



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO  
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**INSTITUTO DE BIOLOGÍA  
SISTEMÁTICA**

**EL APARATO ESTOMÁTICO DE ASTERACEAE EN LA REPSA y SU RELACIÓN CON  
CITOLOGÍA**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**RIVERA PÉREZ PATRICIA**

**TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. TERESA TERRAZAS SALGADO  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM**

**COMITÉ TUTOR: DRA. MARÍA GUADALUPE ANTONIA PALOMINO HASBACH  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM  
DRA. SUSANA VALENCIA ÁVALOS  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM**

**MÉXICO, D.F.**

**NOVIEMBRE, 2013**



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**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.

Dr. Isidro Ávila Martínez  
Director General de Administración Escolar, UNAM

*Presente*

Me permito informar a usted que en la reunión del Subcomité por Campo de Conocimiento Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 28 de octubre de 2013, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS de la alumna RIVERA PÉREZ PATRICIA con número de cuenta 406076144 con la tesis titulada "El aparato estomático de Asteraceae en la REPSA y su relación con citología", realizada bajo la dirección de la DRA. TERESA MARGARITA TERRAZAS SALGADO:

Presidente: DR. JOSÉ LUIS VILLASEÑOR RÍOS  
Vocal: DRA. SILVIA AGUILAR RODRÍGUEZ  
Secretario: DRA. SUSANA VALENCIA ÁVALOS  
Suplente: DRA. SONIA VÁZQUEZ SANTANA  
Suplente: DRA. SANDRA LUZ GÓMEZ ARROYO

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

**ATENTAMENTE**  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Cd. Universitaria, D.F., a 10 de diciembre de 2013.

*María del Coro Arizmendi Arriaga*

**DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA**  
**COORDINADORA DEL PROGRAMA**

c.c.p. Expediente del (la) interesado (a).

## **Agradecimientos**

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM por permitirme continuar con mi formación profesional.

Al CONACYT por el apoyo económico otorgado al número de CVU/Becario: 288322/264882.

A la doctora Teresa Terrazas por dirigir esta tesis.

A los miembros del Comité Tutor: Dra. Guadalupe Palomino Hasbach y Dra. Susana Valencia Ávalos por sus valiosos comentarios que ayudaron a enriquecer este proyecto.

## **Agradecimientos a título personal**

A la Dra. Teresa Terrazas por brindarme su asesoría, apoyo y confianza durante la realización de este proyecto.

A la Dra. Monserrat Vázquez Sánchez por su ayuda, las pláticas inspiradoras y la terapia ocupacional.

A Dalia Grego por su ayuda y paciencia durante el trabajo de laboratorio.

A las maestras Alicia Rojas y María Eugenia Muñíz por su amistad, su apoyo y sus consejos.

Al consejo Core Eudico: Ana Hernández, Itzi Fragoso, Miriam Reyes y Rosario Redonda porque nuestras sesiones de discusión me dieron la perspectiva que necesité en cada paso para continuar.

A Miguel Ángel Chora por todo su cariño, apoyo y su paciencia.

**A Tobias**

## Índice de contenido

Resumen.....	1
Abstract. ....	2
Introducción. ....	3
Objetivos. ....	4
Hipótesis. ....	4
Antecedentes. ....	5
Material y Método. ....	13
Resultados. ....	20
Discusión. ....	55
Conclusiones. ....	64
Literatura citada. ....	65
Apéndice. ....	74

## Índice de cuadros

<b>Cuadro 1.</b> Promedio por especie de los caracteres foliares medidos y números cromosómicos utilizados. ....	23-26
<b>Cuadro 2.</b> Correlaciones entre los caracteres estudiados para la familia Asteraceae en la REPSA. ....	37
<b>Cuadro 3.</b> Correlaciones entre los caracteres estudiados para la tribu Astereae en la REPSA. ....	38
<b>Cuadro 4.</b> Correlaciones entre los caracteres estudiados para la tribu Eupatorieae en la REPSA. ....	39
<b>Cuadro 5.</b> Correlaciones entre los caracteres estudiados para la tribu Heliantheae en la REPSA. ....	40
<b>Cuadro 6.</b> Correlaciones entre densidad estomática y longitud de células guarda por especie. ....	44-45
<b>Cuadro 7.</b> Comparación entre la ubicación de las especies en la REPSA con los resultados de las regresiones de algunos caracteres. ....	48
<b>Cuadro 8.</b> Comparación por análisis de varianza (ANOVA) de algunos caracteres foliares entre su posición en la reserva, formas de crecimiento y tribu de las especies de Asteraceae de la REPSA. ....	53
<b>Cuadro 9.</b> Fracción de la varianza interespecífica ( $r^2$ ) que es explicada cuando se toma en cuenta la filogenia. ....	54



## Índice de figuras

<b>Figura 1.</b> Área de estudio (UNAM, 2005). .....	15
<b>Figura 2.</b> Filogenia de Asteraceae utilizada en este estudio.....	19
<b>Figura 3.</b> Vista superficial de la epidermis de algunas especies de Asteraceae en la REPSA. ....	21
<b>Figura 4.</b> Cutícula de algunas especies de Asteraceae de la REPSA. ....	22
<b>Figura 5.</b> Cortes transversales de mesofilo de especies de la tribu Anthemideae. ....	27
<b>Figura 6.</b> Cortes transversales de mesofilo de algunas especies de la tribu Astereae. ....	28
<b>Figura 7.</b> Cortes transversales de mesofilo de algunas especies de la tribu Eupatorieae. ....	29
<b>Figura 8.</b> Cortes transversales de mesofilo de algunas especies de la tribu Helenieae. ....	30
<b>Figura 9.</b> Cortes transversales de mesofilo de algunas especies de la tribu Heliantheae. ....	31
<b>Figura 10.</b> Cortes transversales de mesofilo de algunas especies de la tribu Inuleae. ....	32
<b>Figura 11.</b> Cortes transversales de mesofilo de algunas especies de la tribu Lactuceae. ....	33
<b>Figura 12.</b> Cortes transversales de mesofilo de algunas especies de la tribu Senecioneae. ....	34
<b>Figura 13.</b> Cortes transversales de mesofilo de algunas especies de la tribu Tageteae. ....	35
<b>Figura 14.</b> Regresiones lineales entre algunos caracteres de la familia Asteraceae en la REPSA. ....	41
<b>Figura 15.</b> Regresiones lineales entre algunos caracteres para las tribus Astereae y Eupatorieae. ....	46
<b>Figura 16.</b> Regresiones lineales entre algunos caracteres para las tribus Heliantheae. ....	47
<b>Figura 17.</b> Comparación de medias para algunos caracteres por su ubicación en la REPSA. ....	49
<b>Figura 18.</b> Comparación de medias para algunos caracteres por formas de crecimiento. ....	50
<b>Figura 19.</b> Comparación de medias para algunos caracteres entre tribus. ....	51

## Resumen

En angiospermas el nivel de ploidía y el número cromosómico están relacionados con algunos atributos de las plantas, como la forma de crecimiento y los caracteres foliares entre ellos la longitud de las células guarda de los estomas, la frecuencia estomática y el espesor y tamaño de las células del mesofilo. Se ha postulado que existen relaciones entre la forma de crecimiento y algunos caracteres foliares. Asteraceae es una de las familias de angiospermas más diversa y está representada en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA) con 93 especies, 51 géneros y 11 tribus. Las especies de la familia presentan una gran variación en su estructura anatómica caulinar y foliar, así como diferentes formas de crecimiento y números cromosómicos altos, que sugieren un origen poliploide y distribuciones particulares en el borde o en el interior de la REPSA. En este trabajo se caracterizó el aparato estomático y el mesofilo foliar de 52 especies de Asteraceae de la REPSA y se evaluaron las relaciones entre número cromosómico y el nivel de ploidía con algunos caracteres anatómicos foliares y con la forma de crecimiento. Se utilizaron métodos estadísticos tradicionales y de señal filogenética y de contrastes independientes de la filogenia. Estos últimos consideran la filogenia para determinar si los rasgos foliares observados presentan una señal filogenética y si las relaciones entre caracteres son dependientes de las relaciones filogenéticas dentro de la familia. Los resultados son poco consistentes con lo reportado por otros autores para otras familias de angiospermas, puesto que las correlaciones encontradas para los números cromosómicos y el nivel de ploidía con los caracteres foliares estudiados son bajas en la mayoría de los casos. En la mayoría de las especies estudiadas se encontraron caracteres foliares típicos de xerófitas, aunque también se presentan caracteres que no son consistentes con los caracteres foliares de plantas de ambientes secos. Entre las tribus analizadas se encontraron diferencias en la anatomía foliar y en las relaciones entre caracteres foliares. Los análisis estadísticos filogenéticos arrojaron que cuatro de los caracteres evaluados presentan una señal filogenética y que cuatro de las relaciones analizadas tienen una distribución dependiente de las relaciones entre los clados de Asteraceae. Además, los resultados de este estudio sugieren la presencia de una señal filogenética en algunos caracteres foliares; sin embargo, se hizo evidente la necesidad de generar más información sobre la posición filogenética de los géneros y especies de Asteraceae de México para lograr resultados concluyentes al respecto.

## **Abstract**

It has been shown that in angiosperms ploidy level and chromosome numbers are related to some attributes of the plants like growth form and foliar characters such as guard cells length, stomatal frequency, and the size and thickness of mesophyll cells. It has also been postulated that there are relationships between growth form and some leaf. Asteraceae is among the Angiosperms one of the most diverse. It is widely represented in the REPSA with 93 species belonging to 51 genera and 11 tribes. Species of the family show great variation in stem and leaf anatomical structure, in growth forms, in chromosome numbers, which suggest a polyploid origin, and in the particular distribution on the edge or inside the REPSA. In this study, the stomatal apparatus and leaf mesophyll has been characterized in 52 species of Asteraceae REPSA. In addition, the relationship between chromosome number and ploidy level with some leaf anatomical characteristics and growth form has been evaluated. Traditional statistical and phylogenetic signal and phylogenetically independent contrasts methods were used. The latter determinate if the studied leaf traits exhibit phylogenetic signal and if the characters relationships are dependent on the phylogenetic relationships within the family. The results are slightly consistent with those reported by other authors for other angiosperms families, since the correlations found for chromosome numbers and ploidy level with the studied leaf traits are low in most cases. Most of the studied species showed typical xerophytic leaf characters, although there are thin cuticles and glabrous leaves which are not consistent with leaf traits of plants growing in dry environments. Among the tribes there were differences in leaf anatomy and in the relationships between leaf traits. Phylogenetic statistical analyzes showed that four of the characters evaluated presented a phylogenetic signal and four of the relationships analyzed are dependent on the relationships between Asteraceae clades. The results of this study suggest the presence of a phylogenetic signal in some leaf traits, but there is a need to generate information about the phylogenetic position of the genera and species of Asteraceae of Mexico to achieve conclusive results about it.

## Introducción

El estudio de la estructura y comportamiento de los cromosomas durante las diferentes fases del ciclo celular provee información que contribuye en gran medida al estudio de los patrones de evolución y las relaciones filogenéticas de los organismos. Por ejemplo, las diferencias entre números cromosómicos permiten reconocer con claridad la existencia de especies diferentes (Jackson, 1971).

Las relaciones entre caracteres citogenéticos y caracteres anatómicos de la planta ha sido objeto de estudio desde el siglo antepasado. Particularmente el estudio comparativo de series poliploides ha demostrado diferencias morfológicas y fisiológicas entre los poliploides y sus parientes diploides (Leitch y Bennet, 1997; Soltis et al., 2003). Sin embargo, la mayoría de los trabajos sobre la relación entre caracteres citogenéticos y anatómicos no ha considerado el efecto que las relaciones filogenéticas tienen sobre la presencia de determinados caracteres. Recientemente, algunos autores (Beaulieu et al., 2008; Hodgson et al., 2010) han comenzado a considerar el efecto de la filogenia sobre los caracteres y sobre las relaciones entre ellos; además de utilizar técnicas de análisis que les permiten incorporar la información filogenética.

Asteraceae es una de las familias de angiospermas más diversas. Se encuentra bien representada en México y se considera que más de la mitad de las especies presentes en nuestro país son endémicas (Villaseñor, 2003). Las especies que conforman la familia presentan una gran variación entre los caracteres anatómicos foliares, las formas de crecimiento e incluso entre los números cromosómicos. Por otra parte, desde hace varios años se han realizado avances con respecto a la filogenia de la familia (Funk et al., 2005, 2009; Torices, 2010).

