mexicanas varía de 4.5-6.3  $\mu\text{m}$ , mientras que la longitud de las espinas tiene un rango de 3.6-6.5  $\mu\text{m}$ ; el ancho de las mismas no presenta variación considerable, ya que en todas las especies es de alrededor de 2.1  $\mu\text{m}$ .

Las aberturas en los granos de polen de la familia Asteraceae pueden ser simples o compuestas. Los granos con aberturas compuestas son generalmente tricolporados. Las aberturas colporadas forman una transición de las aberturas compuestas a las simples y son

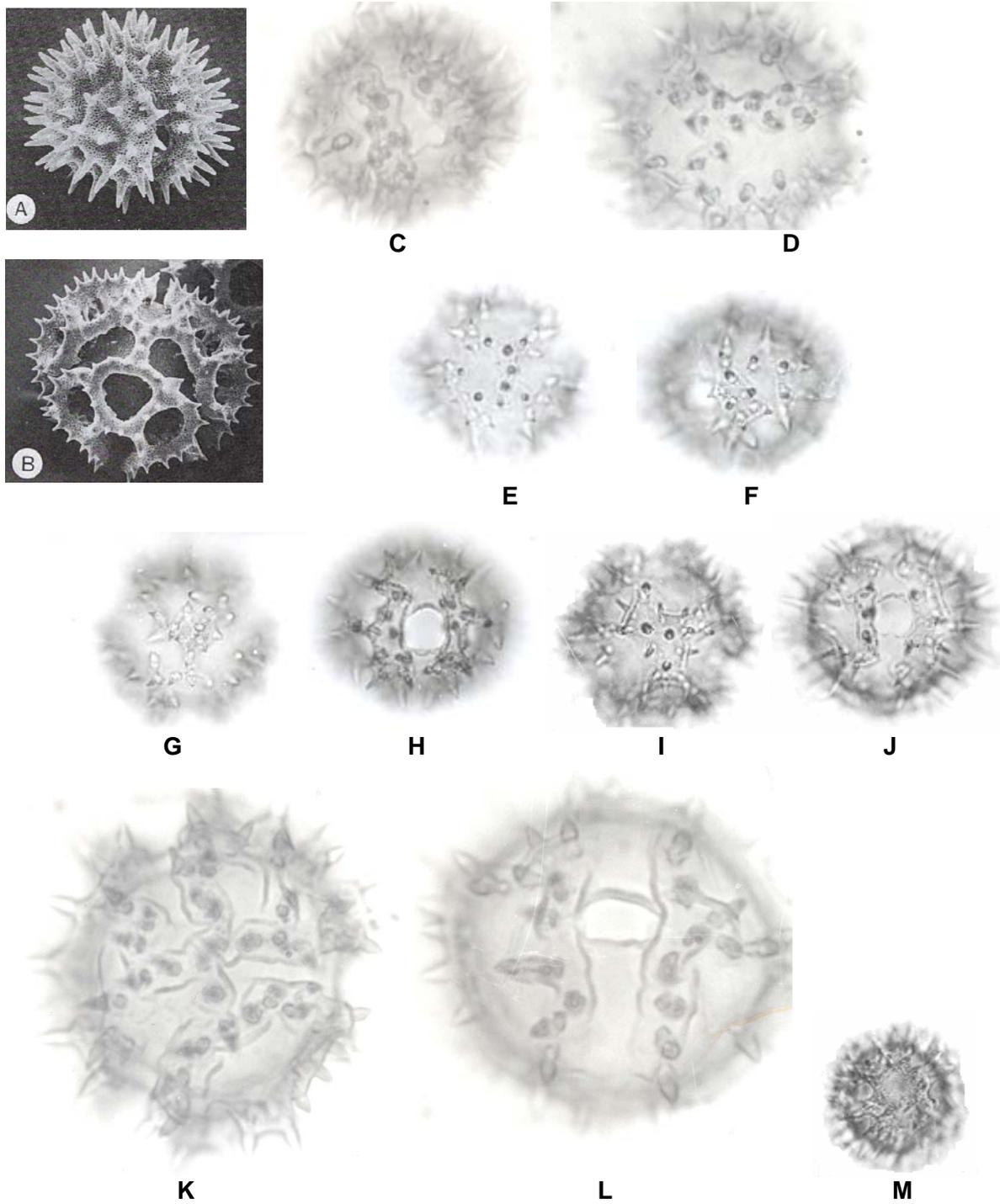
comunes en Vernoniaeae (Erdtman, 1952). Las aberturas en las especies estudiadas son compuestas, en su mayoría tricolporadas (Fig. 3 C-L), aunque algunas especies presentan granos de polen inaperturados (*Vernonia alamanii*, *V. karvinskiana* subsp. *inuloides*, *V. karvinskiana* subsp. *karvinskiana* y *Vernonanthura liatroides* [Fig. 3 M]). El tamaño del poro tiene una longitud de 6.7-14.2  $\mu\text{m}$  y el ancho del mismo varía de 5.8-11.6  $\mu\text{m}$ .

A pesar de que la ornamentación del grano de polen observada en la mayoría de las especies analizadas contrasta con los reportes previos (Jones, 1979b), dado que se encontraron granos de polen equinolofados en especies con polen subequinolofado, este hallazgo no es del todo inesperado, sobre todo si consideramos que Erdtman (1952) reporta el polen de la tribu Vernoniaeae, como uno de los más variables dentro de la familia Asteraceae. Además, Keeley y Jones (1979) plantean la presencia de granos de polen intermedios entre el polen tipo A y el polen tipo B.

**Cuadro 5.** Valores de la media y desviación estándar, cuantificados en los granos de polen de *Vernonia*, *Vernonanthura* y *Leiboldia*.

Especies	Vista Polar	Vista Ecuatorial	Longitud Espinas	Ancho Crestas	Longitud poro	Ancho poro	Longitud lumen	Ancho lumen	Sexina	Nexina	% granos abiertos
<i>Ver alamanii</i>	<b>36.1</b>	<b>37.4</b>	<b>5.2</b>	<b>5.9</b>	<b>9.5</b>	<b>7.7</b>	<b>10</b>	<b>7.3</b>	<b>3.5</b>	<b>2.4</b>	<b>67% t</b>
	2.54	2.53	0.74	0.9	2.6	2.1	2.8	2.2	0.6	0.5	33% i
<i>Ver bealliae</i>	<b>31.7</b>	<b>32.1</b>	<b>4.2</b>	<b>5.3</b>	<b>8.2</b>	<b>6.1</b>	<b>9.5</b>	<b>7.3</b>	<b>3.4</b>	<b>2.4</b>	<b>100% t</b>
	2.5	2.9	0.7	0.32	1.8	1.4	2.5	1.9	0.7	0.5	
<i>Ver greggii</i>	<b>25.5</b>	<b>26.3</b>	<b>5.6</b>	<b>5.4</b>	<b>8.1</b>	<b>6.1</b>	<b>8.6</b>	<b>6.2</b>	<b>4.1</b>	<b>2.3</b>	<b>100% t</b>
	2.8	2.5	0.52	0.94	3.1	1.4	2.2	1.1	0.6	0.4	
<i>Ver guerreroana</i>	<b>43.6</b>	<b>44.4</b>	<b>4.8</b>	<b>6.6</b>	<b>11.6</b>	<b>7.6</b>	<b>10.6</b>	<b>8.4</b>	<b>4</b>	<b>2.2</b>	<b>100% t</b>
	2.8	2.6	0.7	1.8	2	2.24	3	2.9	1.1	0.8	
<i>Ver k inuloides</i>	<b>38.4</b>	<b>40.7</b>	<b>4.2</b>	<b>5.1</b>	<b>10.9</b>	<b>9.7</b>	<b>8.6</b>	<b>6.5</b>	<b>3.7</b>	<b>2.8</b>	<b>78% t</b>
	4.9	2.9	0.7	0.6	2.2	2	1.8	1	0.6	0.5	22% i
<i>Ver k karvinskiana</i>	<b>30.5</b>	<b>31.1</b>	<b>4.1</b>	<b>5.6</b>	<b>7</b>	<b>6.2</b>	<b>8.8</b>	<b>6.8</b>	<b>3.7</b>	<b>2.5</b>	<b>60% t</b>
	3.1	3.2	0.6	0.52	1.5	1.6	1.33	1.34	0.6	0.5	40% i
<i>Ver lindheimeri</i>	<b>35.7</b>	<b>36.7</b>	<b>4.7</b>	<b>6.1</b>	<b>9.2</b>	<b>6</b>	<b>9.5</b>	<b>6.9</b>	<b>4.1</b>	<b>2.6</b>	<b>100% t</b>
	3.13	3.21	0.53	1.03	2.1	1.5	2.3	2.1	0.8	0.5	
<i>Ver marginata</i>	<b>39.4</b>	<b>39.8</b>	<b>5.4</b>	<b>5.6</b>	<b>13.5</b>	<b>9.1</b>	<b>10.4</b>	<b>7.8</b>	<b>4.2</b>	<b>2.8</b>	<b>100% t</b>
	3.2	3.13	0.92	0.7	2.6	2	2.1	2	0.7	0.5	
<i>Vnt cordata</i>	<b>31.2</b>	<b>31.8</b>	<b>4.3</b>	<b>5.1</b>	<b>7.9</b>	<b>6.2</b>	<b>10.1</b>	<b>6.9</b>	<b>2.8</b>	<b>1.8</b>	<b>100% t</b>
	2.95	2.13	0.8	0.74	2.25	1.6	2.6	2.2	0.5	0.5	
<i>Vnt cronquistii</i>	<b>35</b>	<b>35.6</b>	<b>5.2</b>	<b>6</b>	<b>8.8</b>	<b>7</b>	<b>8.8</b>	<b>6.3</b>	<b>2.1</b>	<b>1.9</b>	<b>100% t</b>
	1.5	2.9	0.7	1.52	1.6	1.5	1.64	1.6	0.7	0.7	
<i>Vnt hintoniorum</i>	<b>42</b>	<b>44.6</b>	<b>5.2</b>	<b>6.2</b>	<b>10.2</b>	<b>7.3</b>	<b>13.4</b>	<b>10.5</b>	<b>3.3</b>	<b>2</b>	<b>100% t</b>
	2.9	3.6	0.7	1.2	1.7	1.53	2.2	1.9	0.7	0.3	
<i>Vnt liatroides</i>	<b>34</b>	<b>35</b>	<b>4.1</b>	<b>5.8</b>	<b>9.2</b>	<b>7.3</b>	<b>10.2</b>	<b>7.6</b>	<b>3.2</b>	<b>2</b>	<b>75% t</b>
	2.5	2.7	0.6	1	1.15	1.5	2.5	2.2	0.6	0.3	25% i
<i>Vnt oaxacana</i>	<b>33</b>	<b>34.3</b>	<b>3.1</b>	<b>4.4</b>	<b>5.3</b>	<b>5.3</b>	<b>9</b>	<b>6.7</b>	<b>3</b>	<b>2.2</b>	<b>100% t</b>
	3	2.6	0	1	1.34	1.34	1.6	1.6	0.6	0.3	
<i>Vnt patens</i>	<b>28.6</b>	<b>29.4</b>	<b>4.5</b>	<b>4.6</b>	<b>6.5</b>	<b>5.7</b>	<b>8.3</b>	<b>5.8</b>	<b>2.7</b>	<b>2.1</b>	<b>100% t</b>
	4	4	0.7	1.12	2.1	1.8	1.6	1.4	0.7	0.5	
<i>Vnt serratulooides</i>	<b>27.8</b>	<b>30.3</b>	<b>3.7</b>	<b>5.6</b>	<b>7.4</b>	<b>5.6</b>	<b>9</b>	<b>6.4</b>	<b>2.5</b>	<b>1.9</b>	<b>100% t</b>
	2.5	2.6	0.6	1.3	1	1.2	2.1	2.03	0.5	0.8	
<i>Lei serrata</i>	<b>47</b>	<b>48.8</b>	<b>6.9</b>	<b>6.3</b>	<b>14.6</b>	<b>11.3</b>	<b>11.6</b>	<b>9.4</b>	<b>4.3</b>	<b>2.6</b>	<b>100% t</b>
	6.1	5	0.7	1	2.9	2.5	2.6	2.6	0.8	0.5	

Los números resaltados en negritas corresponden a la media y los de la línea inferior a la desviación estándar. En la última columna, la letra t indica el porcentaje de granos de polen tricolporados y la letra i el porcentaje de granos inaperturados; en el caso de que alguna especie los presente.



**Figura 3.** Tipos de polen definidos por Jones (1981), para algunas *Vernonias* de América A (subequinolofado) y B (equinolofado). Granos de polen de algunas especies mexicanas C (subequinolofado, vista ecuatorial), D (subequinolofado, vista polar) *Vernonia karvinskiana* subsp. *karvinskiana*; E (equinolofado, vista polar), F (equinolofado, vista ecuatorial) *Vernonanthura serratuloides*; G (equinolofado, vista polar), H (equinolofado, vista ecuatorial) *Vernonanthura liatroides*; I (equinolofado, vista polar), J (equinolofado, vista ecuatorial) *Vernonanthura cronquistii*; K (equinolofado, vista polar), L (equinolofado, vista ecuatorial) *Vernonia guerreroana*; M, polen equinolofado e inaperturado de *Vernonanthura liatroides*. Todas las imágenes tienen un aumento X100.

## V. Análisis morfométrico

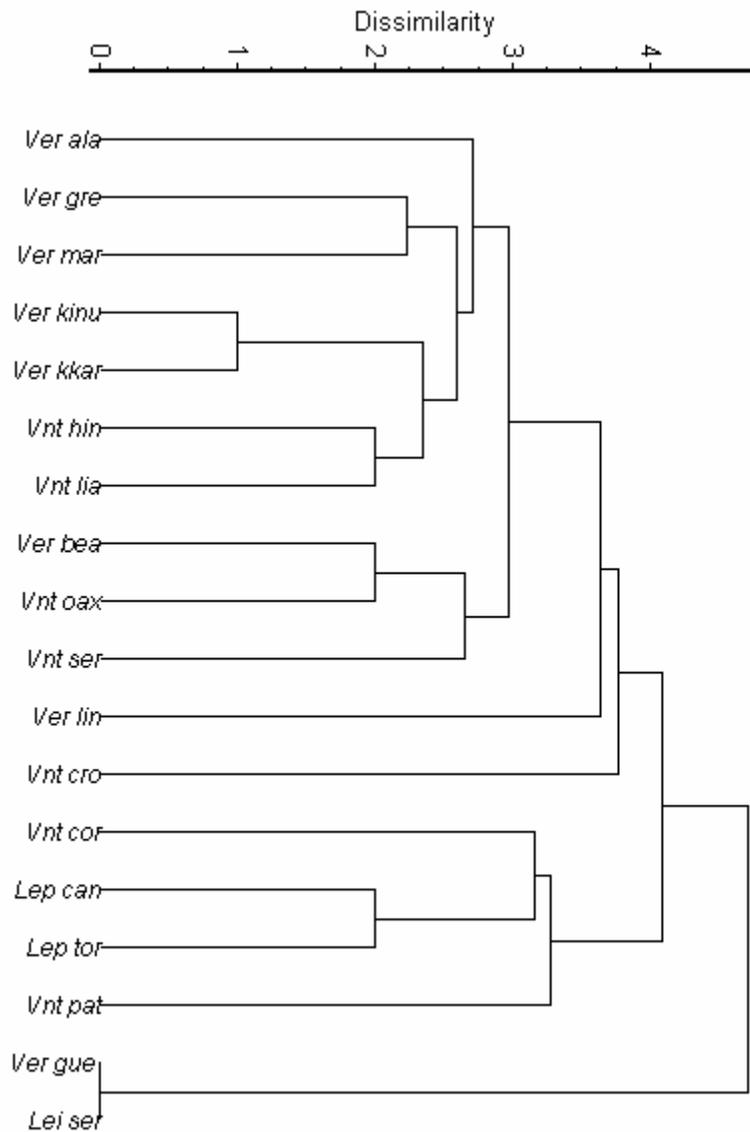
Los análisis fenéticos o morfométricos, consisten en el agrupamiento de unidades taxonómicas con base en un conjunto de caracteres, por medio de métodos numéricos (Sneath y Sokal, 1973).

La figura 4 muestra el dendograma obtenido mediante el cálculo de distancias euclidianas y el método de agrupamiento UPGMA. El coeficiente de correlación cofenética fue de 0.9416. A una distancia de 4 se aprecian tres grupos principales. El primero se encuentra formado por 11 especies y 2 subespecies, correspondientes al complejo *Vernonia-Vernonanthura*; el segundo grupo está conformado por dos especies de *Vernonanthura* y las dos especies de *Lepidaploa* que fueron incluidas en el análisis; el tercer grupo lo componen las dos especies *Vernonia guerreroana* y *Leiboldia serrata*. Los tres grupos comparten diversos caracteres, entre los que se encuentran los tricomas multicelulares uniseriados en el haz de las hojas (aunque en *V. lindheimeri*, *V. marginata*, y *V. cronquistii* se encuentran ausentes), el color rosa a púrpura de la corola (sin embargo, *Vernonanthura cordata* y *V. patens* tienen corolas blancas, así como algunos ejemplares de *Lepidaploa tortuosa*) y las anteras caudadas.