Por lo anterior, se consideró que Asteraceae es un grupo de trabajo ideal para comprobar si los patrones de relaciones que se han sugerido desde hace varios años entre caracteres citogenéticos y caracteres anatómicos foliares persisten cuando se analizan en un contexto filogenético.

## Objetivos

- Caracterizar el aparato estomático y el mesofilo foliar de 50 especies de Asteraceae de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA) a través de las observaciones generadas por la microscopia de luz.
- Determinar si existen diferencias en la anatomía de las hojas de especies pertenecientes a diferentes tribus y con distintas formas de crecimiento.
- Evaluar la significancia y la dirección de la relación entre el área foliar, el área foliar específica, el grosor del parénquima, el tamaño de las células guarda, la densidad estomática, el número cromosómico y el nivel de ploidía para la familia Asteraceae y para sus tribus.

## Hipótesis

El número cromosómico en las especies de Asteraceae de la REPSA se relaciona positivamente con el tamaño de las células oclusivas del estoma, con el área foliar específica y con el grosor del mesofilo y se relaciona negativamente con la frecuencia estomática.

Las relación entre caracteres citogenéticos y caracteres foliares es dependiente de las relaciones filogenéticas entre las especies de las tribus que se encuentran en la REPSA.

Las relaciones filogenéticas afectan más directamente que la forma de crecimiento a las relaciones existentes entre el número cromosómico y los caracteres foliares.

## Antecedentes

### *La poliploidía y sus efectos en los organismos*

El grupo de cromosomas derivado de un núcleo gamético o zigótico es conocido como su complemento cromosómico el cual puede contener uno o varios juegos básicos de cromosomas o genomas (Bennett et al., 2000; Soltis et al., 2003). En general, la constitución cromosómica de las especies es constante en cuanto a morfología de los cromosomas y número cromosómico.

El número cromosómico es una de las características citológicas más utilizadas, debido a que es la forma más fácil y rápida de obtener información sustancial acerca del genoma de una especie. El número mínimo de cromosomas presentes en una especie es denominado el número cromosómico básico ( $x$ ). El número cromosómico gamético ( $n$ ) es el número de cromosomas que se obtiene como resultado de la reducción del número cromosómico durante la meiosis, mientras que el número de cromosomas de las células somáticas suele referirse como el número cromosómico cigótico o somático ( $2n$ ) (Jackson, 1971; Guerra, 2008).

Los núcleos con un juego básico de cromosomas son monoploides, aquellos con dos juegos son diploides, y aquellos con tres o más juegos cromosómicos básicos se definen como poliploides. El término poliploidía se usa para describir la presencia de tres o más juegos de cromosomas en células, tejidos u organismos (Leitch y Bennett, 1997). Este fenómeno fue descubierto y definido por Winkler en 1916 tras su trabajo con *Solanum* (Soto-Trejo, 2007).

Desde el siglo antepasado el estudio comparativo de poliploides artificialmente inducidos y series poliploides mostró que las especies poliploides presentan diferencias morfológicas y fisiológicas con respecto a sus parientes diploides más cercanos. Por ejemplo, Sax y Sax (1937) demostraron que el número cromosómico está correlacionado con la longitud de las células guarda de los estomas y con la frecuencia estomática en variedades diploides y tetraploides de *Tradescantia canaliculata* y *Secale*

*cereale*. Destaca el trabajo de Stebbins (1950, 1971), quien reconoció a la poliploidía como un proceso evolutivo importante que origina genotipos radicalmente diferentes, además de vigorosos y bien adaptados. En sus trabajos postula que un incremento en el nivel de ploidía tiene efectos directos sobre el ciclo celular y el tamaño de ciertas células dentro de la planta, particularmente sobre las células guarda de los estomas y los granos maduros de polen. Además, la poliploidía puede incrementar el tamaño de ciertos órganos en los que se presenta un patrón de crecimiento determinado, o bien incrementar el tamaño de la planta e incluso causar cambios en la forma y textura de órganos como hojas y pétalos.

Diversos autores han encontrado que la poliploidía y el número cromosómico se correlacionan positivamente con la longitud de las células guarda de los estomas (Stone, 1961; Przywara et al., 1988; Masterson, 1994; Mishra, 1997; Beck et al., 2003) y negativamente con la frecuencia estomática (Sax y Sax, 1937; Byrne et al., 1981; Hull-Sanders et al., 2009; Beck et al., 2003) y el índice estomático (Mishra, 1997). Se han reportado también diferencias en el área foliar específica, las concentraciones de metabolitos secundarios (Hull-Sanders et al., 2009), las cantidades de Rubisco (Vyas et al., 2007) y la tasa fotosintética de plantas de la misma especie con diferentes niveles de ploidía (Vyas et al., 2007; Hull-Sanders et al., 2009). Por ejemplo, Vyas et al. (2007) encontraron diferencias en el arreglo celular de las células del mesofilo de hojas de *Phlox drummondii* diploides comparados con autotetraploides sintéticos; además encontraron que el grosor del mesofilo foliar, el grosor del parénquima en empalizada y el parénquima esponjoso aumentaba en las hojas de los tetraploides comparadas con las hojas de los diploides. A pesar de las diferencias encontradas advierten que no es posible atribuir las diferencias observadas únicamente al incremento en el número cromosómico, ya que existen otros procesos de estabilización del genoma que pueden estar involucrados en esta variación.

## *La importancia de la filogenia*

En años recientes se ha visto que el análisis de las relaciones entre dos o más conjuntos de datos provenientes de diferentes taxones emparentados y la búsqueda de patrones entre éstos debe incorporar información filogenética (Soltis et al., 2003; Knight y Beaulieu, 2008). La utilización de la filogenia en los estudios comparativos permite distinguir si los rasgos observados en los taxones actuales han sido moldeados por las relaciones filogenéticas o por procesos como la selección natural. Además permite el estudio de rasgos fenotípicos, ecológicos, fisiológicos o conductuales; por lo cual es útil para abordar problemas que no podrían ser resueltos de otra forma, como la reconstrucción de fenotipos ancestrales y la comparación de tasas de evolución. Los efectos que tiene la poliploidía sobre el fenotipo de las plantas se han comenzado a evaluar por medio de análisis que incorporan la filogenia de las especies estudiadas (Soltis et al., 2003; Fay et al., 2005; Knight y Beaulieu, 2008).

Anteriormente, los estudios que se realizaban para encontrar la relación entre la densidad estomática o la longitud de las células guarda de los estomas con la cantidad de ADN 2C aplicaban únicamente regresiones y correlaciones estadísticas, en las cuales se asume que las unidades muestrales son independientes entre sí; es decir, no toman en cuenta las relaciones de parentesco entre las especies, con lo cual hay pseudoreplicación y se incrementa el riesgo de cometer error estadístico de tipo I (Felsenstein, 1985). En los trabajos más recientes se utilizan análisis estadísticos, como los análisis de contrastes independientes, los cuales incorporan la información filogenética disponible de las especies al análisis de correlación (Grotkopp et al., 2004; Beaulieu et al., 2007; Beaulieu et al., 2008; Knight y Beaulieu, 2008). De esta manera, se ha visto que algunas correlaciones generadas mediante análisis estadísticos tradicionales no se mantienen cuando se analizan en el contexto filogenético o, por el contrario, se han detectado tendencias diferentes en las relaciones entre grupos distintos. Por ejemplo, la relación entre contenido de ADN 2C y masa foliar por área



(MFA) para angiospermas es negativa, mientras que la misma relación para gimnospermas es positiva (Knight y Beaulieu, 2008). Estos resultados sugieren que las relaciones entre caracteres foliares y caracteres citogenéticos (como los números cromosómicos, el contenido de ADN o el nivel de ploidía) pueden ser dependientes de la filogenia.

El método de contrastes independientes de la filogenia ha sido el más empleado en estudios comparativos. Utiliza la inversa de las longitudes de las ramas para transformar los datos interespecíficos en valores independientes e idénticamente distribuidos. De esta forma se pueden analizar los datos con métodos estadísticos estándar. Los requisitos para este análisis son: 1) Disponer de una hipótesis filogenética en la cual las longitudes de las ramas reflejen la varianza esperada del cambio en los caracteres. 2) Asumir que el cambio en los fenotipos a lo largo del tiempo se asemeja al movimiento browniano. Bajo este modelo evolutivo los cambios fenotípicos son graduales y aleatorios y por lo tanto independientes unos de otros. Los supuestos de este modelo son: una distribución normal, media de cambio esperado igual a cero y varianza igual a las longitudes de las ramas. Estos supuestos resultan realistas cuando los caracteres evolucionan por deriva génica o cuando se trata de caracteres sometidos a selección direccional que cambia de signo aleatoriamente. Sin embargo, las herramientas actuales permiten calcular los contrastes presuponiendo otros modelos evolutivos (Felsenstein, 1985; Rezende y Garland, 2003).

Además de los análisis de contrastes independientes, se usan pruebas de señal filogenética para cuantificar la fuerza de las correlaciones entre determinados rasgos (Felsenstein, 1985; Münkenmüller et al., 2012). La señal filogenética se define como la tendencia que presenta un grupo de especies relacionadas a parecerse entre sí más de lo que se parecen a cualquier otra especie extraída al azar de la filogenia (Münkenmüller et al., 2012). Entre los índices más utilizados para medir señal filogenética se encuentran la K de Blomberg (Blomberg et al., 2003) y la  $\lambda$  (lambda) de Pagel

(Pagel, 1999). El parámetro lambda indica si la filogenia predice correctamente los patrones de covarianza que se observan entre especies para un carácter dado. Si el carácter evoluciona independientemente entre las especies (es decir no hay señal filogenética) el parámetro tomará un valor de cero. Si el carácter evoluciona como se espera dada la topología del árbol bajo un modelo de evolución browniano, entonces  $\lambda$  tomará el valor de 1. De esta forma es posible detectar si las historias evolutivas compartidas que se especifican en la filogenia producen los patrones de similitud observados en los datos (Pagel, 1999; Eastman y Storfer, 2011; MÜNKENMÜLLER et al., 2012).

### *Relación entre los caracteres foliares y la forma de crecimiento de la planta*

Los términos hábito, forma de crecimiento y forma de vida suelen utilizarse indistintamente en la literatura. Sin embargo el origen de los términos y las características particulares de la planta a las cuales hace referencia cada uno de ellos son diferentes.

El término “hábito” suele usarse para referirse a la apariencia general de una planta (Hickey y King, 2000; Judd et al., 2002; Vázquez-Sánchez et al., 2012). Se reconocen tres tipos de hábito: hierbas, arbustos y árboles. Las hierbas son plantas con escasa o ninguna lignificación en el tallo y que decae anualmente (Hickey y King, 2000; Vázquez-Sánchez et al., 2012). Los arbustos son plantas leñosas perennes con el tronco ramificado desde la posición basal y, generalmente, de menor altura que un árbol (Vázquez-Sánchez et al., 2012). Un árbol es una planta leñosa perenne comúnmente alta, con un tronco bien definido que se ramifica cerca del ápice (Hickey y King, 2000; Vázquez-Sánchez et al., 2012). La “forma de crecimiento” se refiere a la construcción de los individuos e incluye los cambios que el individuo experimenta a lo largo de su vida (Vázquez-Sánchez et al., 2012) y es un carácter que refleja la adaptación local y temporal de la planta a factores abióticos (Perreta y Vegetti, 2005). Es un concepto que se encuentra estrechamente relacionado al concepto de hábito; inclusive

se consideran dentro de esta clasificación los términos de hierbas, arbustos, árboles, enredaderas y lianas (Vázquez-Sánchez et al., 2012). La “forma de vida” se refiere generalmente a las formas propuestas por Raunkiaer en 1934. En esta clasificación se considera principalmente la posición de las estructuras de perennación de la planta. En este trabajo se utilizará el término forma de crecimiento debido a que es relativamente fácil clasificar a las plantas incluidas en este estudio dentro de las definiciones de hierba, arbusto o árbol y con fines comparativos, puesto que en la mayoría de los trabajos actuales clasifican a las plantas de acuerdo a su forma de crecimiento

Los estudios donde se relacionan los caracteres foliares y la forma de crecimiento indican que las hierbas presentan estomas grandes (Beaulieu et al., 2008, Hodgson et al., 2010) y una baja densidad estomática (Beaulieu et al., 2008), hojas más delgadas, una mayor área foliar específica (Garnier et al., 1997, Liu et al., 2008) y menor cantidad de materia seca de la hoja que los arbustos y los árboles (Liu et al., 2008). En contraste, las plantas leñosas (arbustos y árboles) tienen estomas pequeños (Beaulieu et al., 2008, Hodgson et al., 2010), una alta densidad estomática (Beaulieu et al., 2008), hojas más gruesas, una menor área foliar específica (Garnier et al., 1997, Liu et al., 2008) y alto contenido de materia seca de la hoja y baja varianza en sus rasgos foliares.

Otros estudios indican que el área ocupada por las células del mesofilo (en corte transversal) y la proporción de volumen foliar ocupado por el mesofilo, así como el área foliar específica es mayor en las plantas anuales que en las perennes. Por su parte, las plantas perennes presentan una mayor área foliar y mayor masa foliar por área (MFA) que las anuales (Garnier y Laurent, 1994; Garnier et al., 1997, Castro-Díez et al., 2000, Poorter et al., 2009).

#### *Relación entre poliploidía y forma de crecimiento*

Stebbins (1938, 1950, 1971), al estudiar diversas familias de angiospermas encontró que existe

una correlación entre la forma de crecimiento y algunas características citológicas, como el tamaño de los cromosomas y los números básicos. Este autor también menciona que la frecuencia con que la poliploidía y los números cromosómicos básicos altos (derivados de poliploidía ancestral) se presentan en algunos grupos de plantas está relacionada con los factores internos de la especie, de los cuales el hábito o la forma de crecimiento es uno de los más importantes. Stebbins (1938, 1971) postula que la poliploidía es más frecuente en las hierbas perennes que en las hierbas anuales. También se ha postulado que la poliploidía se asocia con la capacidad de las plantas para invadir nuevos ambientes (Pandit et al., 2006).

Las generalizaciones de los efectos de la poliploidía sobre los diferentes caracteres foliares se han realizado con muestras de plantas que suelen incluir angiospermas y gimnospermas o grupos de angiospermas representativos de la mayor cantidad posible de familias. Por ejemplo, para Asteraceae se ha encontrado que el tamaño del genoma predice poca de la variación del tamaño de las células oclusivas, aunque es significativa ( $r^2 = 0.08$ ,  $P < 0.05$ ,  $n = 51$ ); pero al llevar el estudio a nivel de tribu los valores de las  $r^2$  son superiores (Anthemideae:  $r^2 = 0.30$ ,  $P < 0.05$ ,  $n = 16$ ; Lactuceae:  $r^2 = 0.50$ ,  $P < 0.001$ ,  $n = 18$ ; Hodgson et al., 2010). Estos resultados nos lleva a pensar que hay una carga filogenética en la relación de contenido de ADN 2C y el tamaño de las células oclusivas en las tribus de Asteraceae; sin embargo se desconocen las asociaciones que existen entre la poliploidía y otros caracteres foliares dentro de esta familia.

### *La familia Asteraceae*

Asteraceae es una familia cosmopolita muy diversa (Bremer, 1994; Turner y Nesom, 1998). Contiene el mayor número de especies descritas con entre 24,000 a 30,000 especies distribuidas en 1,600 a 1,700 géneros (Turner y Nesom, 1998; Villaseñor, 2004; Funk et al., 2005). La familia se

caracteriza por la presencia de inflorescencias denominadas capítulos, por las anteras fusionadas en un anillo y la presencia de aquenios que a veces presentan un vilano. Aunque la familia es claramente monofilética se observa una gran variación entre las especies, ya sea en la estructura de las cabezuelas o en su estructura anatómica foliar y caulinar (Carlquist, 1957, 1966; Metcalfe y Chalk 1979; Milán et al., 2006; Adedeji y Jewoola, 2008). También presenta diferentes formas de crecimiento, predominando las hierbas y los arbustos, aunque algunas especies pueden ser árboles o hierbas trepadoras.

La familia suele subdividirse en tribus con base en caracteres de las anteras, el receptáculo, la corola y el estilo. Esta clasificación fue introducida por Cassini entre 1816 y 1830 (Bremer, 1987, 1994; Funk et al., 2005). El número de tribus y las relaciones entre ellas ha variado con el paso de los años; por ejemplo, Cassini propuso 19 tribus, Bentham reconoce 13 (Bremer, 1994; Funk et al., 2005); Panero y Funk (2002) reconocen 35 tribus y Funk et al. (2009) reconocen 43 tribus.

México se considera uno de los principales centros de diversificación de la familia, debido a la riqueza de especies presentes en nuestro país (Turner y Nesom, 1998; Villaseñor, 2004). Se calcula que en México están presentes alrededor de 361 géneros que agrupan a 3,021 especies de las cuales el 65.9% son endémicas (Villaseñor, 2003).

#### *Asteráceas de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel.*

En la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA), la familia Asteraceae presenta el mayor número de especies en comparación con las otras 73 familias ahí presentes (Castillo-Argüero et al., 2004). En el listado más reciente se reportaron 93 especies de Asteraceae pertenecientes a 51 géneros y 11 tribus (Céspedes, 2010). Además, la diversidad morfológica de Asteraceae está representada en la REPSA, pues hay una amplia variedad de formas de crecimiento, siendo las hierbas

la forma dominante. De acuerdo con Castillo-Argüero et al. (2009), 82% de las plantas que se encuentran en la REPSA son hierbas, le siguen en importancia los arbustos y finalmente los árboles. Además, Céspedes (2010) reporta que las especies de Asteraceae de la REPSA presentan un patrón de distribución particular, ya que algunas especies se distribuyen preferentemente en el borde o en el interior de la reserva. También se encuentran especies poliploides y con números cromosómicos altos asociados a diferentes cantidades de ADN 2C, que sugieren el origen poliploide de las Asteraceae y la importancia de la poliploidía en la composición de la flora de esta familia en la REPSA (Soto-Trejo et al., 2011).

Estos atributos hacen a las Asteraceae un grupo apropiado para evaluar varias de las hipótesis acerca de las relaciones entre el número cromosómico y nivel de ploidía con algunos caracteres foliares como la longitud de las células guarda, densidad estomática, área foliar específica (AFE) y grosor del mesofilo, así como la relación entre la forma de crecimiento y los caracteres antes mencionados. Dado que las plantas de la reserva se encuentran expuestas a las mismas condiciones macroecológicas (latitud, altitud, tipo de suelo) los resultados obtenidos tendrán una influencia prácticamente nula del ambiente, por lo que las diferencias encontradas podrán ser interpretadas en función del número cromosómico o el nivel de ploidía y su forma de crecimiento.

## **Material y Método**

### *Sitio de Estudio*

El presente estudio fue realizado dentro de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA), localizada al suroeste de la cuenca hidrográfica del Valle de México, entre los 19° 18' 21" - 19° 20' 11" N y 99° 10' 15" - 99° 12' 4" O, en un intervalo altitudinal de 2,292 a 2,365 m s.n.m., dentro de los terrenos de la Ciudad Universitaria de la Universidad Nacional Autónoma de México (Figura 1).

La Reserva cubre un área total de 237.3 ha; 171.1 ha divididas en tres zonas núcleo y 66.2 ha en 13 zonas de amortiguamiento. El clima de la región es templado subhúmedo, con régimen de lluvias en verano [Cb (w1)(w)] . Registra una temperatura media anual de 15.6° C, con variaciones extremas que van de los -6° C hasta los 34.6° C. La precipitación promedio anual es de 833 mm. La lluvia se distribuye de manera diferencial, lo que permite distinguir dos épocas: la de lluvias, que va de junio a octubre y la de secas, que abarca de noviembre a mayo (Valiente-Banuet y de Luna, 1990; Castillo-Argüero et al., 2007). El sustrato de este sitio se originó por la erupción del volcán Xitle ocurrida hace aproximadamente 1670 años. En el terreno predomina la roca madre expuesta; el suelo, de origen eólico y orgánico es joven, escaso y poco desarrollado y se acumula en grietas, fisuras y depresiones. La profundidad del suelo varía de 0 a 30 cm, con un promedio de 4.5 cm. La textura es arenoso limosa, con bajo contenido de fósforo, nitrógeno, potasio y calcio. El pH es ligeramente ácido de  $5.4 \pm 0.1$  a  $6.3 \pm 0.2$  (Valiente-Banuet y de Luna, 1990; Figueroa-Castro et al., 1998; Castillo-Argüero et al., 2007).

Los distintos patrones de solidificación de la lava y el efecto de los procesos físicos de enfriamiento e intemperismo dieron como resultado la presencia de una topografía irregular. Algunos autores (Rzedowski, 1954; Valiente-Banuet y de Luna, 1990) han sugerido que esta topografía produce condiciones microclimáticas muy heterogéneas que permiten el establecimiento de especies con diferentes requerimientos ambientales.



Figura 1. Área de estudio (UNAM, 2005).

### *Obtención de datos*

### *Recolecta*

Como parte del proyecto “Niveles de Poliploidía en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, México D.F.”, se llevó a cabo la recolecta de ejemplares de especies de Asteraceae dentro de la REPSA de agosto de 2008 a diciembre del 2009. Se recolectaron muestras de hojas de tres individuos de cada una de las especies seleccionadas (Apéndice 1). Se buscaron hojas cuya lámina estuviera sana, sin evidencias de herbivoría o algún tipo de plaga; que fueran hojas completamente expandidas, es decir, que la hoja tuviese su tamaño máximo, ya que el número y tamaño de los estomas propio de cada especie se alcanza cuando la hoja tiene más del 40% de su tamaño máximo (Rawson y Craven,



1975; Miyazawa et al., 2006). Las muestras (hojas y tallos) se colocaron en frascos con la solución fijadora formaldehído-ácido acético glacial-alcohol etílico, FAA (Ruzin, 1999) y etiquetaron. Posteriormente, en el laboratorio, se lavaron con agua corriente para eliminar los rastros de fijador y se almacenaron en glicerina-alcohol etílico-agua (GAA, 1:1:1).

#### *Medición de área foliar, contenido de masa seca y área foliar específica*

Se tomaron tres hojas completas de cada individuo, las cuales fueron lavadas con agua corriente para eliminar los rastros de GAA. Se removió el peciolo y en aquellas especies con hojas compuestas también el raquis y las mediciones se realizaron para la lámina foliar (Garnier et al., 2001). Las láminas foliares fueron fotografiadas con una cámara digital y el área foliar se determinó con ayuda de un analizador de imágenes Image Pro-plus versión 6.1 (Media Cybernetics 2006). Después de ser fotografiadas, las láminas foliares fueron secadas en estufa a 60° C durante por lo menos 48 horas hasta alcanzar un peso constante y, enseguida, pesadas en una balanza analítica para determinar la masa seca de la hoja (MS) (Garnier et al., 2001). El área foliar específica (AFE) se calculó como el cociente del área foliar entre la masa seca de la hoja ( $AFE = AF/MS$ )

#### *Obtención de cortes transversales y paradermales*

Se tomaron porciones de la región intercostal de cada hoja. Las muestras se lavaron y se deshidrataron en concentraciones ascendentes de ter-butanol (10%-100%) en un cambiador automático Leica (TP1020), permaneciendo 24 horas en cada concentración y, finalmente, fueron incluidas en parafina (punto de fusión 60° C). Se realizaron cortes transversales y paradermales de 10 a 12  $\mu\text{m}$  de grosor en un micrótopo rotatorio marca Leica (RM2125). Los cortes obtenidos fueron teñidos con safranina-verde rápido (Johansen, 1940) y se montaron en resina sintética.

En los cortes paradermales se observó la cutícula y la forma de las células. En los cortes transversales se llevó a cabo la cuantificación del grosor total de la hoja (GH), el grosor del parénquima en empalizada (EMP), el grosor del parénquima esponjoso (ESP), el grosor total de la epidermis (epidermis abaxial + epidermis adaxial) (EPI) y el grosor de la cutícula (CUT). Las medidas se tomaron con la ayuda de un microscopio Olympus BX-50 adaptado a un analizador de imágenes (Image Pro-plus versión 6.1, Media Cybernetics 2006). Para cada variable se registraron 25 medidas. También se determinaron características como el número de capas del parénquima en empalizada y el tipo de parénquima esponjoso (abierto o compacto). Además se generó una descripción anatómica de la hoja enfatizando las diferencias entre tribus o especies.