El complejo *Vernonia* (denominado así porque lo conforman las siete especies de *Vernonia sensu stricto* y cinco especies circunscritas por Robinson (1992, 1999) al género *Vernonanthura*: *Vernonanthura cronquistii*, *V. hintoniorum*, *V. liatroides*, *V. oaxacana* y *V. serratulooides*, presenta varios caracteres en común, tales como los tricomas multicelulares uniseriados (5-10 células) en el haz de las hojas (excepto en *V. lindheimeri*, *V. marginata* y *V. cronquistii*), los tricomas lageniformes en el envés de las hojas (no obstante en *V. lindheimeri*, no se observaron, sin embargo, Faust y Jones (1973) han encontrado su presencia en esta especie), los tricomas peltados en la superficie abaxial de la hoja (sin embargo, *V. lindheimeri* y *V. cronquistii* carecen de ellos), el involucre glabrescente (a excepción de *Vernonia lindheimeri* que tienen involucre blanco tomentoso, mientras que en *V. hintoniorum* y *V. serratulooides* es ligeramente pubescente), la corola con tricomas peltados (salvo en *Vernonanthura cronquistii* especie que tiene corolas glabras), al igual que los apéndices y el conectivo de las anteras (excepto en *V. cronquistii* que carece de dichos tricomas).

Las especies del segundo grupo (*Vernonanthura cordata*, *V. patens*, *Lepidaploa canescens* y *L. tortuosa*) comparten varios caracteres, como son el paracladio monocasial, la capitulescencia en forma de cimas escorpioideas, las anteras glabras (carácter que también comparten con

*Vernonia guerreroana*, *Vernonanthura cronquistii* y *Leiboldia serrata*) y los aquenios pilosos (no obstante los aquenios de *V. cordata* también presentan tricomas peltados).



**Figura 4.** Dendrograma derivado del análisis de 26 caracteres morfológicos y palinológicos (*Ver* = *Vernonia*, *Vnt* = *Vernonanthura*, *Lei* = *Leiboldia*, *Lep* = *Lepidaploa*).

A pesar de que en el dendograma se observa una mayor similitud de *Vernonanthura cordata* con *Lepidaploa*, esta especie comparte con *Vernonanthura patens*, además de los caracteres antes descritos, los tricomas multicelulares uniseriados (15-22 células con una célula apical más larga que las anteriores) en el envés de las hojas y una distribución geográfica similar.

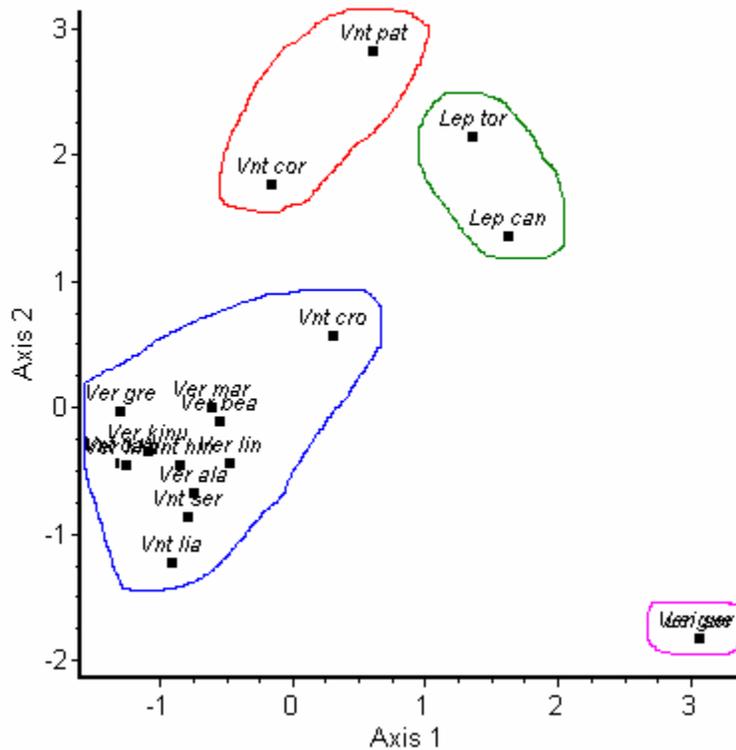
*Lepidaploa canescens* y *L. tortuosa*, además de los caracteres que comparte con *Vernonanthura*, presenta otros que son exclusivos a este grupo, como ocurre con los tricomas multicelulares uniseriados (3-4 células con la célula apical más larga en comparación con las células basales), los tricomas fusiformes en la corola (aunque *L. canescens* también presenta tricomas peltados en los lóbulos de la corola, su pubescencia no es similar a la que se observa en *Vernonia guerreroana* y *Leiboldia serrata*, ya que en *Lepidaploa* los tricomas fusiformes se encuentran en toda la corola mientras que en *Vernonia guerreroana* y *Leiboldia serrata* únicamente se observan en los lóbulos y el resto de la corola presenta tricomas peltados), las brácteas foliares en la capitulescencia (carácter que puede utilizarse para diferenciar este género de *Vernonanthura*) y el polen triporado.

El tercer grupo está constituido por las dos especies *Vernonia guerreroana* y *Leiboldia serrata*, las cuales presentan diversos caracteres en común, siendo los más evidentes la agregación de las cabezuelas en glomérulos, la presencia de abundantes tricomas en el envés de las hojas (dándoles una apariencia blanco tomentosa, carácter que también comparten con *Vernonia lindheimeri*), el involucre blanco tomentoso y los tricomas peltados en el mismo (caracteres que comparten con *Vernonia lindheimeri*), la presencia de tricomas peltados y fusiformes en los lóbulos de la corola, siendo este último un carácter exclusivo del grupo *Leiboldia* (como se menciona en el párrafo anterior la mayor parte de la pubescencia en este género y en *Vernonia guerreroana*, está constituida por tricomas peltados y los tricomas fusiformes se encuentran únicamente en los lóbulos), la ausencia de tricomas peltados en la superficie abaxial de la hoja (carácter que comparten con *V. lindheimeri*, *V. cronquistii* y *V. oaxacana*), la longitud del estilo (15.0-16.5 mm), la longitud del eje ecuatorial del grano de polen (43-48  $\mu\text{m}$ ) y el número cromosómico  $n = 19$  (Robinson y Funk, 1987; Turner, 1981).

### Ordenación

Los métodos de ordenación se utilizan para producir diagramas de dispersión, que muestren los objetos (OTUs) de estudio en las posiciones que resumen de una mejor manera su posición en el espacio geométrico multidimensional (Abbott *et al.*, 1985). La representación de las OTUs se realiza en un plano y ellas se representan con puntos; de esta forma entre más cerca se encuentren dos OTUs, están más relacionadas.

En la figura 5 podemos distinguir cuatro grupos principales que a su vez corresponden con los cuatro géneros analizados. El grupo *Vernonia* está compuesto por 11 especies y dos subespecies, *Vernonanthura* se compone únicamente de dos especies, al igual que *Leiboldia* (*V. guerreroana* y *L. serrata*) y *Lepidaploa*.



**Figura 5.** Diagrama de ordenación con los dos ejes del análisis de coordenadas principales obtenidas de 26 caracteres morfológicos y palinológicos (Ver = *Vernonia*, Vnt = *Vernonanthura*, Lei = *Leiboldia* y Lep = *Lepidaploa*). Los principales grupos están delimitados por colores (azul = *Vernonia*, rojo = *Vernonanthura*, rosa = *Leiboldia*, verde = *Lepidaploa*)

Los resultados muestran que cinco de las siete especies mexicanas de *Vernonanthura* (*V. cronquistii*, *V. hintoniorum*, *V. liatroides*, *V. serratuloides* y *V. oaxacana*) no se encuentran bien circunscritas en este género como lo propuso Robinson (1992, 1999). Estas especies presentan caracteres más similares a los de *Vernonia*, situación que no ocurre con *Vernonanthura cordata* y *V. patens*, las cuales son distintas a las anteriores especialmente en la morfología de la inflorescencia, el complemento de tricomas y los aquenios, hecho que nos permite considerar que se encuentran bien ubicadas en el género *Vernonanthura sensu* Robinson (1992, 1999), además de que su morfología es muy similar a la que presenta la especie tipo de este género (*Vernonanthura brasiliiana* (L.) H. Rob.). Así mismo, los resultados indican que *Leiboldia serrata* y *Vernonia guerreroana*, tienen una cercana relación y se separan claramente del grupo de las *Vernonias* razón por la cual *V. guerreroana* debería incluirse dentro del género *Leiboldia*; por otra parte, *Lepidaploa* no tiene mayores problemas de circunscripción.

## VI. Análisis cladístico

La sistemática filogenética o cladística estudia la diversidad a través del reconocimiento de las relaciones genealógicas de los organismos, las cuales se reflejan en la clasificación natural de los mismos (Wiley, 1981). El principal objetivo de un análisis cladístico es encontrar grupos monofiléticos, mediante el uso de caracteres sinapomórficos (caracteres derivados compartidos).

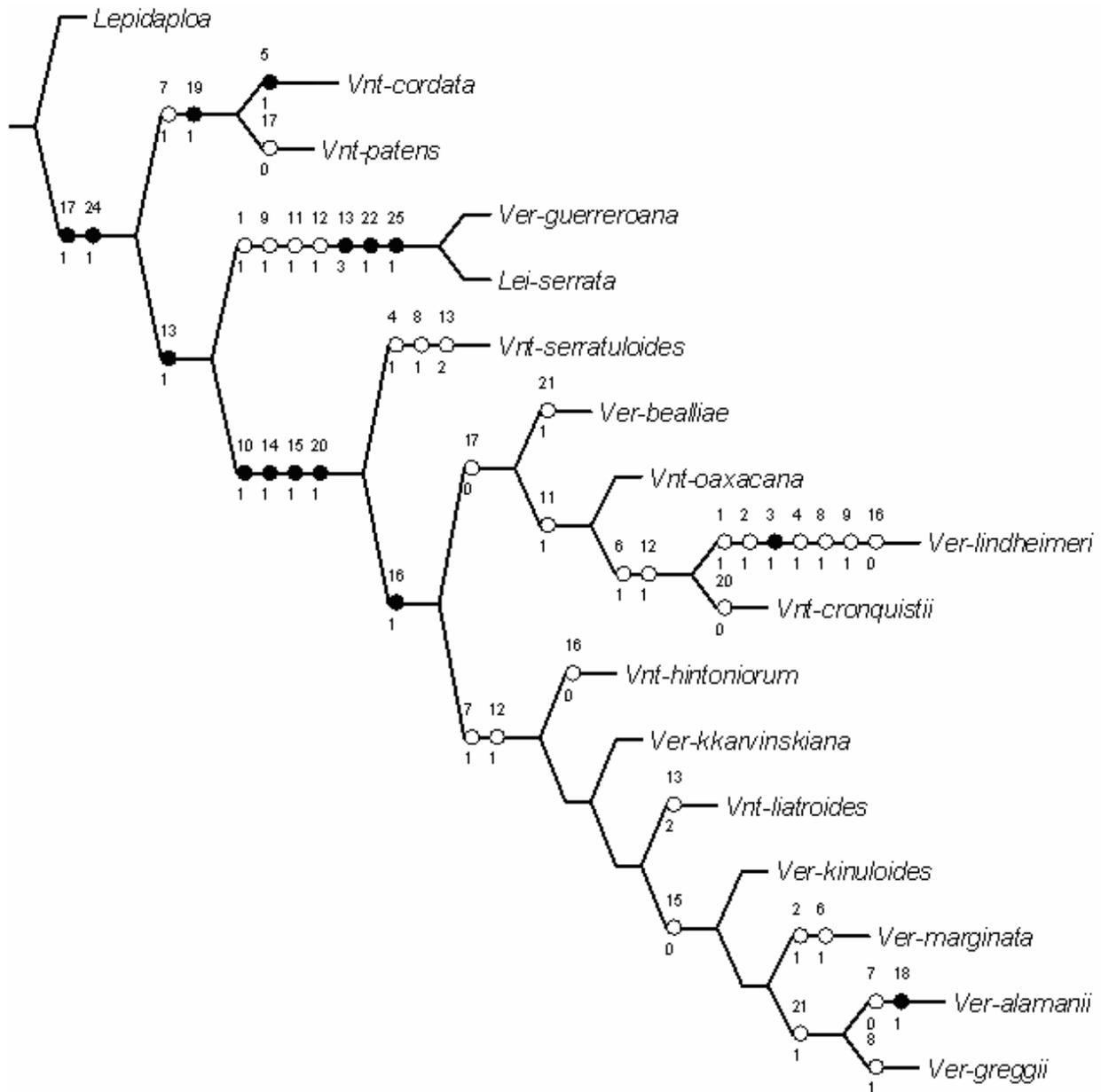
La figura 6 muestra uno de los 9 cladogramas más parsimoniosos obtenidos a partir del análisis de 25 caracteres morfológicos y palinológicos, los cuales tienen una longitud de 48 pasos, un índice de consistencia (CI) de 54 y un índice de retención (RI) de 66. Se usó al género *Lepidaploa* (representado por *L. canescens* y *L. tortuosa*) como el grupo externo. Los caracteres se optimizaron con el criterio de transformación rápida.

*Vernonanthura cordata* y *V. patens* forman un grupo monofilético (aunque la mayor cantidad de especies del género *Vernonanthura* se encuentra en Sudamérica y en este trabajo se consideran únicamente las especies mexicanas), soportado por una sinapomorfía, la corola blanca (19). Este carácter y el arreglo de las cabezuelas en cimas escorpioideas, el cual comparten con *Lepidaploa*, -aunque en dicho género las inflorescencias presentan brácteas foliares-, permiten separarlas de *Vernonia* y *Leiboldia*. Los resultados sugieren que el género *Vernonanthura* en México, está integrado únicamente por estas dos especies. En el cladograma de consenso estricto (Fig. 7), se colapsa el nodo que agrupa a ambas, principalmente porque no se incluyen a todas las especies del género.

*Vernonia guerreroana* y *Leiboldia serrata* integran un segundo grupo monofilético (que también se observa en el cladograma de consenso estricto, [Fig. 7]), soportado por tres sinapomorfías: las cabezuelas sésiles agrupadas en glomérulos (13), los aquenios glabros (22) y el número cromosómico  $x = 19$  (25). Estos y algunos otros caracteres como el tallo, el envés de las hojas y el involucre blanco tomentoso (que también se observan en *V. lindheimeri*), permiten diferenciar al género *Leiboldia* de *Vernonia*.

Los resultados indican que en México el género *Vernonia* está constituido por 11 especies y dos subespecies, de las cuales siete corresponden a *Vernonia sensu stricto* y cinco a *Vernonanthura sensu* Robinson (1992, 1999). Tales especies forman un grupo monofilético (Figs. 6 y 7) apoyado por dos sinapomorfías: los tricomas lageniformes en el envés de las hojas

(10) y las cabezuelas pedunculadas (14); este último carácter no es exclusivo de las Vernonias mexicanas, pues también se presenta en otros géneros no analizados.



**Figura 6.** Cladograma obtenido del análisis de 25 caracteres morfológicos y palinológicos. L = 48, CI = 54, RI = 66. *Lei* = *Leiboldia*, *Ver* = *Vernonia*, *Vnt* = *Vernonanthura*.

Los tricomas lageniformes han sido sugeridos por Faust y Jones (1973) como un carácter diagnóstico de *Vernonia*, principalmente en Norteamérica. Aunque en *Vernonia lindheimeri* dichos tricomas no se observaron, debido principalmente a la carencia de material de herbario, se codificaron como presentes en base a los reportes de Faust y Jones (1973) y King y Jones (1975). En el caso de *Vernonanthura hintoniorum*, la falta de material herborizado tampoco permitió la identificación de tricomas lageniformes, aunque es muy probable que también los presente, pues así lo indica la optimización de este carácter en los resultados.

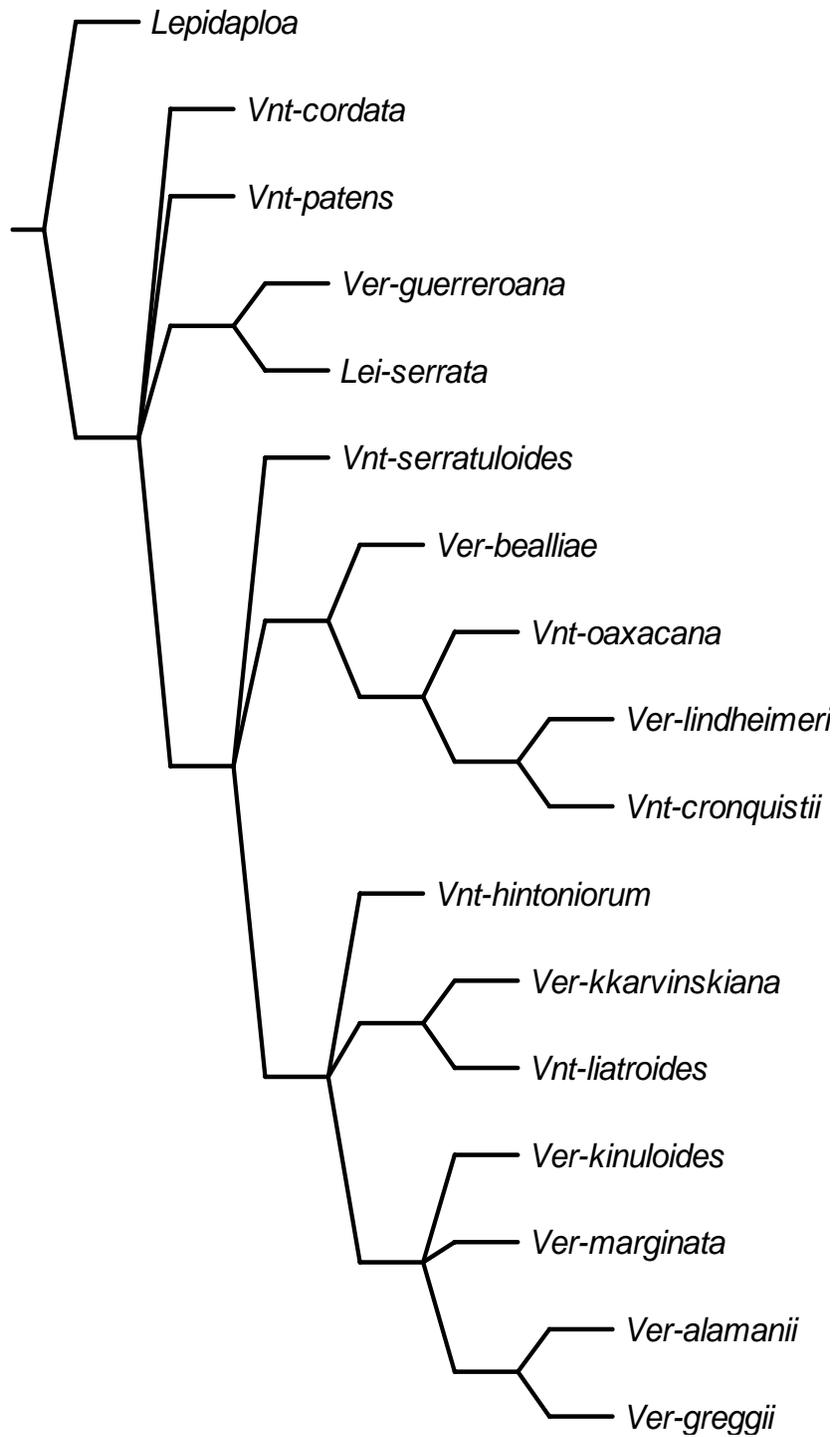
Los resultados apoyan la propuesta de Faust y Jones (1973), y se identificaron como caracteres diagnósticos del género *Vernonia* los tricomas lageniformes, presentes en el envés (o en el haz) de las hojas, los tricomas peltados en la corola y las anteras, y las cabezuelas dispuestas en inflorescencias corimbiformes. En consecuencia las cinco especies que Robinson (1992, 1999) circunscribió a *Vernonanthura* deberían reagruparse como parte del género *Vernonia*.