#### *Análisis estadísticos*

Los datos de densidad estomática y longitud de las células guarda y el resto de los caracteres foliares se generaron mediante la observación al microscopio de hojas aclaradas mediante el método descrito en Rivera et al. (2013). La tribu a la que pertenece cada especie estudiada y la ubicación dentro de la reserva (borde o interior) se tomaron de Céspedes (2010). Los datos de nivel de ploidía,  $n$ ,  $2n$ ,  $x$ , así como la forma de crecimiento de cada especie se obtuvieron de la literatura (Carr et al., 1999; Strother y Panero, 2001; Watanabe, 2008; Soto-Trejo et al., 2011).

Con los datos recabados se construyó una matriz por especie. Se comprobaron las propiedades estadísticas de la longitud de las células guarda, GH, EMP, ESP, EPI, densidad estomática y números cromosómicos  $n$ ,  $2n$  y  $x$ . Se encontró que era necesario hacer una transformación con logaritmos naturales de las primeras cinco variables y con raíz cuadrada de las últimas para normalizar los datos, por lo cual los análisis se llevaron a cabo con los datos normalizados.

Se realizaron análisis de correlación (Pearson y Spearman) y regresión lineal simple para

encontrar las relaciones entre las variables anatómicas y citológicas; así como su posible predicción. Las correlaciones y regresiones se llevaron a cabo para el conjunto de datos y para las tribus con mayor número de representantes: Astereae, Eupatorieae y Heliantheae y por su posición en la reserva. También se llevó a cabo un análisis de correlación por especie para la relación entre la densidad estomática y la longitud de las células guarda.

Se llevaron a cabo análisis de varianza y en su caso pruebas de Tukey para determinar si existían diferencias significativas entre formas de crecimiento, entre posición y entre tribus para todos los caracteres foliares.

Se realizaron pruebas de señal filogenética y contrastes independientes de la filogenia con el paquete Caper de R (Orme et al., 2012). Se utilizó la función “crunch” para variables continuas y “brunch” para variables discretas. Para ello se modificó la versión con longitudes de las ramas del superárbol de Asteraceae (Funk et al., 2005) proporcionado por Torices (2010) con la finalidad de eliminar del análisis los géneros que no se encuentran representados en la REPSA (Figura 2). Las modificaciones se realizaron en Mesquite (Maddison y Maddison, 2011). Para la realización de las pruebas filogenéticas se tuvieron que descartar los datos comparativos de las especies que no estaban incluidas en la filogenia utilizada, por lo cual se llevaron a cabo únicamente con el 53% del total de las especies estudiadas. Todos los cálculos se realizaron con R (R Development Core Team, 2013).

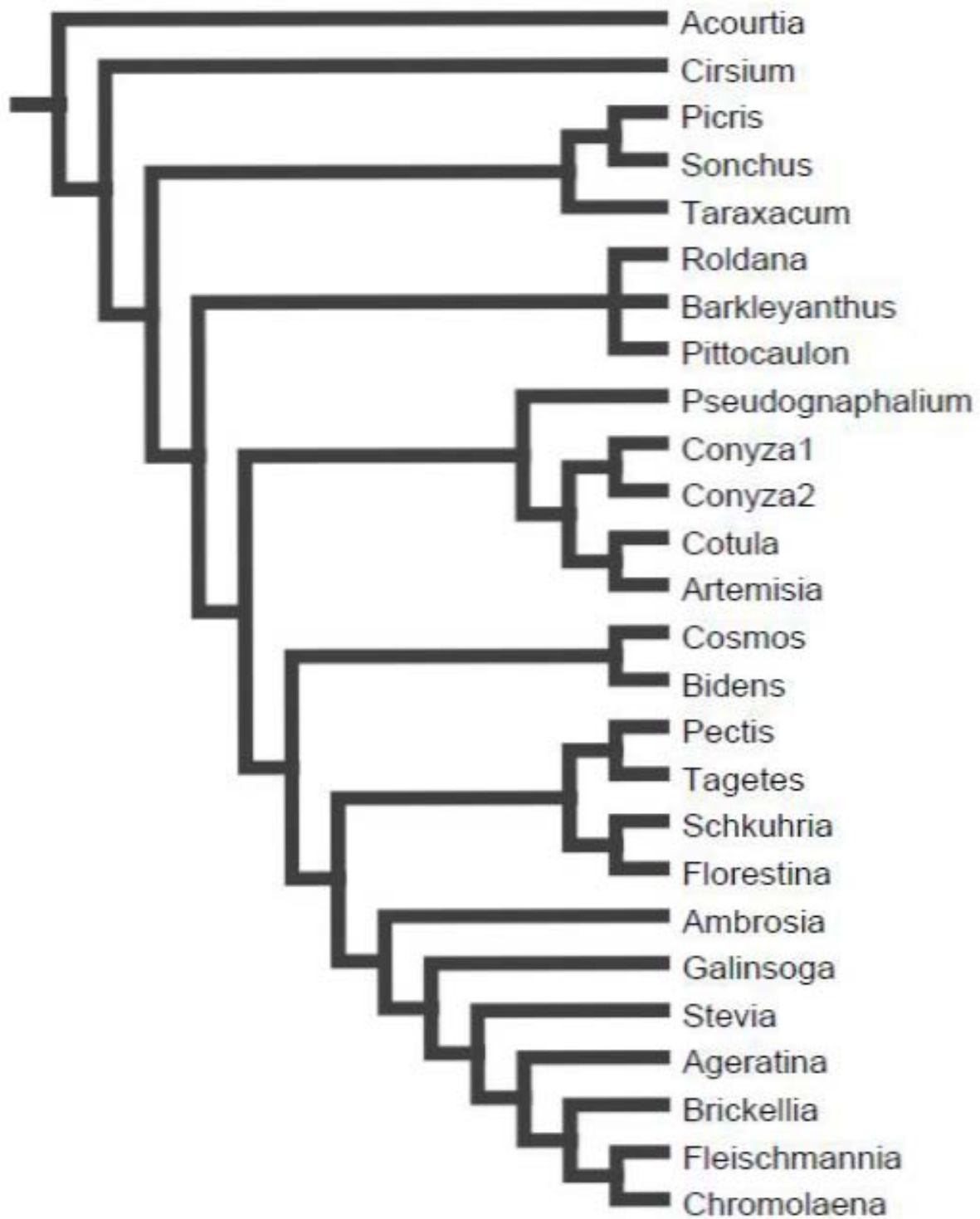


Figura 2. Filogenia de Asteraceae utilizada en este estudio. Modificada de Torices (2010).

## Resultados

### *Anatomía foliar de Asteraceae*

Las hojas de las especies estudiadas son anfiestomáticas o hipostomáticas. Los estomas son anomocíticos. La epidermis, vista en superficie, es glabra en el 95% de las especies estudiadas y es pubescente en el resto de las especies. Los tricomas son glandulares o tectores, pluricelulares uniseriados o multiseriados de longitud variable. La forma de las células, vista en superficie, es comúnmente poligonal, de paredes rectas u onduladas.

La epidermis, en corte transversal, es uniestratificada en la mayoría de las especies, pero es pluriestratificada en la epidermis abaxial de algunas especies de la tribu Tageteae. La epidermis está cubierta por una cutícula generalmente delgada de 0.20  $\mu\text{m}$  hasta 1.15  $\mu\text{m}$  de grosor en 99% de las especies (Cuadro 1). En algunas especies la cutícula se observa estriada (Figura 3, 4). Las células epidérmicas son rectangulares y raramente cuadradas, a veces dan la impresión de ser ovoides en las paredes periclinales (Figuras 5-6), con la pared periclinal externa más gruesa que la interna, como en *Dyssodia papposa*, *Laennecia sophiifolia* y *Schkuhria pinnata* (Figuras 6B, 8B, 13A). Los estomas están a nivel de las otras células epidérmicas excepto en *Fleischmannia pycnocephala* y *Stevia tomentosa*, que se localizan por arriba de las células epidérmicas ordinarias (Figura 7B, D). En algunas especies de las tribus Heliantheae y Tageteae, se observaron contenidos de color oscuro en el lumen celular de la epidermis. El mesofilo generalmente es compacto y dorsiventral, aunque en algunas especies es isofacial. El parénquima en empalizada puede estar formando de uno hasta cinco estratos de células (Cuadro 1). En la mayoría de los casos ocupa más de la mitad del espesor del mesofilo, pero en algunas especies ocupa la totalidad del mesofilo, como en las especies de la tribu Astereae o se encuentra ausente como en *Pittocaulon praecox*. En *Jaegeria hirta* se presenta un aerénquima (Figura 9C). Los haces vasculares son de tipo colateral y están envueltos por una vaina parenquimática que

puede ser simple, muy conspicua (Figuras 8A, 9A, 13A, B) o presentar extensiones epidérmicas hacia ambas superficies (Figuras 7B, D, 9D, 11A). En algunas especies de las tribus Astereae, Eupatorieae y Senecioneae se presentan canales secretores (Figuras 6A, C, D, 7A, 12B).

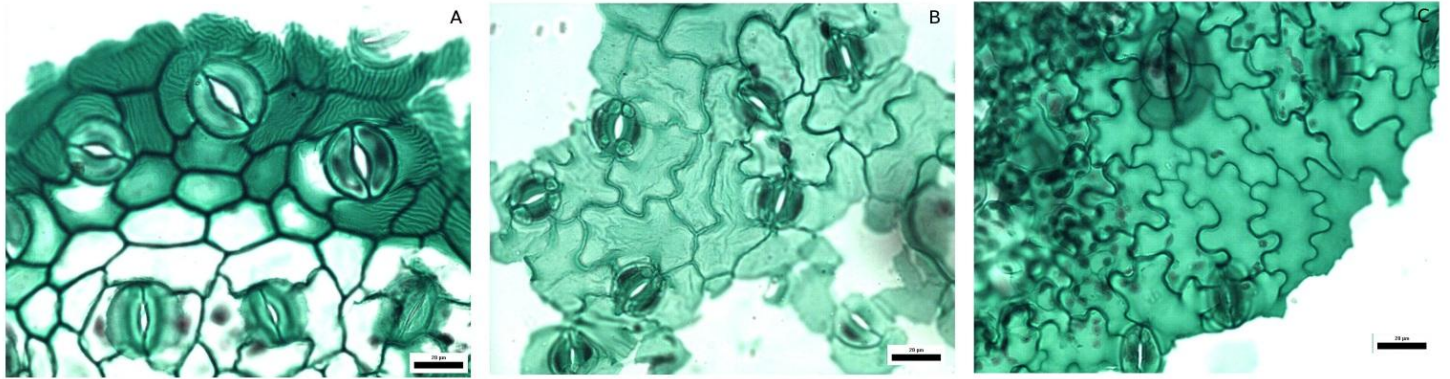


Figura 3. Vista superficial de la epidermis de algunas especies de Asteraceae en la REPSA. A. Células epidérmicas con paredes anticlinales rectas de *Baccharis salicifolia*. B. Células epidérmicas con paredes anticlinales ligeramente sinuosas de *Ambrosia psilostachya*. C. Células epidérmicas con paredes anticlinales sinuosas de *Ageratina deltoidea*.

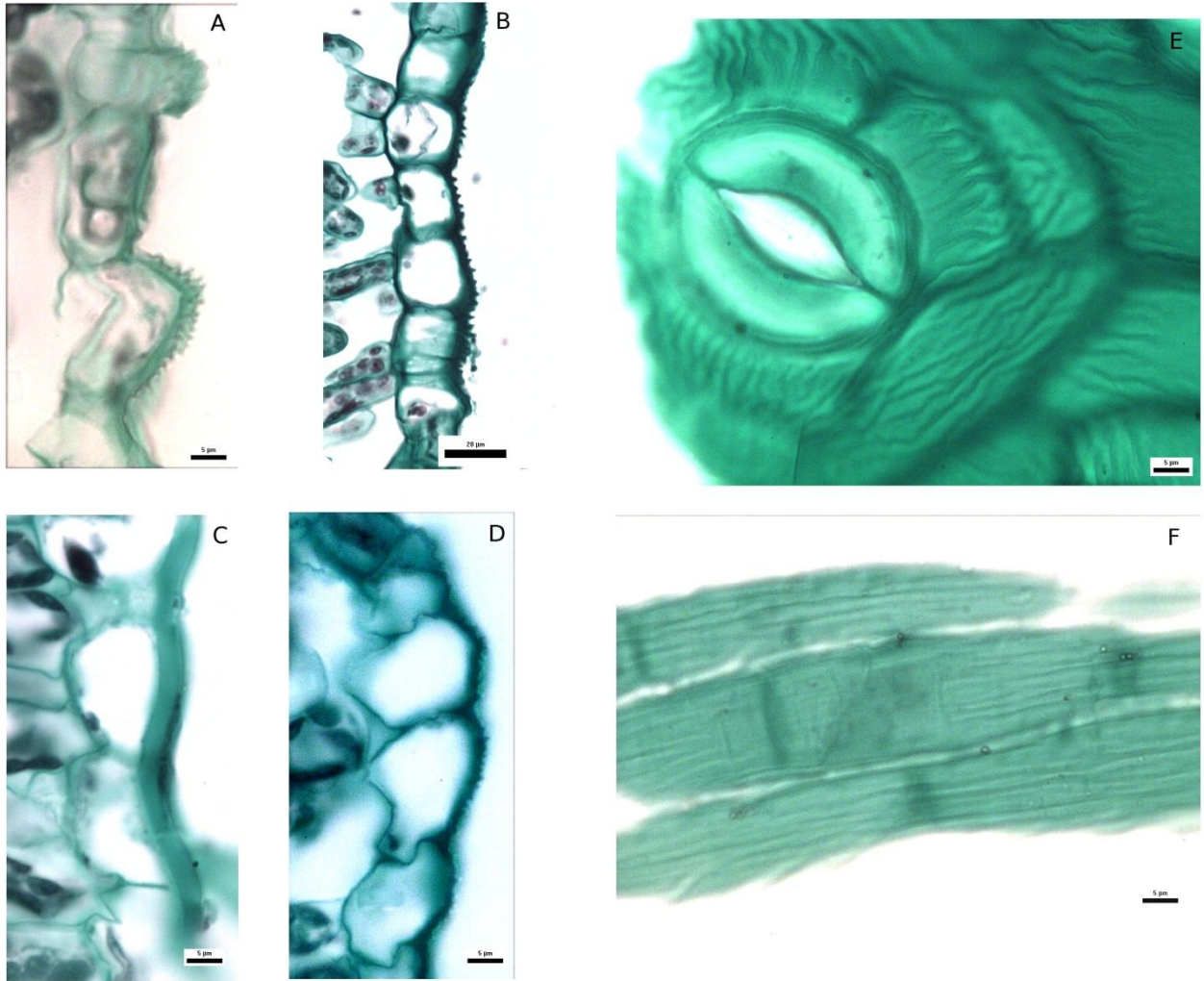


Figura 4. Cutícula de algunas especies de Asteraceae de la REPSA. A-D. Cutícula en corte transversal. E-F. Cutícula en vista superficial. A. *Bidens pilosa*. B. *Baccharis salicifolia*. C. *Fleischmannia pycnocephala*. D. *Conyza coronopifolia*. E. *Baccharis salicifolia*. F. *Ageratina cylindrica*.

Cuadro 1. Promedio por especie de los caracteres foliares medidos y números cromosómicos utilizados en este estudio.

Especie	Densidad estomática	Longitud de células guarda ( $\mu\text{m}$ )	Área foliar ( $\text{mm}^2$ )	Masa seca foliar (g)	Área foliar específica	Grosor de la cutícula ( $\mu\text{m}$ )	Grosor de la epidermis ( $\mu\text{m}$ )	Grosor de la hoja ( $\mu\text{m}$ )	Grosor del parénquima en empalizada ( $\mu\text{m}$ )	Número de estratos de parénquima	Grosor del parénquima esponjoso ( $\mu\text{m}$ )	Nivel de ploidía	Número cromosómico "n"	Número cromosómico "2n"
<i>Acmella repens</i> (Walter) Rich.	383.4	23.419	623.02	0.016	38697.45	0.218	16.764	212.637	58.023	1	118.981	6	36	72
<i>Acaurtia cordata</i> (Cerv.) B.L. Turner	174.3	25.092	1099.9	0.794	1384.81	.	16.811	231.756	52.404	1	140.461	2	12	24
<i>Ageratina adenophora</i> (Spreng.) R.M. King & H. Rob.	313.6	23.42	686.20	0.033	20302.0	0.228	16.122	207.496	80.440	2	92.815	4	.	68
<i>Ageratina cylindrica</i> (McVaugh) R.M. King & H. Rob.	592.5	19.638	1180.1	0.034	34305.5	0.543	11.901	130.379	53.658	4	52.076	6	27	54
<i>Ageratina deltoidea</i> (Jacq.) R.M. King & H. Rob.	418.3	19.58	5580.4	0.259	21537.9	0.448	11.783	104.025	27.008	4	53.492	2	9	18
<i>Ambrosia psilostachya</i> DC.	278.8	23.015	387.64	0.013	29146.1	0.456	17.267	209.199	80.651	1	94.473	2	9	18
<i>Artemisia ludoviciana</i> Nutt.	348.55	19.535	098.85	0.009	10983.6	0.437	11.714	111.147	44.964	2	40.773	2	12	24
<i>Barkleyanthus salicifolius</i> (Kunth) H. Rob. & Brettell	348.55	20.42	1058.2	0.088	11903.6	0.363	17.539	290.995	136.42	0	118.166	4	18	36
<i>Baccharis salicifolia</i> (Ruiz & Pav.) Pers.	383.40	19.553	179.90	0.037	4862.40	0.569	21.861	288.177	93.094	3	35.445	2	13	26
<i>Bidens pilosa</i> L.	383.40	24.412	714.70	0.026	26568.8	0.297	14.414	201.859	72.343	1	98.655	2	10	20
<i>Bidens odorata</i> Cav.	487.97	16.846	225.60	0.003	66353.2	0.229	13.339	205.330	82.286	1	89.973	2	8	16
<i>Brickellia secundiflora</i> (Lag.) A. Gray	313.69	18.572	356.10	0.011	31513.8	0.205	11.03	081.889	22.625	2	34.935	4	25	50
<i>Brickellia veronicifolia</i> (Kunth) A. Gray	313.69	20.109	153.18	0.005	25963.8	0.307	12.403	138.893	46.871	1	65.264	4	18	36



Cuadro 1. (Continuación).

Especie	Densidad estomática	Longitud de células guarda ( $\mu\text{m}$ )	Área foliar ( $\text{mm}^2$ )	Masa seca foliar (g)	Área foliar específica	Grosor de la cutícula ( $\mu\text{m}$ )	Grosor de la epidermis ( $\mu\text{m}$ )	Grosor de la hoja ( $\mu\text{m}$ )	Grosor del parénquima en empalizada ( $\mu\text{m}$ )	Grosor del parénquima esponjoso ( $\mu\text{m}$ )	Nivel de ploidía	Número cromosómico "n"	Número cromosómico "2n"
<i>Cirsium vulgare</i> (Savi) Ten.	348.55	24.385	3990.42	0.036	110845.17	0.325	25.318	413.134	195.58	165.678	2	9	18
<i>Coryza bonariensis</i> (L.) Cronquist	592.54	21.308	158.685	0.005	29940.566	0.275	20.07	230.971	63.490	47.073	.	12	24
<i>Coryza canadensis</i> (L.) Cronquist	418.26	17.187	232.887	0.010	22610.388	0.302	13.588	178.769	63.163	28.065	2	5	10
<i>Coryza coronopifolia</i> Kunth	313.69	21.478	262.891	0.007	35052.133	0.425	15.884	171.177	55.114	82.188	.	.	.
<i>Cosmos parviflorus</i> (Jacq.) Pers	243.98	21.098	195.194	0.028	6971.2143	0.308	23.577	210.84	69.207	40.639	4	14	28
<i>Cotula australis</i> (Sieber ex Spreng.) Hook. f.	139.42	23.201	050.929	0.001	72755.714	0.310	14.265	094.518	0	65.987	2	10	20
<i>Chromolaena pulchella</i> (Kunth) R.M. King & H. Rob.	418.26	17.993	417.196	0.010	38629.259	0.388	8.868	079.275	23.799	36.726	4	16	32
<i>Dahlia coccinea</i> Cav.	592.54	20.893	547.713	0.117	4653.4664	0.417	18.892	225.175	88.492	96.56	2	17	34
<i>Dysodia papposa</i> (Vent.) Hitchc.	348.55	20.589	115.669	0.006	19278.167	0.445	18.604	228.283	62.826	70.531	2	12	24
<i>Fleischmannia pycnocephala</i> (Less.) R.M. King & H. Rob.	383.40	18.987	419.796	0.010	38513.394	0.278	10.411	109.716	29.902	59.419	2	.	24
<i>Florestina pedata</i> (Cav.) Cass.	592.54	18.016	066.650	0.009	6732.3232	0.375	20.711	304.872	141.49	116.168	2	17	34
<i>Galinsoga parviflora</i> Cav.	278.84	20.998	583.091	0.016	35554.329	0.237	14.124	184.417	61.844	88.654	2	12	24
<i>Heterosperma pinnatum</i> Cav.	209.13	24.842	178.314	0.006	27017.273	0.285	26.395	388.882	177.83	138.644	6	39	78

## Cuadro 1. (Continuación).

Especie	Densidad estomática	Longitud de células guarda ( $\mu\text{m}$ )	Área foliar ( $\text{mm}^2$ )	Masa seca foliar (g)	Área foliar específica	Grosor de la cutícula ( $\mu\text{m}$ )	Grosor de la epidermis ( $\mu\text{m}$ )	Grosor de la hoja ( $\mu\text{m}$ )	Grosor del parénquima en empalizada ( $\mu\text{m}$ )	Número de estratos de parénquima	Grosor del parénquima esponjoso ( $\mu\text{m}$ )	Nivel de ploidía	Número cromosómico "n"	Número cromosómico "2n"
<i>Jaegeria hirta</i> (Lag.) Less.	278.84	19.375	276.728	0.013	21124.27	0.246	13.093	209.734	46.854	1	137.986	2	27	54
<i>Laennecia sophiifolia</i> (Kunth) G.L. Nesom	139.42	25.716	215.560	0.006	34215.87	0.279	18.525	217.523	75.136	2	48.23	4	36	72
<i>Lagascea rigida</i> (Cav.) Stuessy	139.42	24.36	1126.62	0.359	3138.236	0.307	25.705	248.470	104.47	1	36.477	4	18	36
<i>Montanoa grandiflora</i> DC.	731.96	14.267	30997.2	1.650	18786.19	0.238	8.761	080.800	35.253	1	26.559	2	16	32
<i>Montanoa tomentosa</i> Cerv.	522.83	20.422	707.031	0.052	13596.75	0.475	12.531	136.336	49.114	1	60.919	4	20	40
<i>Pectis prostrata</i> Cav.	243.98	16.484	034.455	0.001	28712.5	0.364	30.131	232.652	66.702	3	75.908	2	17	34
<i>Picris echinoides</i> L.	348.55	18.275	1211.78	0.083	14599.79	0.451	16.577	226.986	90.941	0	91.343	2	12	24
<i>Piqueria trinervia</i> Cav.	174.27	32.126	865.132	0.044	19662.09	0.363	12.833	206.121	0	0	180.454	2	12	24
<i>Pittocaulon praecox</i> (Cav.) H. Rob. & Brettell	243.98	27.065	5478.72	0.759	7218.347	0.462	20.64	304.303	0	1	263.024	3	.	33
<i>Pseudognaphalium semilanatum</i> (DC.) Anderb.	313.69	18.169	178.299	0.005	31839.10	0.331	13.15	135.503	50.531	2	54.69	3	.	33
<i>Pseudognaphalium viscosum</i> (Kunth) Anderb.	383.40	17.621	129.297	0.004	31535.85	0.420	12.688	118.181	38.345	0	51.257	4	.	32
<i>Roldana lobata</i> La Llave	174.27	21.797	6426.52	0.224	28689.83	0.365	14.86	119.362	0	1	91.612	.	.	.
<i>Schukria pinnata</i> (Lam.) Kuntze ex Thell.	139.42	29.589	052.082	0.002	17959.31	0.328	25.574	348.570	93.827	2	0	3	.	51

Cuadro 1. (Continuación).