En un análisis filogenético previo, que incluyó a las secciones de *Vernonia* del Nuevo y del Viejo Mundo, Keeley y Turner (1990) encontraron que la sección *Leiboldia* (representada por *L. serrata*), *Lepidonia* y el género *Stramentopappus*, forman un grupo monofilético sostenido por tres sinapomorfías: 1) el vilano biseriado, 2) el vilano deciduo, y 3) el número cromosómico  $x = 19$ . Robinson y Funk (1987) reportan un arreglo similar, además de que postulan a *Leiboldia* como un nuevo género monotípico, constituido por *Leiboldia serrata*. En este análisis se considera a *Leiboldia* como un género conformado por dos especies: *Vernonia guerreroana* y *Leiboldia serrata*.

Las 18 especies analizadas en este trabajo presentan vilano biseriado; que en la mayoría es persistente (únicamente *V. guerreroana* y *L. serrata* tienen vilano deciduo). El número cromosómico básico es  $x = 17$  en *Vernonia*, excepto en *V. guerreroana* ( $x = 19$ ). En *V. bealliae* no se han realizado conteos cromosómicos. *Vernonanthura* también presenta un número básico de  $x = 17$  (Jones, 1974, 1976a, 1976b, 1979a), aunque *V. hintoniorum* carece de estudios cariológicos. Los conteos cromosómicos en *Lepidaploa* reportan un número básico de  $x = 17$  (Robinson, 1990) y en *Leiboldia* de  $x = 19$  (Robinson y Funk, 1987; Robinson, 1999; Turner, 1981).

En el cladograma de Keeley y Turner (1990) el grupo conformado por *Leiboldia*, *Lepidonia* y *Stramentopappus* se encuentra separado de la sección *Noveboracenses*, a la cual pertenecen las especies mexicanas de *Vernonia*. Esta sección es el grupo hermano de la sección *Scorpioides* (en la que se encontraban las especies del género *Lepidaploa*), compartiendo los tricomas agudos en el estilo. Por su parte, la sección *Polyanthes* (que incluye a *Vernonanthura cordata* y *V. patens*, ahora circunscritas al género *Vernonanthura*) se ubica en una posición más lejana.

En este trabajo el cladograma de la figura 6 y el cladograma de consenso estricto (Fig. 7) sugieren que las especies mexicanas de *Vernonia*, *Vernonanthura* y *Leiboldia* constituyen grupos relacionados entre sí por su polen tricolporado (carácter 24, aunque algunas especies presenten polen inaperturado), según Robinson (1999), en *Lepidaploa*, el polen es triporado. Sin embargo, dicho carácter no es exclusivo de ellos, pues se observa ampliamente en la tribu Vernonieae y por lo tanto también se presenta en otros géneros no analizados (Bremer, 1994; Gleason, 1906; Robinson, 1999).



**Figura 7.** Cladograma de consenso estricto obtenido del análisis de 25 caracteres morfológicos y palinológicos. L = 51, CI = 50, RI = 61. *Lei* = *Leiboldia*, *Ver* = *Vernonia*, *Vnt* = *Vernonanthura*.

## VII. Tratamiento taxonómico

### Clave para los géneros

1. Cabezuelas pedunculadas, pedúnculos 1 cm o más ..... *Vernonia*
1. Cabezuelas sésiles, pedúnculos ausentes
  2. Cabezuelas agregadas en glomérulos; hojas blanco tomentosas en el envés; aquenios glabros ..... *Leiboldia*
  2. Cabezuelas agregadas en cimas o cimas escorpioideas; hojas no blanco tomentosas en el envés; aquenios pilosos
    3. Cimas escorpioideas bien definidas; cabezuelas asociadas a brácteas foliosas de igual o mayor tamaño que ellas; corolas rosas, rara vez blancas ..... *Lepidaploa*
    3. Cimas o cimas escorpioideas; cabezuelas sin brácteas foliosas asociadas; corolas blancas ..... *Vernonanthura*

*Vernonia* Schreb., 1791.

Hierbas perennes o arbustos, rara vez árboles o trepadoras. Hojas alternas, sésiles o pecioladas, láminas elípticas u ovadas, en ocasiones lanceoladas, con tricomas uniseriados, lageniformes, peltados, o en ocasiones en forma de T, venación pinnada, semicraspedódroma, los márgenes serrados, rara vez crenados o enteros. Inflorescencias corimbiformes, o en ocasiones tirsoideas, rara vez compuestas de cabezuelas solitarias, densas o laxas. Cabezuelas homógamas con pedúnculos conspicuos (>1 cm de largo). Involucro angosto o amplio, turbinado a urceolado. Brácteas involucrales laxa o estrechamente imbricadas, en pocas a varias series, la interna más larga. Receptáculo plano a subconvexo, sin páleas. Flores perfectas, 1 a varias por cabezuela, corolas regulares, actinomorfas, rosas o púrpuras, nunca blancas, el limbo 5-partido, lóbulos con tricomas peltados, en ocasiones glabros. Ramas del estilo alargadas, agudas y pilosas. Anteras con tricomas peltados o sin ellos, caudadas en la base. Aquenios más o menos cilíndricos, con tricomas peltados, pilosos y con tricomas peltados, o pilosos, acostillados. Vilano biseriado, la serie externa muy corta, de escamas o cerdas, la interna de cerdas capilares, tan largas como el involucro o más largas. Polen equinolofado, en ocasiones subequinolofado, tricolporado a veces inaperturado.

Especie tipo: *Vernonia noveboracensis* (L.) Willd., 1803, basada en *Serratula noveboracensis* L., 1753.

Después de realizar los análisis correspondientes (morfología, morfométrico y cladístico), se determinó que las especies pertenecientes al género *Vernonia* son once (una especie con dos subespecies).

### Clave para las especies de *Vernonia*

1. Cabezuelas dispuestas en inflorescencias corimbiformes, sin un eje principal definido.
  2. Tallo, envés de las hojas e involucre blanco-tomentosos ..... *V. lindheimeri*
  2. Tallo, envés de las hojas e involucre no blanco-tomentosos.
    3. Involucro de 1.7 cm o más largo; brácteas involucrales terminadas en un mucrón o arista de 2 mm o más largo ..... *V. alamanii*
    3. Involucro de 1.3 cm o menos largo; brácteas involucrales terminadas en un mucrón o arista de 1 mm o menos largo.
      4. Cabezuelas dispuestas en monocasios; pedúnculos 2.5 cm o más largo.
        5. Hojas pecioladas, pecíolos 3 mm o más; láminas elípticas, rara vez lanceoladas; 7.0-9.0 cm largo, 2.0-3.0 cm ancho; involucre 11 mm o más ancho; aquenios pubescentes, rara vez glabros ..... *V. greggii*
        5. Hojas sésiles, pecíolos ausentes; láminas lanceoladas, nunca elípticas; 5.0-8.0 cm largo, 1 cm o menos ancho; involucre 9 mm o menos ancho; aquenios glabros ..... *V. marginata*
      4. Cabezuelas dispuestas en dicasios; pedúnculos 2.0 cm o menos largo.
        6. Aquenios pubescentes.
          7. Hojas glabrescentes; láminas elípticas; con el ápice acuminado; Guerrero y Oaxaca ..... *V. cronquistii*
          7. Hojas pubescentes; láminas ovadas; con el ápice agudo; Oaxaca y Chiapas ..... *V. oaxacana*
        6. Aquenios glabros.
          8. Hojas glabrescentes; láminas ovadas, rara vez elípticas; involucre pubescente; Tamaulipas ..... *V. hintoniorum*
          8. Hojas pubescentes; láminas elípticas, rara vez ovadas; involucre glabrescente; SE y SO de México, no conocidas de Tamaulipas
            9. Involucro 8 mm o menos ancho; láminas elípticas; cabezuelas 30 o menos flores.
              10. Pedúnculos 2.5 cm o más largos; brácteas involucrales triangulares; Jalisco y Michoacán ..... *V. bealliae*
              10. Pedúnculos 1.5 cm o menos largos; brácteas involucrales elípticas; Oaxaca ..... *V. karvinskiana* subsp. *karvinskiana*

9. Involucro 10.5 mm o más ancho; láminas ovadas; cabezuelas 50 o más flores ..... *V. karvinskiana* subsp. *inuloides*
1. Cabezuelas dispuestas en inflorescencias tirsoideas, con un eje principal definido
11. Hojas elípticas-ovadas, nunca lanceoladas; pecíolos 6.0 mm o más largo, nunca sésiles; láminas 6.0-8.0 cm largo, 2.0-4.0 cm ancho; involucro glabrescente; aquenios glabros; Chihuahua, Durango, Guerrero, Hidalgo, Oaxaca, Puebla, Querétaro, Nayarit y San Luis Potosí ..... *V. liatroides*
11. Hojas elípticas-lanceoladas, nunca ovadas; pecíolos 4.0 mm o menos largo, en ocasiones sésiles; láminas 4.0-10.0 cm largo, 1.0-1.5 cm ancho; involucro pubescente; aquenios pubescentes; Chihuahua, Durango, Guanajuato, Jalisco, Michoacán, Sinaloa, Sonora y Zacatecas ..... *V. serratulooides*

1) ***Vernonia alamanii*** DC., Prodr. 5: 61. 1836.

*Cacalia alamanii* (DC.) Kuntze, Rev. Gen. Pl. 2: 969. 1891

*Vernonia dictyophlebia* Gleason, Bull. N. Y. Bot. Gard. 4: 203. 1906.

*Vernonia alamanii* DC. var. *dictyophlebia* (Gleason) McVaugh, Contr. Univ. Mich. Herb. 9: 477. 1972.

**Fenología:** Noviembre a Abril.

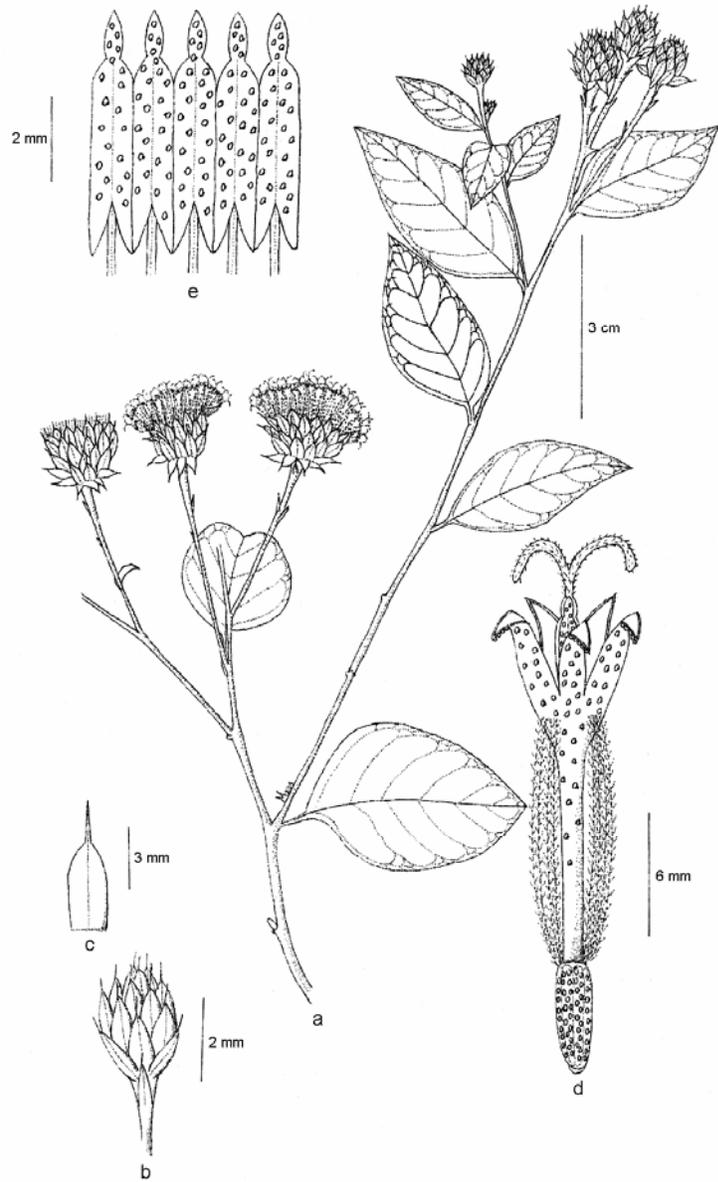
**Hábitat:** En bosque de *Abies*, bosque mesófilo de montaña, bosque de *Pinus*, bosque de *Quercus*, bosque de *Pinus-Quercus* y vegetación secundaria.

**Distribución:** Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, México, Michoacán, Morelos, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Veracruz.

**Número de cromosomas:** 17 (Jones, 1976b, 1979a).

<sup>1</sup>ESPECÍMENES REPRESENTATIVOS: **Guanajuato.** Mpio. Xichú, Santa Rosa, 12 km al SO de Xichú 21° 16' 48" N 100° 04' 43" O. Matorral, 9 febrero 1989, *E. Ventura* 6 577 *et al.* (MEXU 479 043) [Morfología]. **Guerrero.** Mpio. General Heliodoro Castillo, El Jilguero, 5.7 Km al NO. 17° 32' 10" N 100° 23' 23" O. Bosque de *Abies*, 2 530 msnm, 16 enero 1999, *R. Cruz D.* 3 624 (MEXU 1 033 285) [Morfología]. **Hidalgo.** Mpio. Jacala. Cuesta Colorada, 12 km al NE de Jacala, 21° 01' 36" N 99° 06' 54" O. Bosque de *Juniperus* y *Pinus*, 1 900 msnm, 12 febrero 1982, *R. Hernández M.* 6 958 *et al.* (MEXU 337 240) [Polen]. **Jalisco.** Mpio. Mazamitla. 12 km al NE de El Zapatero, sobre la desviación a Dos Ríos 19° 56' 53" N 102° 56' 43" O. Bosque de *Pinus-Quercus*, 2 045 msnm, 9 abril 1988, *A. García M.* 3 925 *et al.* (MEXU 496 761) [Morfología]. **México.** 6 millas al N de Valle de Bravo sobre la nueva carretera, Bosque de *Pinus*, 4 diciembre 1972, *S. B. Jones* 22 398 *et al.* (MEXU 157 785) [Polen]. **Michoacán.** Mpio. Jiquilpan, 1 km al O de Jiquilpan, 21 km al E del límite Jalisco-Michoacán. Matorral, 2 160 msnm, 17 febrero 1987, *R. Spellenberg*, 8 989 *et al.* (MEXU 669 238) [Morfología y polen]. Mpio. Pátzcuaro, ladera occidental del Cerro los Lobos 19° 30' 10" N

<sup>1</sup> En los listados de especímenes representativos se indica entre corchetes si el ejemplar fue utilizado para obtener datos morfológicos, palinológicos o ambos.



**Figura 8.** *Vernonia alamanii* DC. a) Rama con inflorescencias, b) cabezuela inmadura, c) filaria aristada, d) aquenio y corola con tricomas peltados, e) anteras con tricomas peltados, (Hernández 6958, MEXU).

101° 32' 21" O. Bosque de *Quercus* perturbado, 2 300 msnm, 7 enero 1986, *H. Díaz B. 1 938* (MEXU 677 732) [Morfología]. **Morelos**. Mpio. Tepoztlán, autopista México-Cuernavaca km 55. 19° 00' 00" N 99° 07' 00" O. Ruderal, 2 350 msnm, noviembre 1959, *J. Espinosa 257* (MEXU 142 296) [Morfología]. **Puebla**. Mpio. Honey, Arroyo Grande, 7 km al SE de Chila 20° 16' 00" N 98° 14' 00" O. Bosque mesófilo de montaña, 1 750 msnm, 23 febrero 1987, *P. Tenorio L. 12 502 et al.* (MEXU 906 086.) [Morfología]. **Querétaro**. Mpio. Pinal de Amoles, 4 km al NE de San Pedro el Viejo, sobre el camino a la Yerbabuena 21° 05' 44" N 99° 31' 34" O. Bosque mesófilo de montaña, 1 700 msnm, 4 abril 1987, *J. Rzedowski 43 019* (MEXU 480 140) [Morfología]. **San Luis Potosí**, 11 millas al OSO de Xilitla sobre la carretera 120, 30 noviembre 1972, *S. B. Jones 22 375 et al* (MEXU 157 983) [Morfología]. **Veracruz**. Mpio. Huayacocotla, El Tine. Bosque de *Quercus*, vegetación secundaria, 2 000 msnm, 21 diciembre 1970, *R. Hernández M. 986 et al* (MEXU 144 576) [Morfología].