Especie	Densidad estomática	Longitud de células guarda ( $\mu\text{m}$ )	Área foliar ( $\text{mm}^2$ )	Masa seca foliar (g)	Área foliar específica	Grosor de la cutícula ( $\mu\text{m}$ )	Grosor de la epidermis ( $\mu\text{m}$ )	Grosor de la hoja ( $\mu\text{m}$ )	Grosor del parénquima en empalizada ( $\mu\text{m}$ )	Número de estratos de parénquima	Grosor del parénquima esponjoso ( $\mu\text{m}$ )	Nivel de ploidía	Número cromosómico "n"	Número cromosómico "2n"
<i>Sonchus oleraceus</i> L.	592.54	18.834	3987.36	0.123	32391.22	0.359	29.979	190.614	47.676	2	78.034	2	.	34
<i>Simsia amplexicaulis</i> (Cav.) Pers.	383.40	19.664	154.883	0.056	2751.0302	0.363	20.417	213.111	94.891	1	73.835	2	.	34
<i>Stevia micrantha</i> Lag.	487.97	16.2	250.042	0.004	54356.957	0.346	15.19	126.166	43.343	3	51.029	2	30	60
<i>Stevia organoides</i> Kunth	278.84	17.645	614.454	0.067	9170.9552	0.601	22.779	247.416	101.45	5	96.547	2	9	18
<i>Stevia salicifolia</i> Cav.	278.84	18.229	321.080	0.006	47922.388	0.368	15.576	167.161	55.761	1	74.893	2	9	18
<i>Stevia tomentosa</i> Kunth	1080.51	13.279	193.385	0.029	6668.4483	0.406	18.376	183.459	82.674	1	60.139	2	9	18
<i>Tagetes micrantha</i> Cav.	522.83	21.105	016.372	0.001	10914.667	0.404	21.674	271.398	62.495	1	97.74	.	.	.
<i>Tagetes tenuifolia</i> Cav.	278.84	19.393	862.785	0.033	25678.125	0.195	14.382	259.513	98.732	1	128.321	2	19	38
<i>Taraxacum officinale</i> G. H. Weber ex Wigg.	348.55	18.992	2101.22	0.147	14284.324	0.308	13.768	130.992	0	1	103.455	2	19	38
<i>Tithonia tubiformis</i> (Jacq.) Cass.	383.40	17.67	18745.9	1.071	17503.24	1.154	10.826	156.890	90.507	1	44.957	2	.	24
<i>Verbesina virgata</i> Cav.	557.68	18.108	3550.08	0.299	11849.426	0.438	17.755	317.407	107.14	1	171.579	2	12	24
<i>Viguiera excelsa</i> (Willd.) Benth. y Hook.	278.84	20.257	693.952	0.194	3577.0722	0.407	17.005	186.805	52.455	2	98.242	2	17	34
<i>Zinnia peruviana</i> (L.) L.	278.84	22.004	434.158	0.021	20674.19	0.324	26.077	243.318	90.250	0	89.379	2	30	60

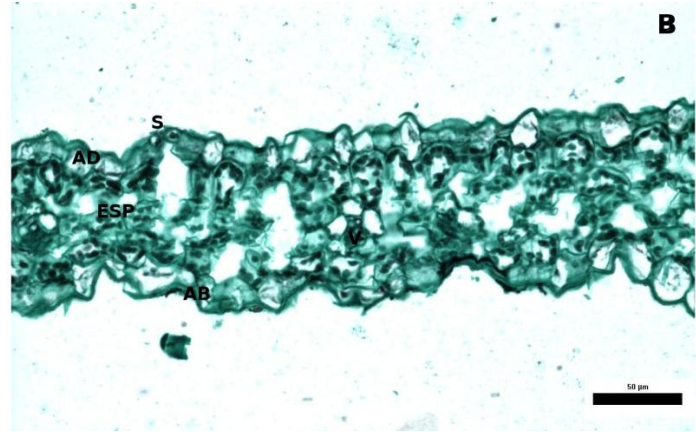
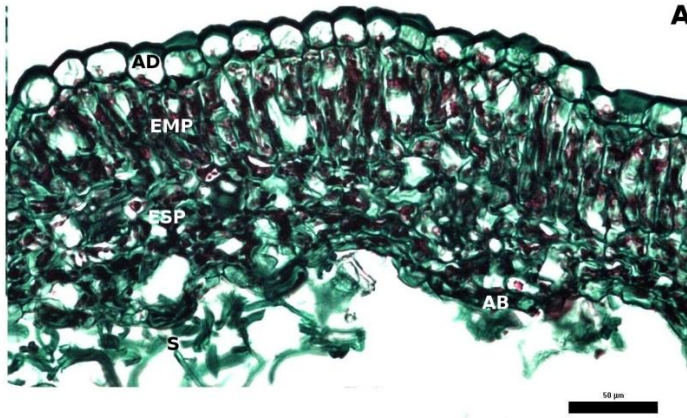


Figura 5. Cortes transversales de mesofilo de especies de la tribu Anthemideae. A. *Artemisia ludoviciana*. B. *Cotula australis*. AD: epidermis adaxial; AB: epidermis abaxial; EMP: parénquima en empalizada; ESP: parénquima esponjoso; S: estoma.

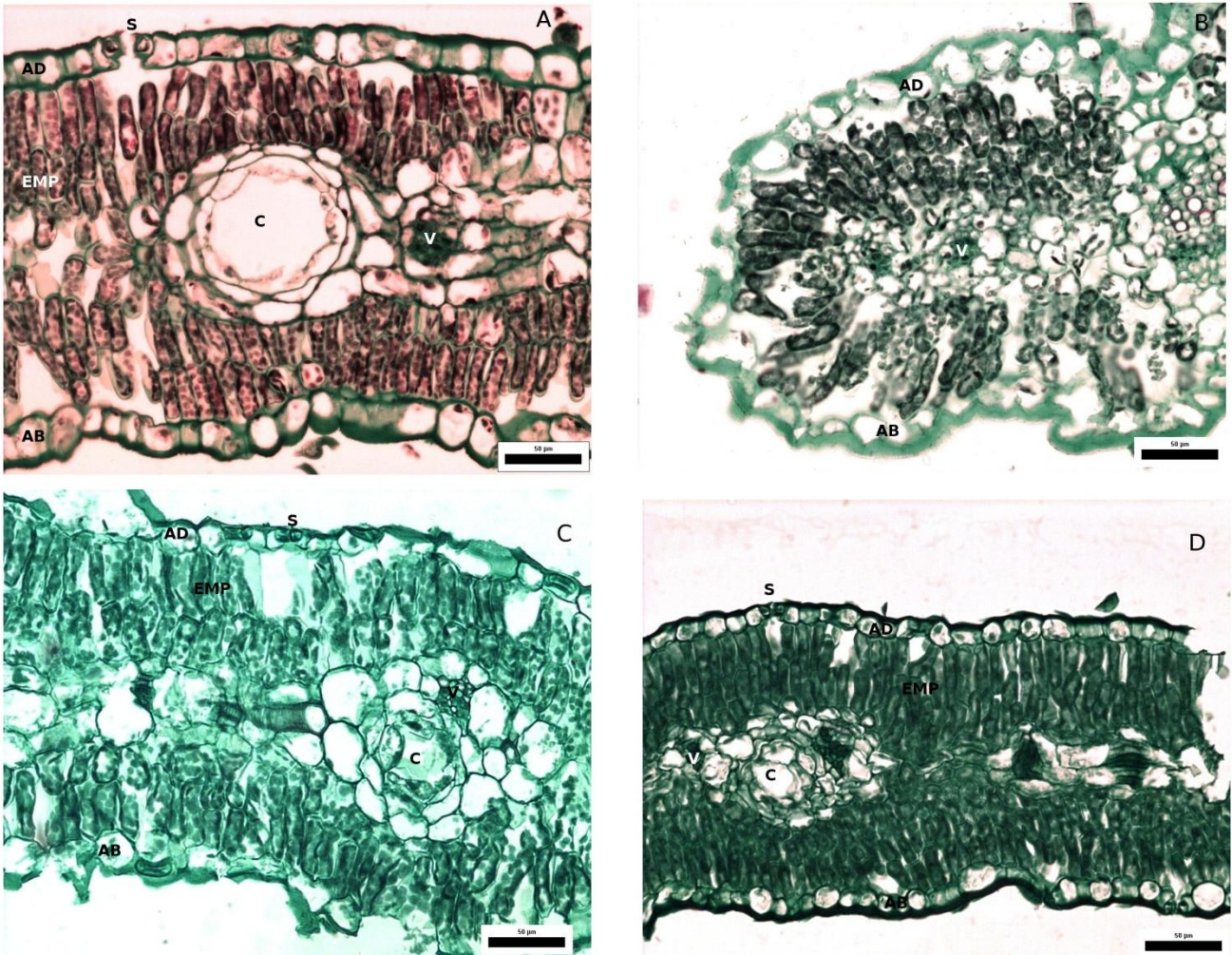


Figura 6. Cortes transversales de mesofilo de algunas especies de la tribu Astereae. A. *Baccharis salicifolia*. B. *Laennecia sophiifolia*. C. *Conyza bonariensis*. D. *Conyza canadensis*. AD: epidermis adaxial; AB: epidermis abaxial; EMP: parénquima en empalizada; ESP: parénquima esponjoso; S: estoma; V: haz vascular; C: canal secretor.

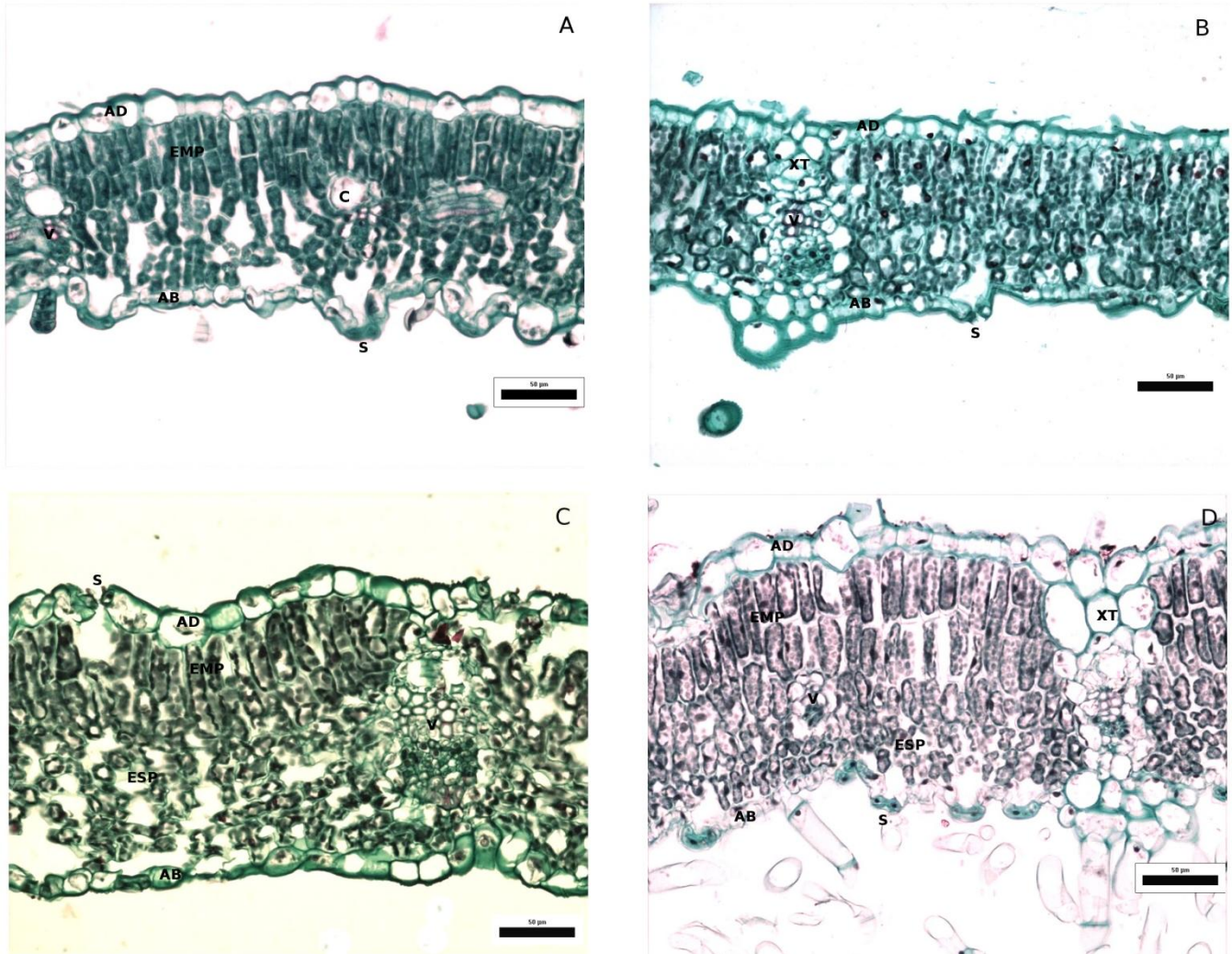


Figura 7. Cortes transversales de mesofilo de algunas especies de la tribu Eupatorieae. A. *Brickellia veronicifolia*. B. *Fleischmannia pycnocephala*. C. *Stevia salicifolia*. D. *Stevia tomentosa*. AD: epidermis adaxial; AB: epidermis abaxial; EMP: parénquima en empalizada; ESP: parénquima esponjoso; S: estoma; V: haz vascular; C: canal secretor; XT extensiones epidérmicas.

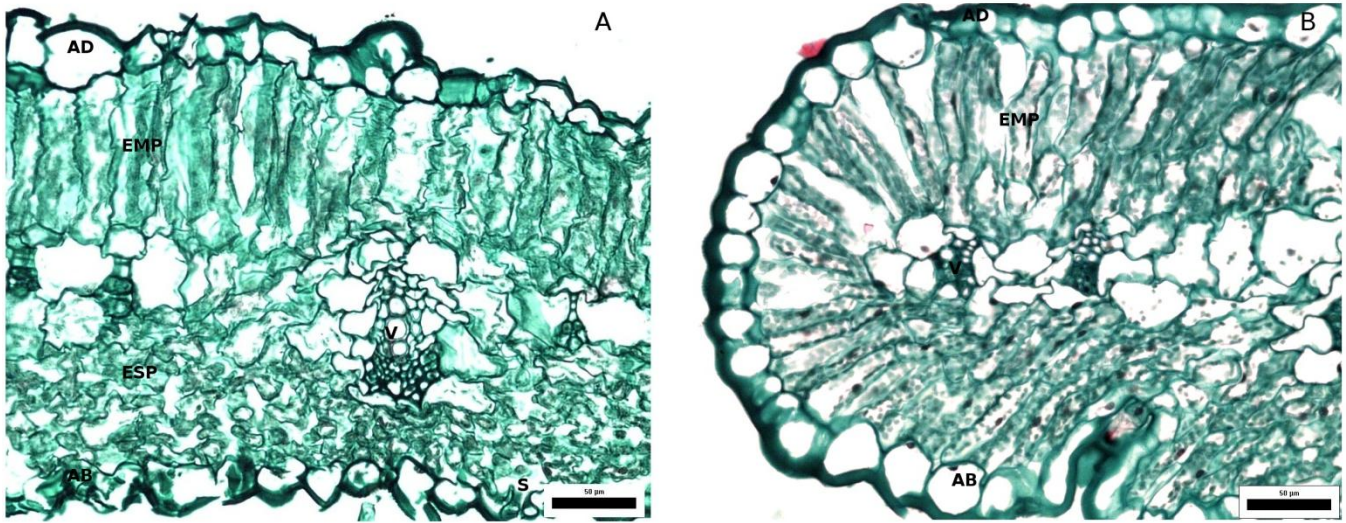


Figura 8. Cortes transversales de mesofilo de algunas especies de la tribu Helenieae. A. *Florestina pedata*. B. *Schkuhria pinnata*. AD: epidermis adaxial; AB: epidermis abaxial; EMP: parénquima en empalizada; ESP: parénquima esponjoso; S: estoma; V: haz vascular.

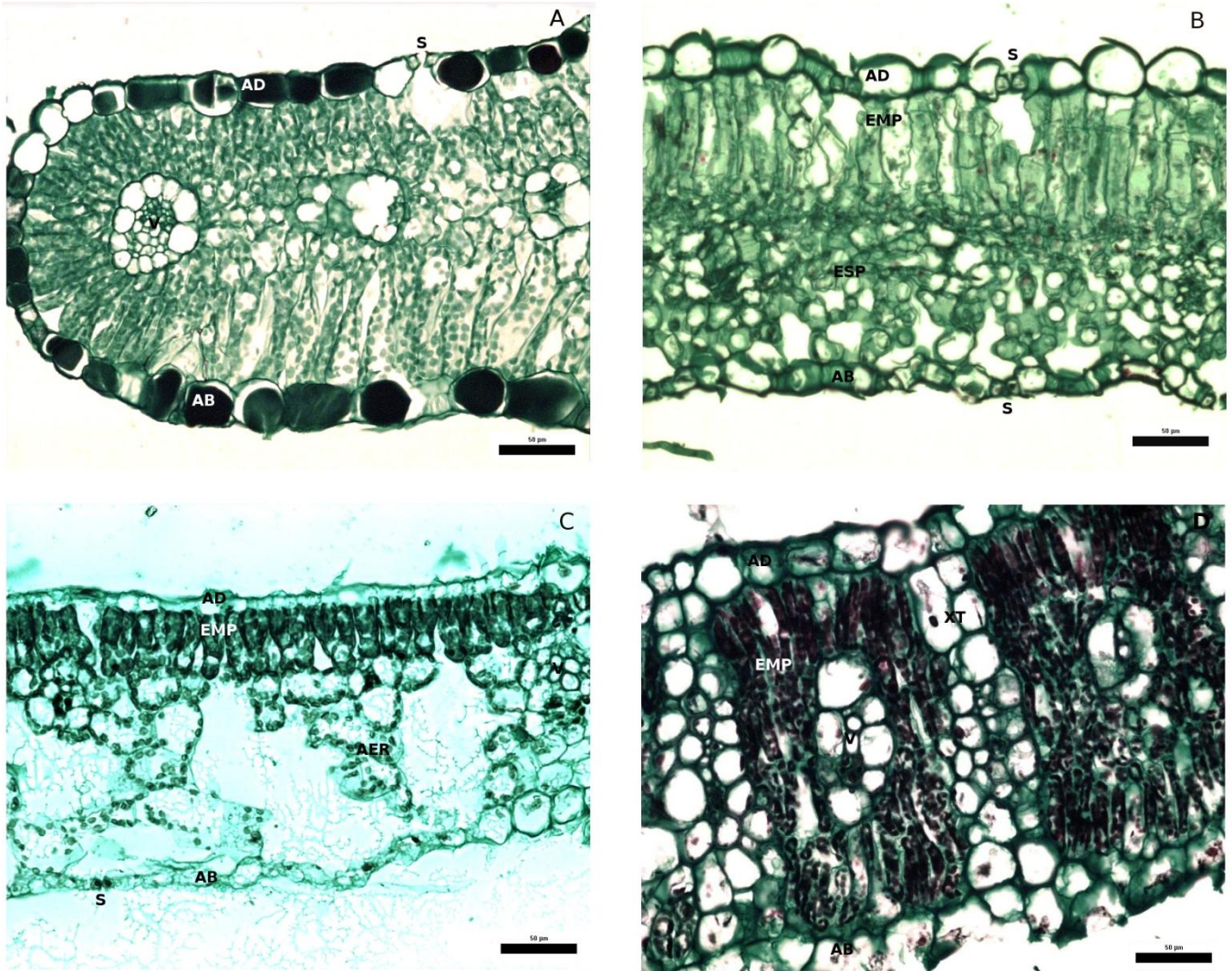


Figura 9. Cortes transversales de mesofilo de algunas especies de la tribu Heliantheae. A. *Cosmos parviflorus*. B. *Dahlia coccinea*. C. *Jaegeria hirta*. D. *Lagascea rigida*. AD: epidermis adaxial; AB: epidermis abaxial; EMP: parénquima en empalizada; ESP: parénquima esponjoso; S: estoma; V: haz vascular; C: canal secretor; AER: aerénquima; XT extensiones epidérmicas.



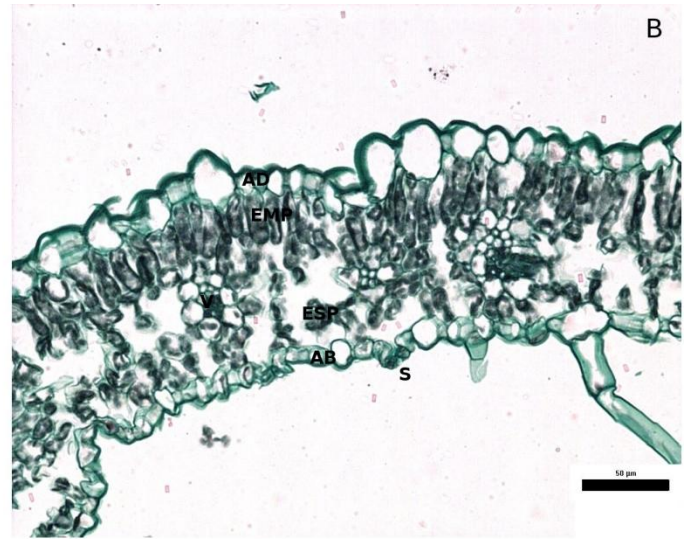
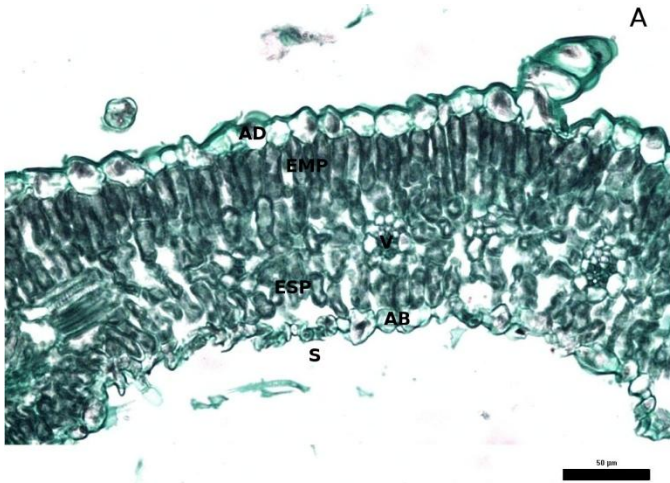


Figura 10. Cortes transversales de mesofilo de algunas especies de la tribu Inuleae. A.

*Pseudognaphalium semilanatum*. B. *Pseudognaphalium viscosum*. AD: epidermis adaxial; AB:

epidermis abaxial; EMP: parénquima en empalizada; ESP: parénquima esponjoso; S: estoma; V: haz

vascular.

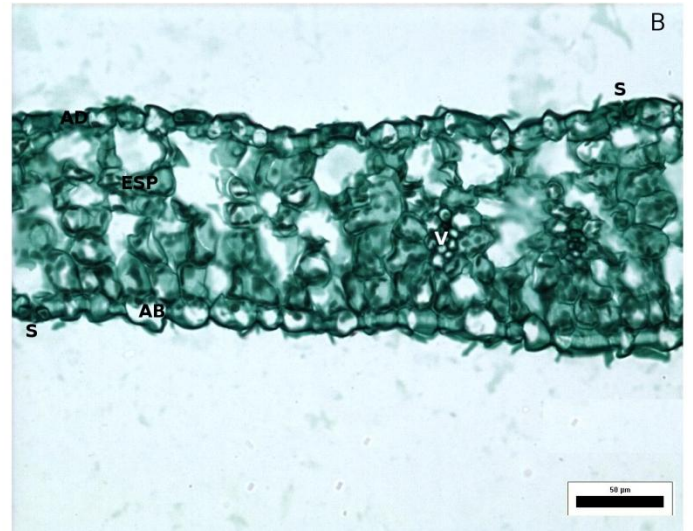
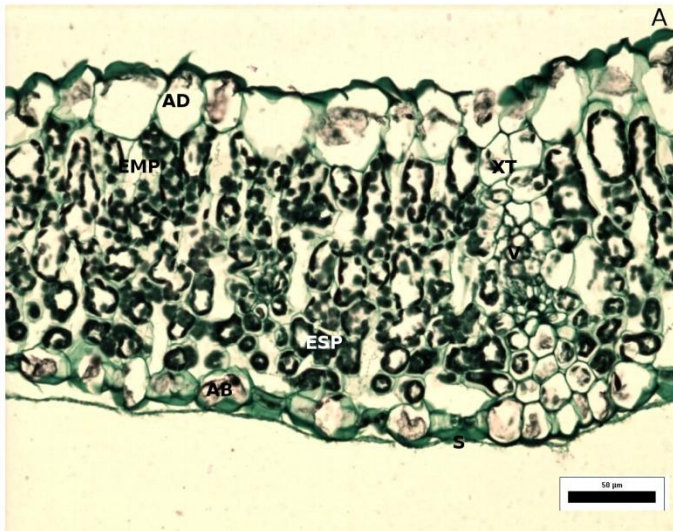


Figura 11. Cortes transversales de mesofilo de algunas especies de la tribu Lactuceae. A. *Sonchus oleraceus*. B. *Taraxacum officinale*. AD: epidermis adaxial; AB: epidermis abaxial; EMP: parénquima en empalizada; ESP: parénquima esponjoso; S: estoma; V: haz vascular; XT: extensiones epidérmicas.