2) ***Vernonia bealliae*** McVaugh, Contr. Univ. Mich. Herb. **9**(4): 479. 1972.

Nombre basado en *Vernonia corymbiformis* sensu Gleason, Bull. N. Y. Bot. Gard. 4:198. 1906, no *V. corymbiformis* DC., Prodr. **5**: 62. 1836.

**Fenología:** Enero a mayo.

**Hábitat:** En bosque mesófilo de montaña, bosque de *Pinus*, bosque de *Quercus* y bosque de *Pinus-Quercus*.

**Distribución:** Jalisco y Michoacán.

**Número de cromosomas:** desconocido.

ESPECÍMENES REPRESENTATIVOS: **Jalisco**,  $\frac{1}{2}$  -  $\frac{2}{3}$  de kilómetro al NO de Rincón de Manantlán 19° 36' N 104° 12' 45" O. En la base de la Sierra de Manantlán, 13 km al S de El Chante. Bosque de *Quercus*, 1 520 msnm, 4 enero 1979, *H. Iltis 1 175 et al.* (MEXU 369 425) [Polen]. 15.7 km por la carretera N de El Terreno, sobre la carretera a La Laguna; 35.5 km al NO de Colima; 38 km al OSO del Nevado de Colima 19° 30' 57" N 103° 58' 2 9" O. Bosque mesófilo de montaña, 2 113 msnm, 23 marzo 1989, *M. A. Wetter, 2 062 et al.* (MEXU 894 147) [Morfología]. Mpio. Cuautitlán, La Cumbre camino a Guzalapa 16-17 km al NE de Cuautitlán, de 5-6 km al SE de E. C. L. J. 19° 33' 10" N 104° 14' 20" O. Bosque mesófilo de montaña, 2 100 msnm, 17 mayo 1990, *R. Cuevas 3 853 et al.* (MEXU 756 393) [Morfología]. Mpio. de Chiquilistán, Montañas de rocas ígneas y limo 6-5 km al S de Chiquilistán cerca de 5 km por la carretera al SO de la Unión a Saucillo, mina de mercurio. 20° 02' 56" N 103° 50' 40" O. Bosque de *Quercus* con algunos *Pinus lumholtzii*, 1 800-1 950 msnm, 30-31 enero 1975, *R. McVaugh 25 995* (MEXU 885 752) [Morfología]. Desviación al Rancho El Rodeo; camino a la presa, 3.13 km al SE de Tapalpa. Matorral subtropical, con *Acacia*, *Bursera* e *Ipomoea*, 4 marzo 1981, *G. Conrado S.  $\frac{5}{n}$*  (MEXU 664 917) [Morfología]. Estación de Biología Las Joyas en la Sierra de Manantlán, entrando por el Chante carretera Autlán-El Grullo 19° 34' N 104° 17' O. Bosque de *Pinus-Quercus*, 9 marzo 1992, *A. Campos V. 4 561* (MEXU 571 810) [Morfología]. Mpio. Cd. Guzmán, proximidades a El Jazmín. Bosque de *Pinus-Quercus* perturbado, 1 700 msnm, marzo 1982, *E. Guízar N. 878* (MEXU 330 390) [Polen]. Mpio. Jocotepec, Cerro Viejo "Barranca del agua"; subiendo por Zapotitlán de Hidalgo. Matorral subtropical, 2 050 msnm, 5 marzo 1989, *M. Cházaro B. 5 883 et al.* (MEXU 541 313) [Morfología]. Mpio. San Sebastián del Oeste. El Segundo Arroyo, Brecha San Sebastián-El Real Alto. Bosque mesófilo de montaña entre Bosque de *Pinus-Quercus*, 1 600 msnm, 6 abril 1993, *J. J. Reynoso D. 1 237 et al.* (MEXU 781 696) [Morfología]. Mpio. Tecalitlán,

Sierra del Halo. 1 390 msnm, 6 junio 1995, *J. J. Reynoso D. 2 482 et al.* (MEXU 771 440) [Morfología]. Mpio. Tlalpalpa, 13 km al SO de Tlalpalpa, brecha a El Salto del Nogal 19° 53' 48'' N 103° 47' 09'' O. Matorral perturbado, 5 marzo 1981, *E. J. Lott 316 et al.* (MEXU 990 757) [Polen]. **Michoacán.** Mpio. Aguililla, 24 km al NO de Aguililla. Bosque de *Pinus*, 2 140 msnm, 9 abril 1985, *J. C. Soto N. 8 133 et al.* (MEXU 844 415) [Morfología]. Mpio. Coalcomán, en las Agüitas, aprox. a 20 km al NE de Coalcomán, camino a Dos Aguas. Bosque de *Pinus*, 1 775 msnm, 28 marzo 1980, *J. C. Soto N. 2 158 et al.* (MEXU 754 608) [Morfología].

3) ***Vernonia cronquistii*** S.B. Jones, *Rhodora* **78**: 194. 1976.

*Vernonanthura cronquistii* (S.B. Jones) H. Rob., *Phytologia* **73**(2): 70. 1992.

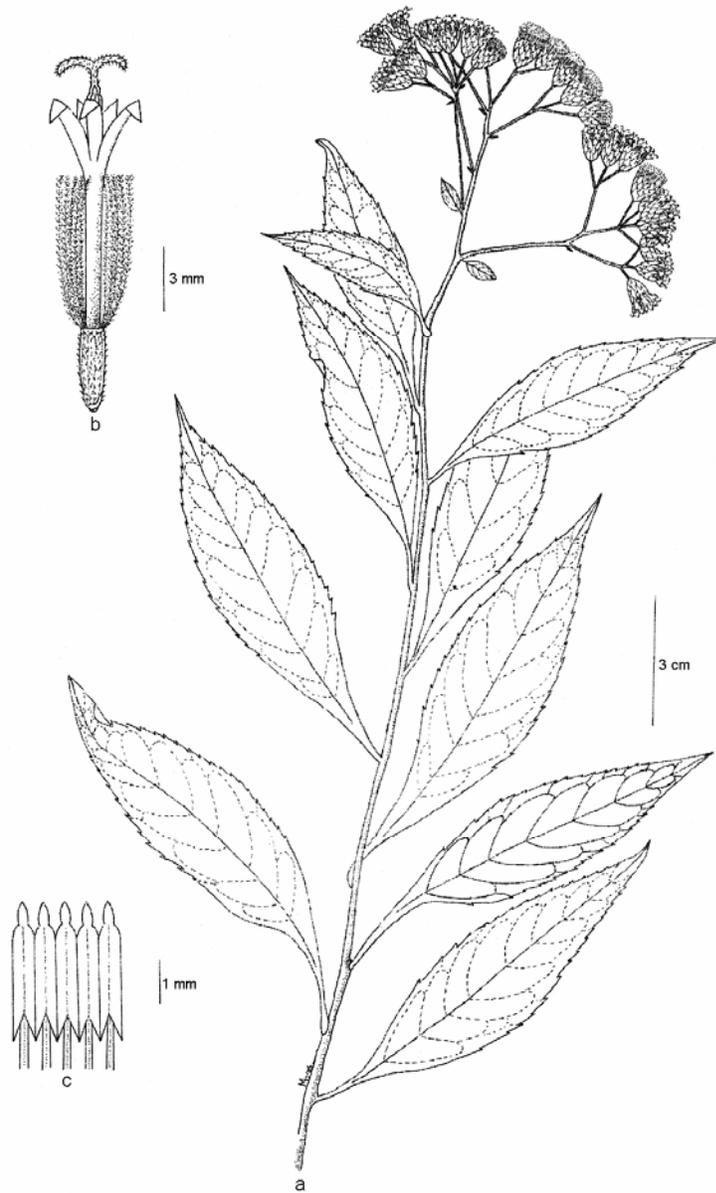
**Fenología:** Octubre a Diciembre.

**Hábitat:** En bosque de *Pinus*, bosque de *Quercus*, bosque de *Pinus-Quercus* y vegetación secundaria.

**Distribución:** Guerrero y Oaxaca.

**Número de cromosomas:** 17 (Jones, 1976b; 1979a).

ESPECÍMENES REPRESENTATIVOS: **Guerrero.** Cerca de la carretera Acapulco-Cuernavaca, ½ mi S de Agua de Obispo. Bosque de *Pinus-Quercus*, 1 950 msnm, 14 octubre 1984, *M. Spooner 2 623 et al.* (MEXU 454 731) [Morfología]. Cerca de la estación de microondas El Fresno, 50 km al S de Chilpancingo. Bosque de *Quercus Pinus* abierto, 1 000 msnm, 12 octubre 1974, *A. Cronquist 11 227* (MEXU 299 834) [Morfología]. Chilpancingo, sobre la carretera Acapulco; 34 km al sur de Chilpancingo. Bosque de *Pinus-Quercus*, 850-900 msnm, 11 octubre 1974, *A. Cronquist 11 226* (MEXU 299 828) [Polen]. Mpio. Chilpancingo, a 5 km al O de El Ocotito, camino a Jalaca, 17° 16' 04'' N 99° 32' 53'' O. Bosque de *Pinus*, 700 msnm, 24 noviembre 1983, *E. Martínez S. 5 751 bis et al.* (MEXU 1 020 913) [Morfología]. Mpio. Chilpancingo, Rincón Viejo 17° 17' 40'' N 99° 28' 54'' O. Habita una ladera con exposición al oeste, en sombra parcial de *Quercus macrophylla*. 725 msnm, 10 octubre 1959, *Kruse 739* (MEXU 1 032 336) [Morfología]. Mpio. Malinaltepec, Malinaltepec, 17° 14' 39'' N 98° 40' 39'' O. 1 700 msnm, 26 noviembre 1989, *I. Wagenbreth 335* (MEXU 729 064) [Morfología y polen]. **Oaxaca.** Dto. Putla, Santa María Yucuhiti, 7 km al NE de Putla. 17° 02' 33'' N 97° 52' 45'' O. Ruderal circundante de encinar, 840 msnm, 9 diciembre 1982, *L. Rico A. 575 et al.* (MEXU 1 003 508) [Morfología y polen]. Dto. Santiago Juxtlahuaca. Mpio. Santiago Juxtlahuaca, a 2 km de San Juan Piñas, carretera a la desviación para Coicoyan de las Flores-Santiago Juxtlahuaca. 17° 14' N 98° 08' O. 1 745 msnm, 23 noviembre de 1994, *J. I. Calzada 19 514* (MEXU 956 290). [Morfología].



**Figura 9.** *Vernonia cronquistii* S. B. Jones a) Rama con inflorescencias, b) aquenio piloso y corola glabra, c) anteras glabras, (Kruse 739, MEXU).

4) **Vernonia greggii** A. Gray, Proc. Amer. Acad. Arts **17**: 204. 1882.

*Vernonia greggii* A. Gray var. *palmeri* A. Gray, Proc. Amer. Acad. Arts **17**: 204. 1882.

*Vernonia greggii* A. Gray subsp. *ervendbergii* (A. Gray) G.C. Chapm. & S.B. Jones, SIDA **7**: 279. 1978.

*Vernonia greggii* A. Gray subsp. *schaffneri* (A. Gray) G.C. Chapm. & S.B. Jones, SIDA **7**: 279. 1978.

*Vernonia greggii* A. Gray var. *ervendbergii* (A. Gray) B.L. Turner, Phytologia **65**(2): 135-138. 1988.

**Fenología:** Abril a Septiembre

**Hábitat:** En bosques mesófilos de montaña, bosque de *Pinus*, bosque de *Quercus*, bosque de *Pinus-Quercus* y vegetación secundaria.

**Distribución:** Coahuila, Durango, Hidalgo, Nuevo León, Querétaro, Tamaulipas, San Luis Potosí.

**Número de cromosomas:** 17 (Jones, 1976a)

ESPECÍMENES REPRESENTATIVOS: **Coahuila.** Mpio. Arteaga, 1.3 mi al E de Los Lirios 25° 23' N 100° 34' O. 22 julio 1981, *J. M. Poole* 2 366 (MEXU 031 209) [Morfología]. Mpio. Castaños. Sierra La Gavia, en Cañada La Gavia; 8 km al O de la carretera Saltillo-Monclova 26° 20' N 101° 15' O. Bosque de *Quercus* con *Pinus*, 1 500 msnm, 12 mayo 1992, *M. H. Mayfield* 1 331 et al. (MEXU 572 885) [Polen]. El Recreo, Sur de Saltillo. Llano despoblado. 2 200 msnm, julio 1942, *E. Lyonnet* 3 600 (MEXU 278 895) [Morfología]. **Durango.** Mpio. Mapimi, de Bermejillo a Mapimi, 25° 53' 16" N 103° 37' 17" O. 1 200 msnm, 8 julio 1976, *H. Sánchez M.* 2 578 (MEXU 202 978) [Morfología y polen]. **Hidalgo.** Mpio. Zimapán, 10 km al N de Zimapán, hacia la mina de San Miguel. Bosque de *Pinus cembroides* principalmente, 2 200 msnm, 28 junio 1981, *R. Hernández M.* 6 256 et al. (MEXU 363 880) [Morfología]. **Nuevo León.** Mpio. Galeana, Cerro Potosí 24° 53' 30" N 100° 10' 30" O. Bosque de *Pinus-Quercus*, ruderal. 1800-2400 msnm, 28 agosto 1987, *D. Bogler* 191 et al. (MEXU 453 454) [Morfología]. Mpio. Galeana. Pablillo 5 km al E. 24° 36' N 99° 59' 15" O. Bosque de *Quercus*, 15 mayo 1984, *Hinton et al.* 18 665 (MEXU 988 108) [Morfología]. **Querétaro.** Mpio. de Jalpan, Cañada del Pinalito 21° 22' 28" N 99° 15' 17" O. Bosque mesófilo de montaña, 1 100 msnm, 18 agosto 1966, *S. Zamudio* 9 931 et al. (MEXU 913 788) [Morfología]. **Tamaulipas.** Mpio. Aldama. Las Yucas a lo largo de la carretera de S-N del pueblo Las Yucas a 2.2 millas. 23° 13' N 98° 09' 30" O. Bosque con pastizal, 12 julio 1991, *A. L. Mayfield*, 858 et al. (MEXU 591 101) [Morfología]. Mpio. Jaumave, 12 km al S de Ávila y Urbina. Bosque de *Pinus cembroides* con encino. 1 600 msnm, 23 septiembre 1984, *F. González M.* 14 179 (MEXU 556 061) [Morfología]. **San Luis Potosí.** Mpio. Guadalcázar, 1 km al N de la entrada a San José de Cervantes 22° 34' 12" N 100° 27' 10" O. Bosque de *Quercus*, 23 abril 1997, *R. Torres C.* 15 021 et al. (MEXU 921 594) [Morfología y polen].

5) *Vernonia hintoniorum* B.L. Turner, Phytologia **77**(5): 408. 1994.

*Vernonanthura hintoniorum* (B.L. Turner) H. Rob., Phytologia **73** (2): 70. 1992.

**Fenología:** Agosto.

**Hábitat:** En bosque de *Pinus-Quercus*.

**Distribución:** Tamaulipas.

**Número de cromosomas:** Desconocido.

ESPÉCIMEN REPRESENTATIVO: **Tamaulipas**. Mpio. Hidalgo, 33 km al N de Adelaida. 24° 09' 59'' N 99° 21' 38'' O. Bosque de *Pinus Quercus*, 4 agosto 1984, *Mc Donald* 623 (MEXU 531 324) [Morfología y polen].

6a) *Vernonia karvinskiana* DC. **subsp. inuloides** (DC.) S.B. Jones, Rhodora **78**: 194. 1976

*Vernonia inuloides* DC., Prodr. **5**: 61. 1836.

*Cacalia inuloides* (DC.) Kuntze, Rev. Gen. Pl. **2**: 970. 1891.

**Fenología:** Julio a Marzo.

**Hábitat:** En bosque de *Pinus*, bosque de *Quercus*, bosque de *Pinus-Quercus*, vegetación riparia y vegetación secundaria.

**Distribución:** Oaxaca.

**Número de cromosomas:** 17 (Jones, 1976b; 1979a).

ESPECÍMENES REPRESENTATIVOS: **Oaxaca**. Dto. del Centro. Mpio. San Andrés Huayapan, 2 km al S del Estudiante, carretera Oaxaca-Ixtlán 18° 08' 16'' N 96° 37' 16'' O. Vegetación secundaria con restos de encinar, 1 800 msnm, 14 enero 1986, *A. García M. 1 957 et al.* (MEXU 1 017 022) [Polen]. Dto. Juquila. Mpio. San Juan Lachao, 20 km al SE del Vidrio (entronque a Juquila) o sea 28 km al N de San Gabriel Mixtepec 16° 08' 12'' N 97° 10' 41'' O. 1 930 msnm, 24 septiembre 1982, *O. Téllez V. 6 044* (MEXU 677 561) [Morfología]. Dto. Miahuatlán. Mpio. San Jerónimo Coatlán. Espuelas de San Antonio a 13.5 km de San Jerónimo Coatlán, brecha a Piedra Larga 16° 12' N 96° 57' O. Bosque de *Pinus-Quercus* con elementos de Mesófilo, 1 950 msnm, 21 diciembre 1988, *A. Campos V. 2 714* (MEXU 561 798) [Morfología]. Dto. Mixe. Mpio. Santa María Tlahuitoltepec, 4 km al E de Tlahuitoltepec y 3 km al N de Tamazulapan 17° 05' 03'' N 96° 06' 57'' O. Bosque de *Pinus-Quercus*, 17 enero 1986, *A. García M. 1 983 et al.* (MEXU 1 020 455) [Morfología y polen]. Dto. Tlacolula. Mpio. Villa Díaz Ordaz, 8 km al N de Díaz Ordaz 17° 01' 11'' N 96° 24' 59'' O. Bosque de *Quercus*, 2 200 msnm, 8 julio 1982, *R. Cedillo T. 1 919 et al.* (MEXU 425 386) [Polen]. Mpio. Ixtlán de Juárez, 10 km al N de Ixtlán de Juárez sobre la carretera a Valle Nacional 17° 23' 30'' N 96° 29' 45'' O. 2 400 msnm, 20 marzo 1984, *A. Cronquist 11 854* (MEXU 758 175) [Morfología]. Mpio. San Andrés Paxtlán, 20 millas al SE de Miahuatlán. 2 280 msnm. 29 octubre 1967, *H. S. Gentry 22 390* (MEXU 114 414) [Morfología]. Mpio. San Pedro Pochutla, a 14 Km del Puente de Jalatengo o sea 7 km al E de San Pedro El Alto. 16° 01' 14'' N 96° 31' 14'' O. Bosque tropical con *Pinus*, 2 110 msnm, 24 noviembre 1977, *A. Delgado S. 710 et al.* (MEXU 404 525) [Morfología]. Mpio. Santa Catarina Juquila, 12 millas al S de Sola de Vega y 90 millas al N de Puerto Escondido 16° 26' 46'' N 97° 03' 12'' O. 2 100 msnm. 7 noviembre 1965, *A. Cronquist 10 504 et al.* (MEXU 146 303) [Morfología]. Mpio. Santiago Matatlán, 3 km al S de Matatlán (Torre de Microondas) 16° 50' 53'' N 96° 21' 38'' O. Matorral. 19

diciembre 1979, *F. González M. 11 503* (MEXU 462 167) [Morfología]. Mpio. Totontepec, kilómetros 94-96 de la carretera Mitla-Totontepec. Cerro Cempoaltepetl. 17° 05' N 96° 03' O. Bosque perturbado, 2 550 msnm, 11 enero 1989, *C. A. Todzia 2 852* (MEXU 482 455) [Morfología]. Mpio. Villa Sola de Vega, a 16 km al O de Villa Sola de Vega 16° 32' 19'' N 96° 58' 52'' O. 2 080 msnm, 22 noviembre 1977, *A. Delgado 632* (MEXU 404 332) [Morfología].

6b) ***Vernonia karvinskiana* DC. subsp. *karvinskiana***, Prodr. **5**: 61. 1836.

*Vernonia corymbiformis* DC., Prodr. **5**: 61. 1836.

*Cacalia karvinskiana* (DC.) Kuntze, Rev. Gen. Pl. **2**: 970. 1891.

*Cacalia corymbiformis* (DC.) Kuntze, Rev. Gen. Pl. **2**: 970. 1891.

*Vernonia conzatii* B.L. Rob., Proc. Amer. Acad. **44**: 615. 1909.

**Fenología:** Septiembre a Diciembre.

**Hábitat:** En bosque de *Pinus*, bosque de *Quercus*, bosque de *Pinus-Quercus* y vegetación secundaria.

**Distribución:** Oaxaca.

**Número de cromosomas:** 17 (Jones, 1976b; 1979a).

ESPECÍMENES REPRESENTATIVOS: **Oaxaca.** Mpio. Comaltepec, Loma Colorada. Bosque de *Pinus* en ladera de cerro, 1 600 msnm, 16 noviembre 1978, *F. Ventura A. 15 550* (MEXU 776 538) [Morfología]. Mpio. Santiago Yosondúa, 12 km al S de Chalcatongo, 64 km al S de Tlaxiaco, por el camino a Yosondúa. 97° 33' 31'' N 16° 55' 36'' O. Bosque de *Pinus-Quercus*, 19 diciembre 1989, *J. L. Villaseñor R. 1 173 et al.* (MEXU 544 719) [Morfología]. Dto. Centro. Mpio. Oaxaca, Cerro San Felipe del Agua. Bosque de *Quercus*, 1850 msnm, 17 noviembre de 1984. *A. Saymes V. 87* (MEXU 446 161) [Morfología]. Dto. Santiago Juxtlahuaca. Mpio. San Juan Mixtepec, a 4 km al S de Tres Cruces. Vegetación riparia, 2 000 msnm, 10 noviembre 1988. *J. Reyes S. 1 179* (MEXU 887 206) [Morfología]. Mpio. Santos Reyes Tepejillo, 4 km al N de Santos Reyes Tepejillo, entrada por la Cruz, río Boquerón 17° 27' N 97° 56' O. Bosque de *Quercus*, 1 525 msnm, 31 octubre 1995. *J. I. Calzada 20 331* (MEXU 942 568) [Morfología]. Mpio. San Sebastián Tecomoxtlahuaca, a 10 km de San Sebastián Tecomoxtlahuaca, carretera a San Martín Duraznos. 17° 18' N 98° 05' O. Bosque de *Pinus-Quercus*, 1 755 msnm, 2 noviembre 1996, *J. I. Calzada 20 367* (MEXU 956 372) [Morfología]. Dto. Teposcolula. Mpio. Villa de Tamazulapan del Progreso, 3 km de Tamazulapan por la carretera de terracería rumbo a San Andrés Lagunas 19° 32' 29.2'' N 97° 31' 12.02'' O. Bosque de *Quercus*, *Juniperus* y *Pinus*, 2 250 msnm, 1 diciembre 2002, *J. I. Calzada 23 537* (MEXU 1 068 745) [Morfología]. Mpio. San Sebastián Nicanduta, 11.7 km de Santiago Xolomécatl, carretera de terracería rumbo a Nicanduta 17° 30' 42'' N 97° 38' 57.9'' O. Bosque de *Pinus*, *Quercus* y *Juniperus*, 2 350 msnm, 23 diciembre 2002, *J. I. Calzada 23 659* (MEXU 1 068 687) [Morfología]. Dto. Tlaxiaco. Mpio. San Martín Itunyoso, 11 km al SO de San Isidro Chichahuaxtla, carretera Tlaxiaco-Putla 17° 10' 56'' N 97° 53' O. Bosque de *Quercus*, 1 diciembre 1993, *R. Torres C. 14 214* (MEXU 1 070 134) [Morfología]. Dto. Zaachila, 7 km al O de "Santiago Clavellina", hacia San Antonio Huitepec. Ruderal en Bosque de *Pinus-Quercus*, 18 septiembre 1982, *R. Torres C. 1 303 et al.* (MEXU 412 849) [Morfología].

7) **Vernonia liatroides** DC., Prodr. **5**: 34. 1836.

*Vernonia ehrenbergiana* Sch. Bip., Linnaea. **20**: 513. 1847.

*Eupatorium tulanum* Klatt, Abh. Nat. Ges. (Halle) **15**: 323. 1882.

*Cacalia liatroides* (DC.) Kuntze, Rev. Gen. Pl. **2**: 971. 1891.

*Cacalia ehrenbergiana* (Sch. Bip.) Kuntze, Rev. Gen. Pl. **2**: 971. 1891.

*Vernonia capraefolia* Gleason Bull. N. Y. Bot. Gard. **4**: 200. 1906.

*Vernonia liatroides* DC. subsp. *liatroides* S.B. Jones, Rhodora **78**: 192. 1976.

*Vernonia liatroides* DC. subsp. *ehrenbergiana* (Sch. Bip.) S.B. Jones, Rhodora **78**: 192. 1976.

*Vernonia liatroides* DC. subsp. *gentryi* S.B. Jones, Rhodora **78**: 193. 1976.

*Vernonanthura liatroides* (DC.) H. Rob., Phytologia **73**(2): 71. 1992.

**Fenología:** Octubre a Marzo.

**Hábitat:** En bosque mesófilos de montaña, bosque de *Quercus* y bosque tropical caducifolio.

**Distribución:** Chihuahua, Durango, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Nayarit, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí.

**Número de cromosomas:** 17 (Jones, 1976b).

ESPECÍMENES REPRESENTATIVOS: **Chihuahua.** Mpio. Madera, El Agua Caliente, predio particular "El Chorrillo". Cañada con bosque de *Quercus*, 2 350 msnm, 17 octubre 1990, A. Benítez P. 2 920 (MEXU 563 197) [Morfología]. **Durango.** Mpio. El Salto, El Arroyo de La Puerta, 5.5 km al E de La Libertad, Brecha al Huizache. 23° 49' N 105° 37' O. Secundaria de *Pinus-Quercus*, 1 700 msnm, 9 marzo 1985, P. Tenorio L. 8 186 et al. (MEXU 811 407) [Morfología]. **Guanajuato.** Mpio. Atarjea, El Charco, 8 km al O de Atarjea. Matorral arbustivo, 1 500 msnm, 13 noviembre 1989, E. Ventura 7 617 et al. (MEXU 893 670) [Morfología]. **Guerrero.** Mpio. Eduardo Neri, Cañada Carrizalillo 2.5 km al ESE de Amatitlán 17° 51' 30" N 99° 44' 17" O. Bosque de *Quercus*. 1 625 msnm, 25 octubre 1994, R. Cruz D. 437 et al. (MEXU 1 048 179) [Polen]. Mpio. Zirándaro, aprox. 6 km al SE de Guayameo, por el camino a Placeres del Oro 18° 15' 54" N 101° 12' 08" O. Ecotonía de bosque de *Quercus glaucooides* y bosque tropical caducifolio, 820 msnm, 18 noviembre de 1986, J. L. Villaseñor R. 1 073 et al. (MEXU 1 038 822) [Morfología]. **Hidalgo.** Mpio. Meztitlán. Parte alta de la barranca Ixcatlán. Ladera de exposición O, en la proximidad del paraje Mesa Grande, a 2.5 km de la población del mismo nombre 20° 39' 28" N 98° 47' 09" O. Bosque de *Juniperus flaccida* y *Quercus* sp., 1 960 msnm, 21 octubre 2000, E. Guízar 5 209 et al. (MEXU 1 001 392) [Morfología]. **Nayarit.** Mpio. Tepic, 15 km al O de Tepic, sobre el camino a Jalcocotán 21° 31' 12" N 105° 00' 36" O. Bosque mesófilo de montaña, 800 msnm, 12 febrero 1962, J. Rzedowski 15 614 (MEXU 94 304) [Morfología]. Mpio de Tepic, kilómetro 5 de la terracería al Cuarenteño que empieza a 500 m al O del Izote 21° 30' 17" N 104° 58' 59" O. Bosque mesófilo de montaña, 1 460 msnm, 29 enero 1990, O. Téllez V. 12 578 (MEXU 591 651) [Polen]. **Oaxaca.** Dto. Cuicatlán. Mpio. San Juan Bautista Cuicatlán, a 4 km al O de Coyula, camino a Santiago Quiotepec 17° 55' 27" N 96° 56' 46" O. Bosque tropical caducifolio-encinar, 1 339 msnm, 14 diciembre 2000, E. Martínez S. 33 431 et al. (MEXU 1 012 074) [Morfología]. **Puebla.** Mpio. Caltepec. Cerro El Tambor, al NE de Caltepec 18° 12' 01" N 97° 28' 09" O. Matorral, 1

400 msnm, 10 octubre 1984, *P. Tenorio L. 7 642 et al.* (MEXU 665 603) [Morfología]. **Querétaro**. 24 km al NE de Landa, sobre la carretera a Xilitla. Matorral submontano, 1 450 msnm, 12 diciembre 1988, *J. Rzedowski 48 053* (MEXU 719 329) [Morfología]. Mpio. Landa, 2.5 km al SE de El Humo. Bosque de *Dalbergia*, *Liquidambar* y *Lonchocarpus*, 1 050 msnm, 14 noviembre 1988, *H. Rubio 295* (MEXU 873 295) [Polen]. **San Luis Potosí**. 15 millas al O de Río Verde. 7 octubre 1976, *T. F. Stuessy 4 064 et al.* (MEXU 238 374) [Morfología].

8) ***Vernonia lindheimeri*** A. Gray & Engelm., Proc. Am. Acad. Arts **1**: 46. 1846.

*Cacalia lindheimeri* (A. Gray & Engelm.) Kuntze, Rev. Gen. Pl. **2**: 970. 1891.

**Fenología:** Junio a Agosto

**Hábitat:** En pastizales.

**Distribución:** Coahuila y Texas.

**Número de cromosomas:** 17 (Jones, 1976<sup>a</sup>; Jones y Faust, 1978).

ESPECÍMENES REPRESENTATIVOS: **Coahuila**. Mpio. Múzquiz. Hda. Mariposa, 28° 07' 44'' N 101° 44' 58'' O. 1936, <sup>s</sup>/*colector 8 751* (MEXU 32 992) [Morfología y polen]. **Texas**. Condado Medina, 4.2 millas al O de la unión de FM 1283 y FM 475, O de San Antonio. 6 julio 1989, *A. W. Lierens 4 059* (MEXU 727 851) [Morfología]. Condado Travis, ladera caliza, NO de Austin. Matorral, 5 agosto 1969, *S.B. Jones 17 662.* (MEXU 144 986) [Morfología]. Condado Williamson, 600 m al N del condado Travis. Remanentes de pradera. 27 junio 2000, *B. Harms 4* (MEXU 1 031 218) [Morfología].

9) ***Vernonia marginata*** (Torr.) Raf., Atl. Jour. 146. 1832.

*Vernonia altissima* Nutt. var. *marginata* Torr., Ann. Lyc. N. Y. **2**: 210. 1827.

*Vernonia jamesii* Torr. & Gray, Fl. N. Am. **2**: 58. 1841.

*Cacalia marginata* (Torr.) Kuntze, Rev. Gen. Pl. **2**: 968. 1891.

*Vernonia tenuifolia* Small, Bull. Torrey Club **25**: 145. 1898.

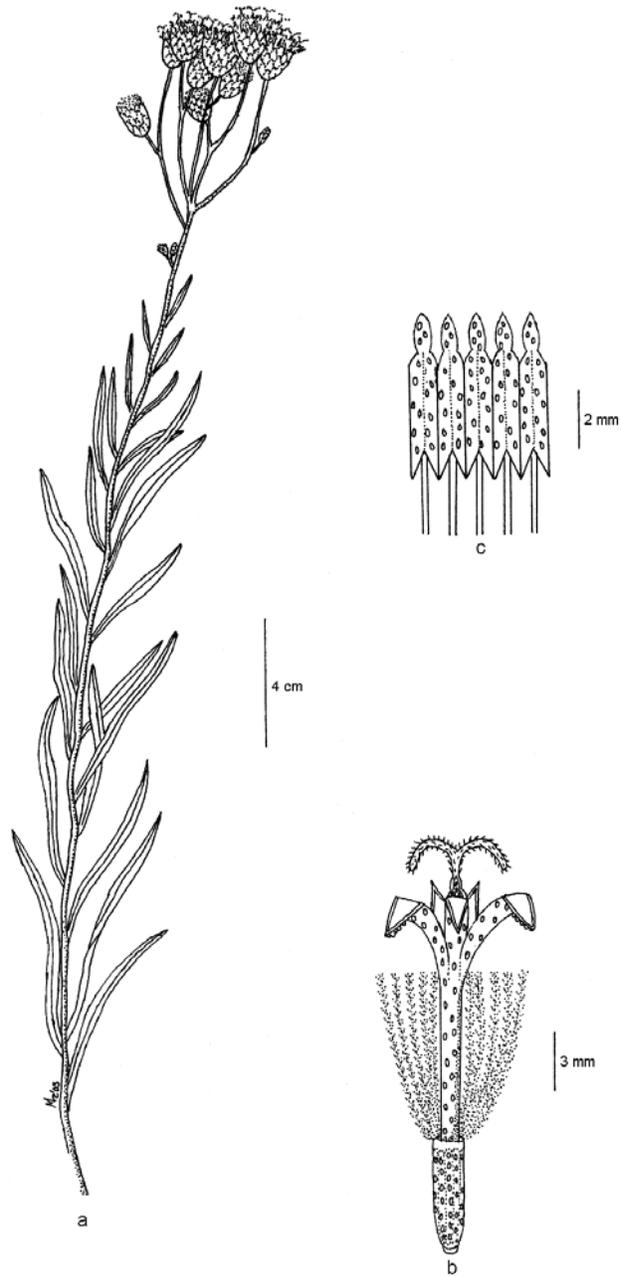
**Fenología:** Junio a Octubre.

**Hábitat:** En vegetación riparia.

**Distribución:** Coahuila y Texas.

**Número de cromosomas:** 17 (Jones, 1976a; Jones y Faust, 1978).

ESPECÍMENES REPRESENTATIVOS: **Coahuila**. Mpio. Guerrero, 6 km al SO de Castillon. 28° 15' N 100° 18' O. Al lado del arroyo, 16 junio 1941, *R. M. Stewart 561* (MEXU 203 746) [Morfología y polen]. **Texas**. Condado Presidio, 1 milla al O de Saucedá. 29° 28' 20'' N 103° 58' 50'' O. 1 275 msnm, 10 octubre 1997, *G. Webster 32 532* (MEXU 890 907) [Morfología].



**Figura 10.** *Vernonia marginata* (Torr.) Raf. a) Rama con inflorescencias, b) corola y achenio con tricomas peltados, c) anteras con tricomas peltados, (Stewart 561, MEXU; Wright 242, NY)

10) ***Vernonia oaxacana*** Sch. Bip. ex Klatt, Leopoldina **20**: 74. 1894.

*Vernonanthura oaxacana* (Sch. Bip. ex Klatt) H. Rob., Phytologia **73**(2): 72. 1992.

**Fenología:** Diciembre a Junio.

**Hábitat:** En bosques de *Quercus*, bosque tropical caducifolio y vegetación secundaria.

**Distribución:** Chiapas y Oaxaca.

**Número de cromosomas:** 17 (Jones, 1976b; 1979a).

ESPECÍMENES REPRESENTATIVOS: **Chiapas.** Berriozábal, Las Vistas 16° 48' 03'' N 93° 15' 34'' O. 26 enero 1951, Enríquez 6 845 (MEXU 72 118) [Morfología]. Mpio. Cintalapa, 11 km al N de Cintalapa, sobre la terracería a Francisco I. Madero 16° 45' 23'' N 93° 45' 04'' O. Vegetación secundaria, 750 msnm, 28 enero 1990, A. Reyes G. 1 467 et al. (MEXU 932 350) [Morfología y polen]. Mpio. Motozintla, colonia Villa Hidalgo, aprox. 8 km al NE de Motozintla, por la carretera a Frontera Comalapa 15° 24' 47'' N 92° 09' 20'' O. Bosque tropical caducifolio, 1 060 msnm, 21 marzo 1992, J. L. Villaseñor R. 1 233 et al. (MEXU 1 038 824) [Morfología]. **Oaxaca.** 47 km al NO de Jalapa del Marqués; aprox. 80 km al NO de Tehuantepec, por la carretera a Oaxaca. Bosque de *Quercus* con elementos de bosque tropical caducifolio, 12 abril 1983, J. L. Villaseñor R. 445 et al. (MEXU 435 313) [Morfología]. Dto. Ejutla. Mpio. Yogana. 27 diciembre 1978, S. C. Solano 479 et al. (MEXU 766 127) [Morfología]. Dto. Juchitán. Mpio. Ixtepec, al N de Nizanda, llegando por la estación de ferrocarril. Bosque tropical caducifolio, 13 enero 1988, C. Martínez R. 1 185 (MEXU 654 577) [Morfología]. Dto. Miahuatlán. Mpio. San Jerónimo Coatlán, Cañada de San Jerónimo, al N de el poblado, siguiendo la corriente del río, cerca de 3 km 16° 15' N 96° 53' O. Bosque tropical caducifolio alterada, 1 450 msnm, 29 junio 1992, A. Campos V. 4 592 (MEXU 866 256) [Morfología]. Dto. Pochutla. Mpio. San Miguel del Puerto, camino al Macahuite 15° 56' 18.5'' N 96° 25' O. 414 msnm, 25 febrero 2002, J. Pascual 392 (MEXU 866 256) [Morfología]. Mpio. San Miguel del Puerto, a 1.5 km de Santa María Xadani a la carretera rumbo a San Miguel del Puerto 15° 56' 50.7'' N 96° 05' 17.1'' O. Vegetación secundaria, 490 msnm, 3 enero 2002, J. Pascual 289 (MEXU 1 085 109) [Polen]. Dto. Tehuantepec. Mpio. Santo Domingo Tehuantepec, Cerro Guiengola 11 km al NO de Tehuantepec, carretera a Oaxaca 16° 25' N 95° 22' O. Bosque tropical caducifolio, 900 msnm, 9 diciembre 1991, A. Campos V. 4 236 (MEXU 549 365) [Polen]. Mpio. Tehuantepec, El Sapotal, 37 km al O de Tehuantepec, entrando por Pozo Zorrillo, el cual está a 1 km al NO de Tehuantepec 16° 18' N 95° 25' O. Bosque tropical caducifolio, 2 diciembre 1987, C. Martínez R. 1 138 (MEXU 519 648). [Morfología].

11) ***Vernonia serratuloides*** Kunth, Nov. Gen. Sp. **4**: 33. 1818.

*Vernonia sinclairii* Benth., Bot. Voy. Sulph. 109. 1845.

*Perezia paniculata* A. Gray, Proc. Amer. Acad. Arts **21**: 393. 1886.

*Perezia vernonioides* A. Gray, Proc. Amer. Acad. Arts. **22**: 433. 1887.

*Cacalia serratuloides* (Kunth) Kuntze, Rev. Gen. Pl. **2**: 970. 1891.

*Cacalia sinclairii* (Benth.) Kuntze, Rev. Gen. Pl. **2**: 970. 1891.

*Vernonia jaliscana* Gleason, Bull. N. Y. Bot. Gard. **4**:198. 1906.

*Vernonia umbellifera* Gleason, Bull. N. Y. Bot. Gard. **4**: 199. 1906

*Vernonia vernonioides* (A. Gray) Bacigal., Contr. Gray Herb. **97**: 77. 1931.

*Vernonia camporum* M.E. Jones, Contrib. West. Bot. **18**: 69. 1933.

*Perezia nervata* M.E. Jones, Contrib. West. Bot. **18**: 69. 1933.

*Vernonia serratulooides* Kunth subsp. *serratulooides* S.B. Jones, Rhodora **78**: 199. 1976.

*Vernonia serratulooides* Kunth subsp. *vernonioides* (A. Gray) S.B. Jones, Rhodora **78**: 200. 1976.

*Vernonanthura serratulooides* (Kunth) H. Rob., Phytologia **73** (2): 73. 1992.

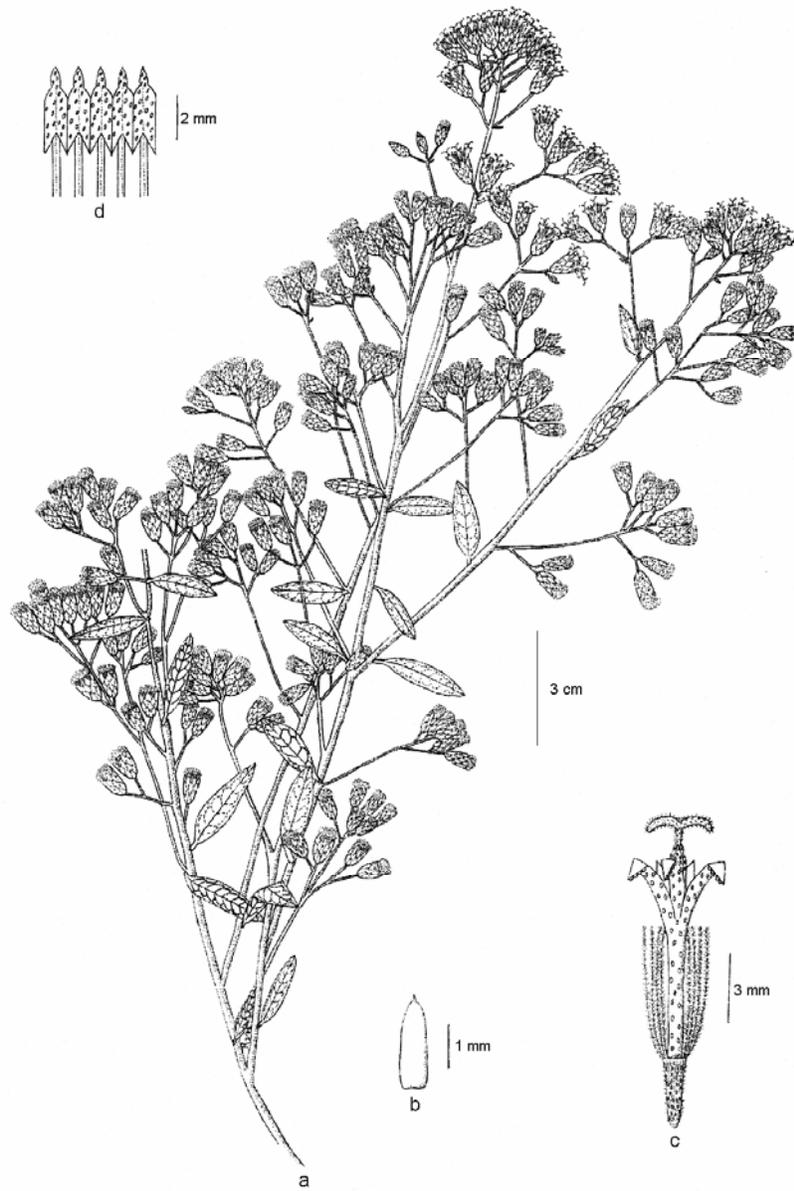
**Fenología:** Septiembre a Noviembre.

**Hábitat:** En bosque de *Quercus*, bosque tropical caducifolio y vegetación secundaria.

**Distribución:** Chihuahua, Durango, Guanajuato, Jalisco, Michoacán, Nayarit, Sinaloa, Sonora, Zacatecas.

**Número de cromosomas:** 17 (Jones, 1976b).

ESPECÍMENES REPRESENTATIVOS: **Chihuahua.** Mpio. Moris. Moris. Bosque tropical caducifolio con *Quercus*, 700-1 050 msnm, 29 septiembre 1985, *P. Tenorio L. 10 062 et al.* (MEXU 804 647) [Morfología y polen]. **Durango.** Mpio. Otaez. Cercanía al rancho La Lechuga, camino al río Otaez. Bosque tropical caducifolio, 1 500 msnm, 3 octubre 1990, *A. Benítez P. 2 574* (MEXU 567 148) [Morfología]. **Guanajuato.** Mpio. Acámbaro, cerca de Acámbaro, sobre la carretera que va a Zinapécuaro. Pastizal secundario, 30 octubre 1987, *H. Díaz B. 4 449* (MEXU 719 159) [Morfología]. **Jalisco.** Mpio. Colotlán, 8 km al SO de Colotlán 22° 03' N 103° 16' 34'' O. Vegetación secundaria, 1 700 msnm, 8 octubre 1981, *A. Vázquez 702* (MEXU 506 202) [Morfología]. **Michoacán.** A 4 km al S de Tuxpan, carretera Zitácuaro-Morelia. Bosque de *Quercus* con bosque tropical caducifolio, 1 700 msnm, 12 noviembre 1979, *J. C. Soto N. 1 990* (MEXU 322 432) [Morfología]. **Nayarit.** Mpio. La Yesca, 6.2 km al SE de Puente Camotlán, camino a Huajimic 21° 36' N 104° 04' O. Bosque de *Quercus* perturbado, 1 222 msnm, 26 octubre 1989, *P. Tenorio L. 16 649 et al.* (MEXU 522 809) [Morfología]. **Sinaloa.** Mpio. Badiraguato, al O de la villa de Huixiopa, al NE del kilómetro 98.4 de la carretera 24 México - Badiraguato 25° 45' 22'' N 107° 11' 29'' O. 880 msnm, 29 octubre 1996, *T. Yahara 754 et al.* (MEXU 731 338) [Morfología]. Mpio. Badiraguato, Santiago los Caballeros, 5 km delante de Santiago los Caballeros 25° 34' 55'' N 107° 21' 25'' O. Bosque de *Quercus-Pinus*, 1250 msnm, 2 octubre 1998, *J. A. Hernández 768* (MEXU 886 323) [Polen]. **Sonora.** Álamos, Río Fuerte. Bosque, 19 octubre 1936, *H. S. Gentry 2 932* (MEXU 817 162) [Morfología]. Mpio. Yecora, cerca del cerro La Laguna (cerca de San Nicolás), kilómetro 251 de la carretera México-Ciudad Obregón, 28° 23' 37'' N 109° 05' 31'' O. Bosque de *Quercus*, 1 400 msnm, 3 octubre 1998, *T. R. Van Devender 98-2 012 et al.* (MEXU 943 836) [Morfología]. **Zacatecas.** Mpio. Jalpa, 21° 39' 21'' N 102° 53' 34'' O. Carretera a Tlachichila, aprox. 1.5 km al S del entronque con la carretera Jalpa-Aguascalientes. Bosque tropical caducifolio, 1 650 msnm, 18 de octubre 1997, *J. J. Balleza C. 7 549 et al.* (MEXU 970 516) [Morfología]. Mpio. Trinidad García de la Cadena, carretera a Guadalajara, aprox. 2 km al S de la Ciudad de García de la Cadena 21° 11' 46'' N 103° 27' 49'' O. Pastizal inducido, 1 890 msnm, 9 octubre 1997, *J. J. Balleza C. 7 312* (MEXU 970 806) [Polen].



**Figura 11.** *Vernonia serratuloides* Kunth a) Rama con inflorescencias, b) filaria mucronada, c) aquenio piloso y con tricomas peltados, d) anteras con tricomas peltados, (Tenorio 10071, MEXU).

*Vernonanthura* H. Rob., 1992

Hierbas perennes o arbustos, rara vez árboles o trepadoras. Hojas alternas, pecioladas, rara vez sésiles, láminas elípticas a ovadas, con tricomas multicelulares uniseriados o peltados, venación pinnada semicraspedódroma, márgenes serrados, rara vez enteros. Inflorescencias en cimas escorpioideas, nunca en cabezuelas solitarias, glomérulos, corimbos o tirsos, densas o laxas. Cabezuelas homógamas, sésiles o subsésiles (pedúnculos < 5 mm de largo). Involucro angosto o amplio, urceolado. Brácteas involucrales imbricadas en 4-6 series, la serie interna más larga. Receptáculo plano o subconvexo, sin páleas. Flores perfectas, 4 a 30 por cabezuela, corolas regulares, actinomorfas, blancas, rara vez rosas, el limbo 5-partido, lóbulos glabros, en ocasiones con tricomas peltados. Ramas del estilo alargadas, agudas y pilosas. Anteras glabras, caudadas en la base. Aquenios más o menos cilíndricos pilosos, a veces pilosos y con tricomas peltados, acostillados. Vilano biseriado, la serie externa corta, de escamas o cerdas, la serie interna de cerdas capilares, tan largas como el involucro o más largas. Polen equinolofado, tricolporado.

Especie tipo: *Vernonanthura brasiliana* (L.) H. Rob., 1992, basada en *Baccharis brasiliana* L. 1753.

En este trabajo se reconocen solamente dos especies para el género *Vernonanthura*: *V. cordata* y *V. patens*.

**Clave para las especies de *Vernonanthura***

1. Cabezuelas subsésiles, pedunculos 5 mm o menos largo; inflorescencias dispuestas en numerosas cimas monocasiales, en ocasiones aparentando cimas escorpioideas; corolas pubescentes; hojas redondeadas en la base; Colima, Guerrero, Jalisco, México, Michoacán, Morelos y Nayarit ..... *V. cordata*
1. Cabezuelas sésiles, pedunculos ausentes; inflorescencias dispuestas en cimas escorpioideas; corolas glabras; hojas cuneadas en la base; Guerrero, Hidalgo, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Querétaro, San Luis Potosí y Veracruz ..... *V. patens*

1) ***Vernonanthura cordata*** (Kunth) H. Rob., *Phytologia* **73**(2): 70. 1992

*Vernonia cordata* Kunth, *Nov. Gen. Sp.*, **4**: 31. 1818.

*Vernonia morelana* Gleason, *Bull. Torrey Bot. Club*, **46**: 241. 1919.

*Vernonia cordata* Kunth var. *hooveri* McVaugh, *Contr. Univ. Mich. Herb.* **9**(4): 479. 1972.

**Fenología:** Marzo a Mayo.

**Hábitat:** En bosque de *Pinus*, bosque de *Quercus*, bosque de *Pinus-Quercus*, bosque tropical caducifolio, bosque tropical perennifolio y vegetación secundaria.

**Distribución:** Colima, Guerrero, Jalisco, México, Michoacán, Morelos.

**Número de cromosomas:** 17 (Jones, 1974).

ESPECÍMENES REPRESENTATIVOS: **Colima.** Mpio. Comala, Carretera Carrizalillo-El Jabalí 19° 25' 47'' N 103° 40' 50'' O. Bosque tropical perennifolio, 1 250 msnm, 30 marzo 1998. *M. L. Román M. 2 291* (MEXU 1 003 909) [Morfología]. **Guerrero.** Mpio. Pungarabato, en el Cuidancito, 94 km al SO de Cd. Altamirano, 17° 55' 56'' N 101° 13' 35'' O. Bosque tropical caducifolio, 1 060 msnm, 16 junio 1994, *E. Martínez S. # 3 668* (MEXU 754 701) [Polen]. Mpio. Zirándaro, Guayameo, 8.5 km al SO 18° 15' 7.9'' N 101° 19' 14.9'' O. Bosque de *Pinus-Quercus*, 820 msnm, 23 marzo 1999. *J. Calónico S. 14 456* (MEXU 984 488) [Morfología]. **Jalisco.** Mpio. Jilotlán, El Arroyito, 6 km al N de Huapala. Bosque de *Pinus-Quercus*, 1390 msnm, 5 abril 1988, *A. García M. 3 709 et al.* (MEXU 496 756) [Morfología]. Mpio. Tonila, cuesta al volcán de Colima, aprox. 6 km de la carretera Atenquique-Colima, 19° 26' 32'' N 103° 28' 26'' O. Bosque tropical caducifolio, 1 000 msnm, 16 junio 1994, *J. Sandoval S./n* (MEXU 678 371) [Polen]. **México.** Hacienda Dolores, San Miguel Amatepec. Matorral bajo. 700 msnm, E. Matuda 30 539 (MEX) [Morfología]. Temascaltepec, 5 km al NE; por U 259 635 la carretera a Toluca. 19° 02' N 100° 02' O. Bosque de *Pinus* con elementos de bosque tropical caducifolio, 1 590 msnm, 24 marzo 1996, *J. L. Villaseñor R. 1 325* (MEXU 663 264) [Morfología]. **Michoacán.** Mpio. Rosales, 3 km al SO de Ario de Rosales. 19° 12' 11'' N 101° 44' 25'' O. 1 900 msnm, Bosque de *Pinus-Quercus*, 15 marzo 1985. *J. C. Soto N. 7 690* (MEXU 887 582) [Morfología]. Mpio. Zitácuaro, en la Garita 3 km al SO de Zitácuaro, 1 800 msnm, 6 marzo 1985, *J. C. Soto 7 237*, relictos de bosque de *Quercus*, (MEXU 754 760) [Polen]. Mpio. Zitácuaro, en Coatepec, 4 km al SO de Zitácuaro. 1 900 msnm, 7 marzo 1985, *J. C. Soto N. 7 305 et al.* (MEXU 754 766) [Morfología]. Mpio. Zitácuaro, carretera Zitácuaro-Tuzantla, 8 km al SO de Zitácuaro, en lugar llamado El Banco 19° 23' 14'' N 100° 23' 59'' O. Vegetación secundaria, 1 770 msnm, 22 marzo 1982. *J. C. Soto N. 3 834* (MEXU 682 521) [Morfología]. **Morelos.** Cuernavaca. Bosque, 12 marzo 1980. *A. Ortega 12* (MEXU 274 881) [Morfología]. Mpio. Yautepec, carretera Yautepec-Tepoztlán. Vegetación secundaria de bosque tropical caducifolio, 1 420 msnm, 3 marzo 1987. *R. Quezada M. 1 564* (MEXU 436 702) [Morfología]. **Nayarit.** Mpio. Compostela, 3 millas al N de Compostela, sobre la carretera 200 21° 17' 24'' N 104° 55' 13'' O. Bosque de *Quercus*, 1 000 msnm, 17 mayo 1973. *B. Hansen 1 420 et al.* (MEXU 170 338) [Morfología].

2) ***Vernonanthura patens*** (Kunth) H. Rob., Phytologia **73**(2): 72. 1992

*Vernonia patens* Kunth, Nov. Gen. Sp. **4**: 32. 1818.

*Vernonia baccharoides* Kunth, Nov. Gen. Sp. **4**: 32. 1818.

*Vernonia deppeana* Less., Linnaea **6**: 398. 1831.

*Vernonia lanceolaris* DC., Prodr. **5**: 37. 1836.

*Vernonia haenkeana* DC., Prodr. **5**: 37. 1836.

*Vernonia micradenia* DC., Prodr. **5**: 38. 1836.

*Vernonia pacchensis* Benth., Pl. Hartw. 134. 1844.

*Vernonia aschenborniana* Schauert, Linnaea **19**: 714. 1847.

*Vernonia stuebelii* Hieron., Bot. Jahrb. Syst. **21**: 337. 1895.

*Vernonia bangii* Rusby, Mem. Torrey Bot. Club **46**: 242. 1919.

*Vernonia monsonensis* Hieron., Bot. Jahrb. Syst. **40**: 335. 1908.

*Vernonia weberbaueri* Hieron., Bot. Jahrb. Syst. **40**: 354. 1908.

*Vernonia salamana* Gleason, Bull. Torrey Bot. Club **46**: 242. 1919.

*Vernonia vargasii* Cuatr., Bot. Jahrb. Syst. **77**: 83. 1956.

*Vernonanthura deppeana* (Less.) H. Rob. Phytologia **73** (2): 70. 1992.

**Fenología:** Marzo a Septiembre.

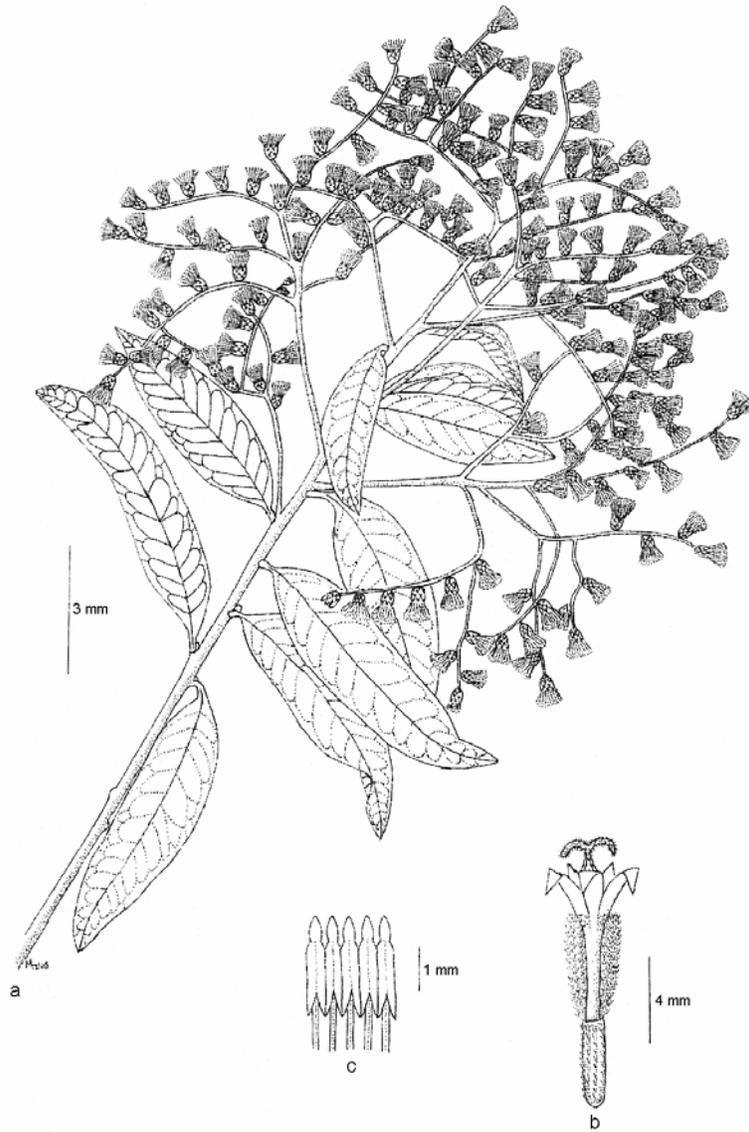
**Hábitat:** En bosque mesófilo de montaña, bosque de *Quercus*, bosque tropical caducifolio, bosque tropical perennifolio y vegetación secundaria.

**Distribución:** Guerrero, Hidalgo, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Veracruz.

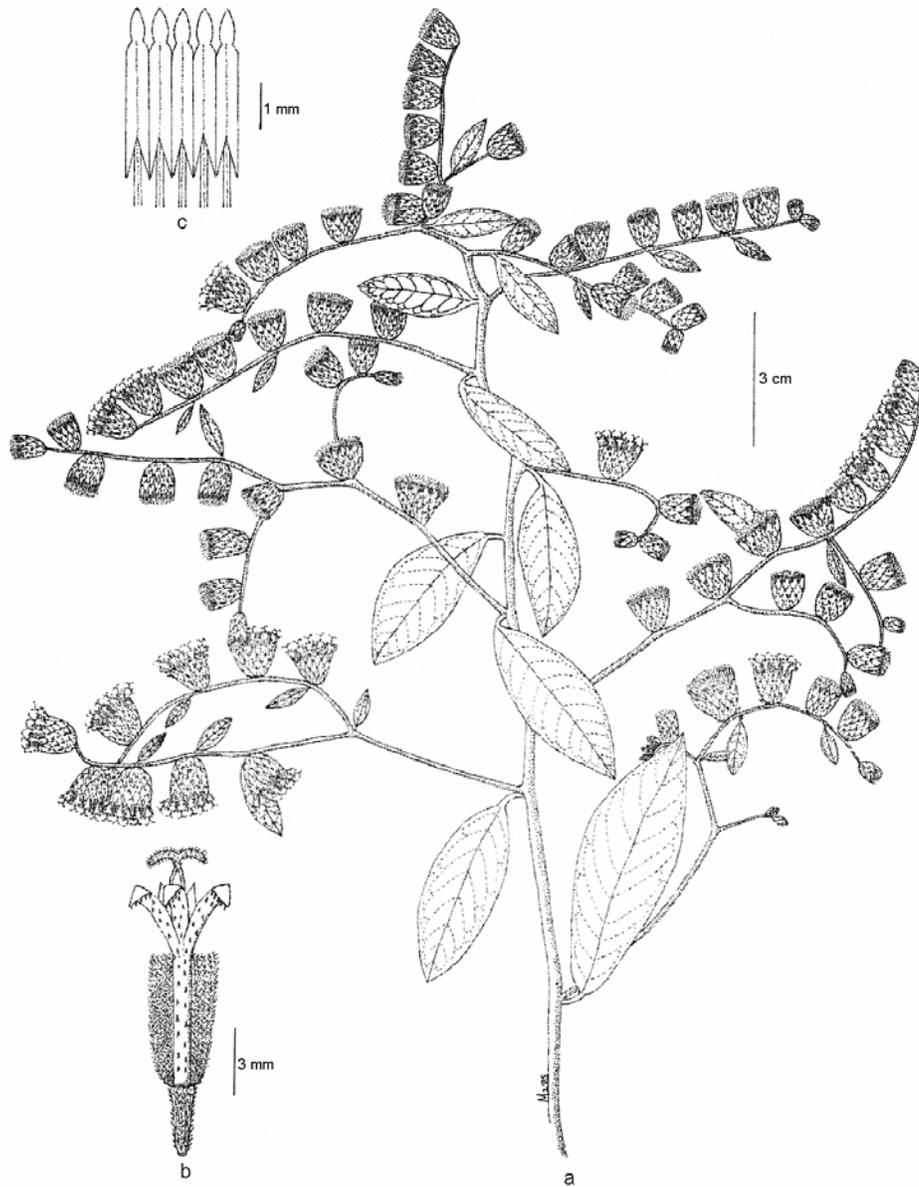
**Número de cromosomas:** 17 (Jones, 1974).

ESPECÍMENES REPRESENTATIVOS: **Guerrero.** A 5 km al NE de Paraíso, camino Atoyac-Puerto del Gallo. 1 000 msnm, 28 marzo 1983, *J. C. Soto N. 5 084 et al.* (MEXU 641 422) [Morfología]. **Hidalgo.** Mpio. Tenango de Doria, 3 km al E de Tenango de Doria, hacia Cirio. Bosque mesófilo perturbado, 1 700 msnm, 20 mayo 1982, *R. Hernández M. 7 320* (MEXU 420 313) [Morfología]. Mpio. Zacualtipán, Tlahuelompa 2 km al N. Bosque mesófilo de montaña, ruderal, 24 abril 1995, *O. Alcántara 2 042 et al.* (MEXU 756 934) [Polen]. **Morelos.** Cuernavaca. Agosto-Septiembre, 1950, *E. Lyonnet 39* (MEXU 635 279) [Morfología]. **Nayarit.** 12 millas al NE de San Blas 21° 37' 31" N 105° 09' 21" O. Bosque tropical caducifolio, 60–100 msnm, 21 abril 1951, *R. McVaugh 12 072* (MEXU 51 926) [Polen]. Mpio. Tepic, km 15 de la carretera Tepic-Mazatlán 21° 36' 36" N 104° 57' 22" O. Bosque de *Quercus*, 630 msnm, 1 de abril de 1994, *G. Flores F. 3 359 et al.* (MEXU 600 149) [Morfología]. **Oaxaca.** Dto. Yautepec. Mpio. Santa María Ecatepec, Río Otate, al S de Santa María Ecatepec 16° 14' N 95° 55' O. 800 msnm, 9 mayo 1993, *P. Tenorio L. 18 839* (MEXU 645 241) [Morfología]. **Puebla.** Mpio. Pahuatlán. Xopanapa, 8 km al SO de Pahuatlán 20° 20' N 98° 55' O. Bosque mesófilo perturbado, 1 800 msnm, 22 mayo 1986, *P. Tenorio L. 11 350 et al.* (MEXU 519 260) [Morfología]. **Querétaro.** Mpio. Jalpan, al Oriente de Tanchanaquito, El Sabinito, 21° 35' 09" N 99° 12' 46" O. Bosque tropical

caducifolio, 400 msnm, 1 mayo 1992, *L. López C. 305* (MEXU 945 762) [Morfología]. **San Luis Potosí**. Mpio. San Luis Potosí, Ciudad Santos, 21° 36' 46'' N 98° 58' 05'' O. Bosque tropical caducifolio, 3 mayo 1979, *J. B. Alcorn 2 947* (MEXU 897 495) [Morfología]. **Veracruz**. Mpio. Huatusco, kilómetro 2 del camino de terracería Huatusco-Elotepec 19° 10' N 96° 58' O. Bosque caducifolio (secundaria). 1 300 msnm, 24 abril 1980, *S. Avendaño R. 787 et al.* (MEXU 858 565) [Morfología]. Mpio. Hidalgotitlán, kilómetros 2–3 del camino Plan de Arroyos–Álvaro Obregón 17° 15' N 94° 40' O. Bosque tropical perennifolio secundaria. 130–150 msnm, 12 abril de 1974, *Brigada D. 2 742* (MEXU 264 327) [Polen]. Mpio. San Andrés Tuxtla. Laguna Azul, 0.5 km al N del lote 71 de la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas” 18° 34' N 95° 04' O. Borde de Bosque tropical perennifolio. 200 msnm, 16 mayo 1989, *G. Ibarra M. 3 366 et al.* (MEXU 544 793) [Morfología].



**Figura 12.** *Vernonthura patens* (Kunth) H. Rob. a) Rama con inflorescencias, b) aquenio piloso y corola glabra, c) anteras glabras, (García 3709, MEXU).



**Figura 13.** *Lepidaploa tortuosa* (L.) H. Rob. a) Rama con inflorescencias, b) corola con tricomas fusiformes y akenio piloso, c) anteras glabras, (Hernández 4057, MEXU)

*Leiboldia* Schltld. ex Gleason, 1906

Hierbas perennes, subfrútices o arbustivas. Hojas alternas, sésiles, láminas elípticas u ovadas, con tricomas uniseriados o unicelulares, en ocasiones peltados, venación pinnada semicraspedódroma, márgenes serrados. Cabezuelas homógamas, sésiles o subsésiles, agregadas en glomérulos. Involucro amplio, campanulado a urceolado. Brácteas involucrales ligera o fuertemente imbricadas, en 6 o más series; la serie interna más larga. Receptáculo convexo o alveolado, sin páleas. Flores perfectas, cerca de 120 por cabezuela, corolas regulares, actinomórficas, lavanda a púrpuras, el limbo 5-partido, lóbulos con tricomas peltados y fusiformes. Ramas del estilo alargadas, agudas y pilosas. Anteras glabras, caudadas en la base. Aquenios más o menos cilíndricos, glabros. Vilano biseriado la serie externa corta, de cerdas o aristas, la interna de cerdas o aristas caducas, tan largas como el involucro o más largas. Polen equinolofado rara vez subequinolofado, tricolporado.

Especie tipo: *Leiboldia serrata* (D. Don.) Gleason., 1906, basada en *Diazeuxis serrata* D. Don. 1830

En este trabajo se reconoce la existencia de dos especies correspondientes al género *Leiboldia*: *L. guerreroana* y *L. serrata*. Ambas especies se encontraban circunscritas al género *Vernonia*; sin embargo, algunos autores (Gleason, 1906; Robinson y Funk, 1987) habían planteado la posibilidad de transferir a *L. serrata* al género *Leiboldia*.

**Clave para las especies de *Leiboldia***

1. Hojas sésiles, pecíolos ausentes; láminas 8.5-10.0 cm largo, 3.5-5.0 cm ancho; Guerrero y Oaxaca ..... *L. guerreroana*
1. Hojas pecioladas, pecíolos 6.0 mm o más largo; láminas 12.0-26.0 cm largo, 5.0-12.0 cm ancho; Chiapas, Hidalgo, Oaxaca, Puebla, Querétaro y Veracruz ..... *L. serrata*

1) ***Leiboldia guerreroana*** (S.B. Jones) Redonda comb. nov.

*Vernonia guerreroana* S.B. Jones, *Castanea* **44**: 233. 1979.

**Fenología:** Octubre

**Hábitat:** En bosque de *Pinus-Quercus*, bosque tropical caducifolio y vegetación secundaria.

**Distribución:** Guerrero y Oaxaca.

**Número de cromosomas:** 19 (Turner, 1981).

ESPECÍMENES REPRESENTATIVOS: **Guerrero**. 21 km al SO de Teloapan carretera Iguala - Cd. Altamirano. Bosque tropical caducifolio, *J. C. Soto N. 6 718 et al.* (MEXU 859 008) [Polen]. Mpio. Chilpancingo, Agua de Obispo 17° 19' 04'' N 99° 28' 04'' O. 19 octubre 1977, *M. Ladd O. 184 et al.* (MEXU 319 651) [Morfología]. Mpio. Chilpancingo, carretera Acapulco-Cuernavaca, ½ milla al S de Agua de Obispo 17° 18' 48'' N 99° 29' 36'' O. Bosque de *Pinus-Quercus*, 1 950 msnm, 14 octubre 1984, *D. M. Spooner 2 625 et al.* (MEXU 454 729) [Morfología]. Mpio. Chilpancingo. Rincón Viejo 17° 17' 40'' N 99° 28' 54'' O. Bosque de *Quercus macrophylla*, *Curatella americana* y *Byrsonima crassifolia*, 800 msnm, 13 octubre 1962, *Kruse 776* (MEXU 1032 448) [Morfología]. Mpio. Pungarabato, 21 km al SO de Telolapan, carretera Iguala-Cd. Altamirano 18° 22' 22'' N 99° 59' 54'' O. Bosque tropical caducifolio, 1 700 msnm, 25 octubre 1984, *J. C. Soto N. 6 718 et al.* (MEXU 859 008) [Morfología]. **Oaxaca**. Dto. de Putla. 4 km al NE de Putla hacia Tlaxiaco. Vegetación secundaria de bosque de *Quercus*, 800 msnm, 31 octubre 1985, *R. Torres C. 7 600 et al.* (MEXU 453 264) [Morfología].

2) ***Leiboldia serrata*** (D. Don) Gleason, Bull. N. Y. Bot. Gard. **4**:164. 1906.

*Diazeuxis serrata* D. Don., Trans. Linn. Soc., **16**: 254. 1830.

*Vernonia arctioides* Less., Linnaea **6**: 400. 1831

*Vernonia leiboldiana* Schltld., Linnaea **19**: 742. 1847.

*Leiboldia arctioides* (Less.) Schltld., Linnaea **19**: 743. 1847.

*Leiboldia ovata* Schltld., Linnaea **19**: 742. 1847.

*Leiboldia leiboldiana* (Schltld.) Gleason, Bull. N. Y. Bot. Gard. **4**: 163. 1906.

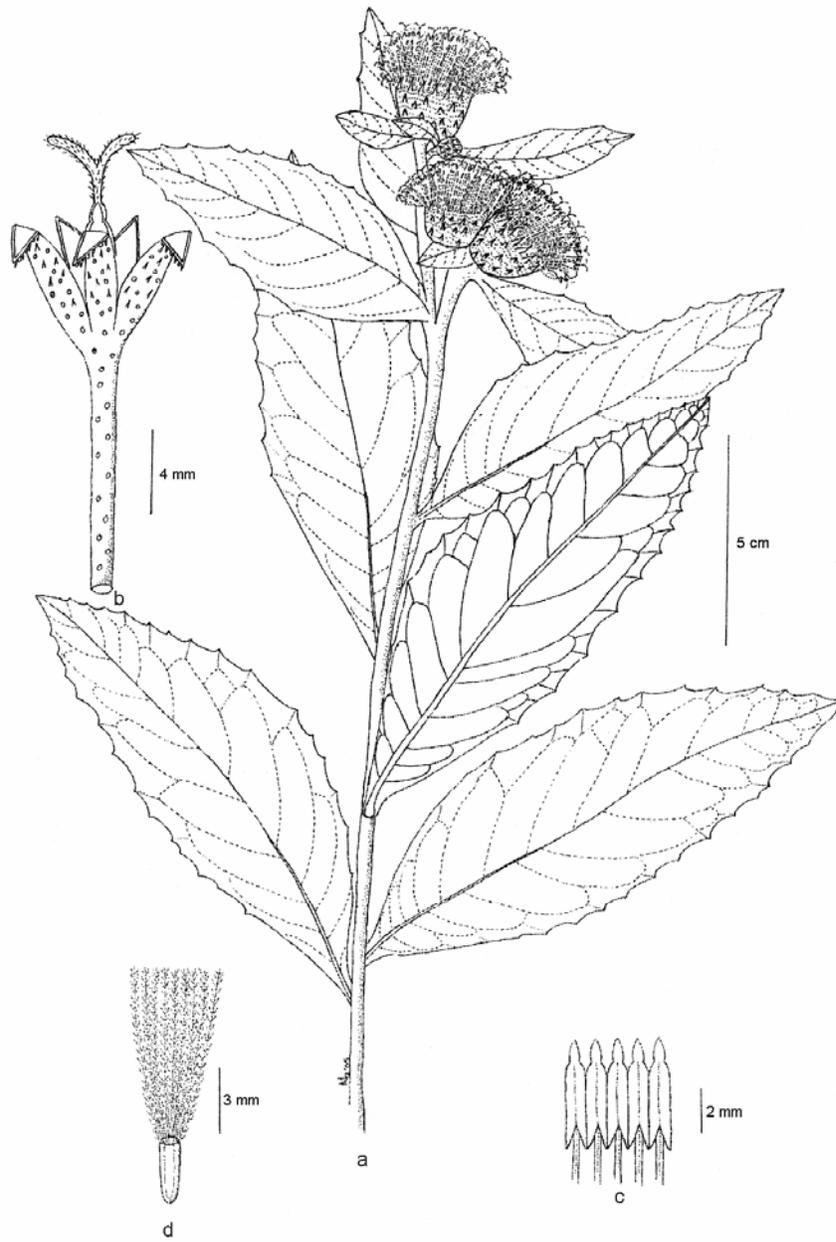
**Fenología:** Octubre a Marzo.

**Hábitat:** En bosque mesófilo de montaña, bosque de *Quercus*, bosque de *Pinus-Quercus*, bosque tropical perennifolio, vegetación riparia y vegetación secundaria.

**Distribución:** Hidalgo, Oaxaca, Puebla, Querétaro, Veracruz.

**Número de cromosomas:** 19 (Robinson, 1999; Robinson y Funk, 1987; Turner, 1981).

ESPECÍMENES REPRESENTATIVOS: **Hidalgo**. Mpio. Eloxochitlán, Eloxochitlán, kilómetro 5 del camino de terracería. Bosque mesófilo de montaña, 1 953 msnm, 19 marzo 1995, *I. Luna S. 1 892 et al.* (MEXU 760 871) [Morfología]. **Oaxaca**. Mpio. Huautla de Jiménez. Vereda de Huautla de Jiménez al Puente de Fierro (a la altura del rancho de Renato García Dorantes) 18° 09' 5.4'' N 96° 51' 7.3'' O. Vegetación secundaria derivada de bosque mesófilo de montaña, 1 234 msnm, 22 enero 2002, *X. Munn E. 1 866 et al.* (MEXU 1 127 946) [Morfología]. Mpio. San Bartolomé Ayautla. Camino a Cerro Central, al N de Ayautla. Relicto de bosque tropical perennifolio, 600 msnm, 13 febrero 1984, *J. I. Calzada 10 408* (MEXU 687 871) [Morfología]. **Puebla**. Mpio. La Unión, 1 km al NE de Mazahuatlán, carretera a La Unión 20° 15' N 97° 53' O. Bosque mesófilo alterado, con cultivo de café, 1 000 msnm, 25 febrero 1987, *P. Tenorio L. 12 662 et al.* (MEXU 859 207) [Morfología]. Villa Juárez, Barranca del Braiso. Bosque de *Quercus oleoides*, 700 msnm, 7 enero 1962, *A. Gómez P. 652* (MEXU 47 556) [Polen]. Mpio. Zapotitlán de Méndez, 6 km al NO de Zapotitlán, carretera a Tepango 20° 03' N 97° 45' O. Bosque mesófilo alterado, 1 040 msnm, 14 enero 1987, *O. Vega T. 211 et al.* (MEXU 887 189) [Morfología].



**Figura 14.** *Leiboldia guerreroana* (S. B. Jones) Redonda a) Rama con inflorescencias, b) corola con tricomas peltados y fusiformes, c) anteras glabras, d) aquenio glabro, (basado en Kruse 766, MEXU)

**Querétaro.** Mpio. Jalpan, 4-5 km entre Sur y Oriente de La Parada 21° 32' 27'' N 99° 11' 02'' O. Bosque de *Pinus-Quercus*, 1 300 msnm, 24 octubre 1990, *B. Servín* 604 (MEXU 938 053) [Morfología y Polen]. Mpio. Landa de Matamoros, 2 km al SE de Río Verdito 21° 14' 38'' N 99° 06' 56'' O. Bosque mesófilo, 1 400 msnm, 12 enero 1989, *E. Lugo* 6 (MEXU 983 631) [Morfología]. **Veracruz.** Mpio. Coatepec. La Marina, por el Trianón, a 3 km al S de Coatepec 19° 28' N 96° 59' O. Riparia, potrero, 1 400 msnm, 12 febrero 1988, *M. A. García B.* 208 (MEXU 862 555) [Morfología]. Jilotepec. "El Esquilón". Bosque de *Pinus-Quercus*, 1 390 msnm, 7 enero 1976, *R. Ortega* 106 *et al.* (MEXU 214 589) [Polen]. Mpio. Jilotepec. El Esquilón, en el cerro del Cuajilote 18° 38' N 98° 36' O. Bosque de *Quercus*, 26 diciembre 1978, *G. Castillo C.* 410 (MEXU 352 136) [Morfología].

## VIII. Conclusiones

Al considerar los planteamientos de Robinson (1999), en los cuales considera que en México existen 14 especies y dos subespecies de los géneros *Vernonia*, *Vernonanthura* y *Leiboldia sensu stricto*, dejando algunas especies sin definir (cuadro 1); y después de realizar los análisis morfológico, morfométrico y cladístico de dichas especies, se encontró que:

En México el género *Vernonia* está constituido por 11 especies. Los caracteres que definen a las mismas son los tricomas lageniformes en el haz o en el envés de las hojas, los tricomas peltados en la corola y las anteras y las cabezuelas dispuestas en inflorescencias corimbiformes.

El género *Vernonanthura* está compuesto únicamente por dos especies y los caracteres que las definen son el arreglo de las cabezuelas en cimas escorpioideas, el color blanco de la corola y los tricomas multicelulares uniseriados (15-26 células) en el envés de las hojas.

El género *Leiboldia* está conformado por dos especies y los caracteres que lo definen son las cabezuelas sésiles, agrupadas en glomérulos, los aquenios glabros y la pubescencia blanco tomentosa en el tallo, el envés de las hojas y el involucre.

### Literatura citada

- Abbot, L. A., F. Bisby y D. J. Rogers. 1985. *Taxonomic analysis in biology*. Columbia University Press. USA. 367 p.
- Blake, S.F. 1926. Compositae. In Standley, P.C. editor. Trees and Shrubs of Mexico. *Contributions of the United States National Herbarium*. **23**: 1410-1417.
- Bremer, K. 1994. *Asteraceae. Cladistics and Classification*. Timber Press. Portland Oregon USA. 752 p.
- Cabrera, A. L. 1944. Vernoneas Argentinas (Compositae). *Darwiniana*. **6**(3): 265-379.
- Calderón de Rzedowski, G. y J. Rzedowski. 2001. *Flora fanerogámica del Valle de México*. CONABIO – Instituto de Ecología, A.C. México. 1406 p.
- Chapman, G. C. y S. B. Jones. 1978. Biosystematics of the Texanae Vernonias (Vernonieae: Compositae). *Sida*. **7**(3): 264-281.
- Cornara M, L., B. Tateo, G. Serrato-Valenti y M. G. Mariotti. 2001. Trichomes on vegetative and reproductive organs of *Stevia rebaudiana* (Asteraceae). Structure and secretory products. *Plant biosystems* **135**(1): 25-37.
- Cronquist, A. 1988. *The evolution and classification of flowering plants*. 2<sup>a</sup> ed. New York Botanical Garden. Bronx, New York. 555 p.
- Dalla Torre, C.G. y H. Harms. 1907. *Genera Siphonogamarum ad Systema Englerianum Conscripta*. Alemania. 637 p.
- Erdtman, G. 1952. *Pollen morphology and plant taxonomy*. Almqvist & Wiksells. Estocolmo. 539 p.
- Faust, W. Z. y Jones, S.B., Jr., 1973. The systematic value of trichome complements in a North American group of *Vernonia* (Compositae). *Rhodora* **75**: 517-528.
- Font-Quer, P. 1985. *Diccionario de Botánica*. Labor. España. 1244 p.
- Flores-Vindas, E. 1999. *La planta, estructura y función*. Vol. II. LUR. Costa Rica. p 573-576.

Gleason, H. A. 1906. A revision of the North American Vernonieae. *Bulletin of New York Botanical Garden*. **4**: 144-243.

Gleason, H. A. 1919. Taxonomic studies in *Vernonia* and related genera. *Bulletin on the Torrey Botanical Club*. **7**: 235-252.

Gleason, H. A. 1922. Vernonieae. *North American Flora*. **33**: 52-95.

Hickey, L. J. 1974. Arquitectura de las hojas de dicotiledóneas. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*. **16**(1-2): 1-25.

Hunter, G. E. y D. E. Austin. 1967. Evidence from trichome morphology of interspecific hybridization in *Vernonia*: Compositae. *Brittonia*. **19**: 38-41.

Jones, S.B. Jr. 1970. Scanning electron microscopy of pollen as an aid to the systematics of *Vernonia* (Compositae). *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. **97**(6): 325-335.

Jones, S.B. Jr. 1973. Revision of *Vernonia* Section *Eremosis* (Compositae) in North America. *Brittonia*. **25**: 86-115.

Jones, S.B. Jr. 1974. Vernonieae (Compositae) chromosome numbers. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. **101**(1): 31-34

Jones, S.B., Jr. 1976a. Cytogenetics and affinities of *Vernonia* (Compositae) from the Mexican highlands and eastern North America. *Evolution* **30**: 444-462.

Jones, S.B. Jr. 1976b. Revision of *Vernonia* (Compositae), Subsection *Paniculatae*, Series *Umbelliformes* of the Mexican highlands. *Rhodora*. **78**: 180-206.

Jones, S.B., Jr. 1977. Vernonieae-systematic review. In Heywood, V. H., J. B. Harborne & B.L. Turner (eds). *The Biology and Chemistry of the Compositae*. Vol. I. Academic Press. London. 503 – 521p.

Jones, S.B. Jr. y W. Z. Faust. 1978. Compositae tribe Vernonieae In North American Flora Compositae Series II Part 10. The New York Botanical Garden, 180-196.

- Jones, S.B., Jr. 1979a. Chromosome numbers of Vernonieae (Compositae) *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. **106**(2): 79-84.
- Jones, S.B., Jr. 1979b. Synopsis and pollen morphology of *Vernonia* (Compositae: Vernonieae) in the New World. *Rhodora* **81**: 425-447.
- Jones, S.B., Jr. 1979c. Taxonomic revision of *Vernonia* section *Leiboldia* (Compositae: Vernonieae). *Castanea*. **44**: 229-237.
- Jones, S.B., Jr. 1981. Synoptic classification and pollen morphology of *Vernonia* (Compositae: Vernonieae) in the Old World. *Rhodora* **83**: 59-75.
- Keeley, S. C. y Jones, S.B., Jr. 1977. Taxonomic implications of external pollen morphology to *Vernonia* (Compositae) in the West Indies. *American Journal of Botany*. **64**: 576-584.
- Keeley, S. C. y Jones, S.B., Jr. 1979. Distribution of pollen types in *Vernonia* (Vernonieae: Compositae). *Systematic Botany*. **4**: 195-202.
- Keeley, S. C. y B.L. Turner, 1990. A preliminary cladistic analysis of the genus *Vernonia* (Vernonieae: Asteraceae) In Mabry, T. J. & G. Wagenitz (eds). *Research Advances in the Compositae*. Soringer Verlag-Wien. New York. *Plant Systematics and Evolution Supplementum* **4**. 45-66.
- King, B.L. y S.B., Jr. Jones. 1975. The *Vernonia lindheimeri* complex (Compositae). *Brittonia*. **27**: 74-86.
- Kingham, D. L. 1976. A study of the pollen morphology of tropical African and certain other Vernonieae (Compositae). *Kew Bulletin*. **31**: 9-26.
- Leppik, E. E. 1977. The evolution of capitulum types of the Compositae in the light of insect-flower interaction. In Heywood, V. H., J. B. Harborne & B.L. Turner (eds). *The Biology and Chemistry of the Compositae*. Vol. I. Academic Press. London. 61-87 p.
- McVaugh, R. 1984. *Flora Novo-Galiciana*. Vol. 12 *Compositae*. Ann Arbor the University of Michigan Press. USA. 1157 p.

Quattrocchi, U. 2000. *CRC World Dictionary Plant Names*. Vols. II y IV. CRC Press. Boca Ratón, Florida. p. 1445, 2788-2789.

Robinson, H., F. Bohlman y R. M. King. 1980. Chemosystematic notes on the Asteraceae, III: Natural subdivisions of Vernonieae. *Phytologia*. **46**: 421-436.

Robinson, H. y V. A. Funk. 1987 A phylogenetic analysis of *Leiboldia*, *Lepidonia*, and a new genus *Stramentopappus* (Vernonieae: Asteraceae). *Botanische Jahrbücher für Systematik*. **108**: 213-228.

Robinson, H. 1990. Studies in the *Lepidaploa* complex (Vernonieae: Asteraceae) VII. The genus *Lepidaploa*. *Proceedings of the Biological Society of Washington*. **103**(2): 464-498.

Robinson, H. 1992. A new genus *Vernonanthura* (Vernonieae, Asteraceae). *Phytologia* **73**(2): 65-76.

Robinson, H. 1999. Generic and Subtribal Classification of American Vernonieae. *Smithsonian Contributions to Botany*. **89**. 116 p.

Rzedowski, J. y G. Calderón de Rzedowski. 1995. Familia Compositae, Tribu Vernonieae. In *Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes*. **38**: 1-50. Instituto de Ecología A. C. México.

Skvarla, J. J., M. L. DeVore; W. F. Chissoe. 2005. Lophate sculpturing of Vernonieae (Compositae) pollen. *Review of Paleobotany and Palynology* **133**: 51-68.

Smith, C. E. Jr. 1969. Pollen Characteristics of African species of *Vernonia*. *Journal of the Arnold Arboretum*. **50**: 469-477.

Sneath, P. H. A. y R. R. Sokal. 1973. *Numerical taxonomy*. California. 573 p.

Turner, B.L. 1981. New species and combinations in *Vernonia* sections *Leiboldia* y *Lepidonia* (Asteraceae), with a revisional conspectus of the groups. *Brittonia*. **33**: 401-412.

Turner, B.L. 1988. New combinations in Mexican *Vernonia* (Sect. *Lepidaploa*). *Phytologia*. **65**(2): 135-138.

Turner, B.L. 1989. New combinations in Sect. *Eremosis* of *Vernonia* (Asteraceae). *Phytologia*. **66**(5): 462-464.

Turner, B.L. y G. L. Nesom. 1990. Biogeografía, diversidad y situación de peligro o amenaza de Asteraceae en México. *In* Ramamoorthy, T. P. R. Bye, A. Lot, J. Fa. Diversidad biológica de México. IBUNAM. México. 812 p.

Turner, B.L. 1994. Two new species of *Vernonia* (Asteraceae) from northeastern Mexico. *Phytologia*. **77**: 408-410.

Villaseñor, J. L., G. Ibarra y D. Ocaña. 1998. Strategies for the Conservation of Asteraceae in Mexico. *Conservation Biology*. **12**(5): 1066-1075.

Weberling, F. 1992. *Morphology of flowers and inflorescences*. Cambridge University Press. Great Britain. 405 p.

Wiley, E. O. 1981. *Phylogenetics: The theory and practice of phylogenetic systematics*. John Wiley and Sons. USA. 439 p.