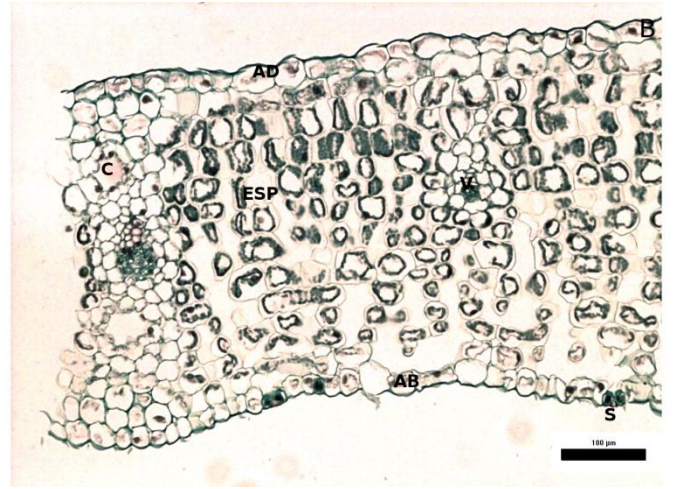
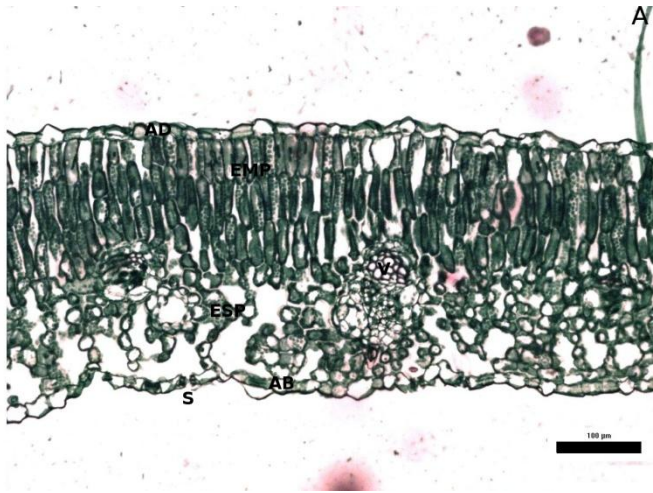


Figura 12. Cortes transversales de mesofilo de algunas especies de la tribu Senecioneae. A.

*Barkleyanthus salicifolius*. B. *Pittocaulon praecox*. AD: epidermis adaxial; AB: epidermis abaxial; EMP: parénquima en empalizada; ESP: parénquima esponjoso; S: estoma; V: haz vascular.

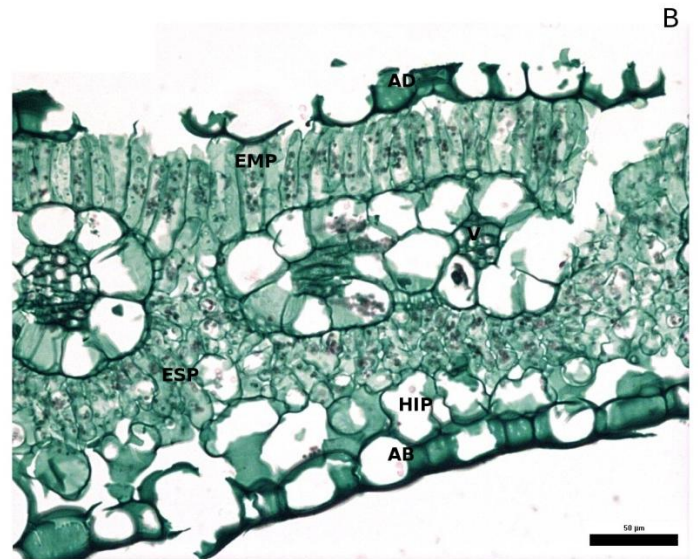
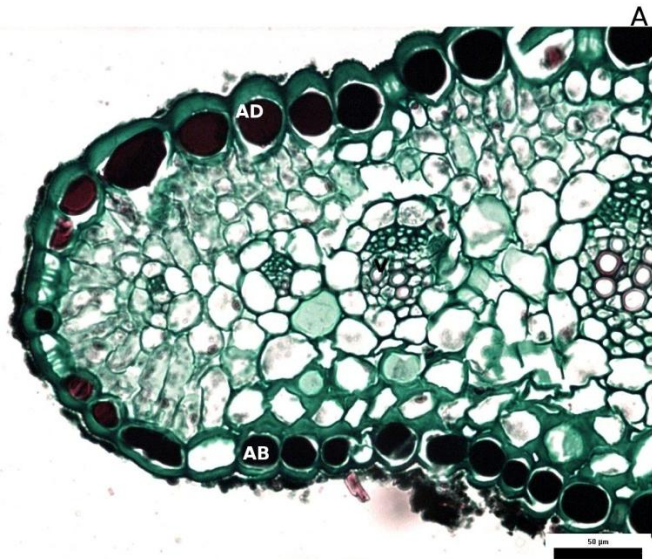


Figura 13. Cortes transversales de mesofilo de algunas especies de la tribu Tageteae. A. *Dyssodia papposa*. B. *Pectis prostrata*. AD: epidermis adaxial; AB: epidermis abaxial; EMP: parénquima en empalizada; ESP: parénquima esponjoso; S: estoma; V: haz vascular; HIP: hipodermis.

### *Relación entre nivel de ploidía y caracteres anatómicos*

A nivel de familia se encontraron correlaciones significativas únicamente con el AFE (Cuadro 2). Pero a nivel de la tribu Heliantheae se encontraron correlaciones del nivel de ploidía con el AFE, con la longitud de las células guarda y con el grosor del parénquima esponjoso (Cuadro 5) Los análisis de regresión para la familia arrojaron que el nivel de ploidía predice alrededor del 10.4% de la variación en el AFE. También predice 27.7% de la variación en la longitud de las células guarda de las especies de Heliantheae (Figura 16B). Para las otras dos tribus el nivel de ploidía no se encontró correlacionado con ningún carácter y las regresiones no fueron significativas ( $P > 0.05$ ).

### *Relación entre números cromosómicos y caracteres anatómicos*

Los valores de las correlaciones a nivel de la familia son significativos ( $> 0.37$ ; Cuadro 2), mientras que a nivel de la tribu Heliantheae los coeficientes de correlación presentan valores más altos ( $= 0.64$ ; Cuadro 5). Se encontró que a nivel de familia el número cromosómico  $x$  puede predecir 18.5% de la variación en el área foliar, 13.9% de la variación en el AFE y 31.9% de la variación de la masa seca (Figura 14A-C). El número cromosómico  $2n$  puede predecir 8.3% de la variación de la longitud de las células guarda (Figura 14D).

Los resultados por tribu muestran que en Eupatorieae el número cromosómico  $x$  predice 65.7% de la variación en el área foliar (Figura 15E), mientras que en la tribu Heliantheae el número cromosómico  $x$  predice 41.8% de la variación en la masa seca (Figura 16A).

Cuadro 2. Correlaciones entre los caracteres estudiados para la familia Asteraceae en la REPSA.

	X	Ploidía	Forma de crecimiento	Densidad estomática	Grosor de la hoja	Grosor de esponjoso	Grosor de epidermis	Número de empalizadas	Masa seca
X		ns	r = 0.50, P = 0.002	ns	ns	ns	ns	ns	
Longitud de células guarda	ns	ns	ns	r = -0.68, P = 0.000	r = 0.49, P = 0.004	ns	r = 0.54, P = 0.001	ns	ns
Grosor de la hoja	ns	ns	ns	ns	.	r = 0.55, P = 0.001	r = 0.78, P = 0.000	r = 0.47, P = 0.006	ns
Grosor de empalizada	ns	ns	ns	ns	r = 0.83, P = 0.000	ns	r = 0.58, P = 0.0005	r = 0.45, P = 0.009	ns
AFE	r = -0.46, P = 0.008	r = -0.37, P = 0.039	ns	ns	ns	ns	ns	ns	r = -0.52, P = 0.002
Área foliar	r = 0.37, P = 0.039	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	r = 0.86, P = 0.000
Masa seca	r = 0.56, P = 0.0008	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	
Condición	ns	ns	r = 0.50, P = 0.004	ns	ns	ns	ns	ns	ns

Cuadro 3. Correlaciones entre los caracteres estudiados para la tribu Astereae en la REPSA

	Grosor hoja	Grosor de cutícula	Número de empalizadas	AFE	Forma de crecimiento
Grosor hoja		ns	ns	ns	ns
Grosor empalizada	r = 0.89, P = 0.04	ns	ns	ns	ns
Grosor epidermis	r = 0.91, P = 0.03	ns	ns	ns	ns
AFE	ns	ns	r = -0.97, P = 0.004	ns	ns
Masa seca	ns	r = 0.88, P = 0.04	ns	r = -0.97, P = 0.005	ns
Condición	ns	ns	ns	ns	r = 1, P = 0.000

Cuadro 4. Correlaciones entre los caracteres estudiados para la tribu Eupatorieae en la REPSA.

Densidad estomática	Longitud de células guarda	Grosor de la hoja	Grosor de empalizada	Grosor de la epidermis	Masa seca
Grosor de empalizada	r = -0.71, P = 0.02	ns	ns	ns	ns
Grosor de esponjoso	ns	r = 0.97, P = 0.000		r = 0.88, P = 0.0009	ns
Grosor de epidermis	ns	r = 0.90, P = 0.0003	r = 0.80, P = 0.005	ns	ns
Área foliar	ns	r = 0.89, P = 0.0006	ns	ns	ns
Densidad estomática	ns	ns	ns	ns	r = 0.84, P = 0.002



Cuadro 5. Correlaciones entre los caracteres estudiados para la tribu Heliantheae en la REPSA.

	X	Ploidía	Longitud de las células guarda	Grosor de la hoja	Número de empalizadas	Grosor de la epidermis	Masa seca	Forma de crecimiento	Condición
Longitud de células guarda	ns	r = 0.56, P= 0.02	r = 0.66, P= 0.007	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Densidad estomática	ns	ns	r = -0.75, P= 0.001	r = -0.54, P= 0.03	ns	r = -0.64, P= 0.009	ns	ns	ns
Grosor de empalizada	ns	ns	ns	r = 0.83, P= 0.0001	r = 0.67, P= 0.006	r = 0.71, P= 0.003	ns	ns	ns
Grosor del esponjoso	ns	r = 0.61, P= 0.01	ns	r = 0.68, P= 0.005	ns	ns	r = -0.59, P= 0.02	ns	ns
Grosor de epidermis	ns	ns	r = 0.77, P= 0.0007	r = 0.80, P= 0.0003	r = 0.64, P= 0.009	ns	ns	ns	ns
AFE	ns	r = 0.55, P= 0.02	ns	ns	ns	ns	ns	ns	r = 0.52, P= 0.04
Área foliar	ns	ns	r = -0.61, P= 0.01	r = -0.58, P= 0.02	ns	r = -0.62, P= 0.01	r = 0.86, P= 0.000	r = 0.57, P= 0.02	ns
Masa seca	r = 0.64, P= 0.01	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

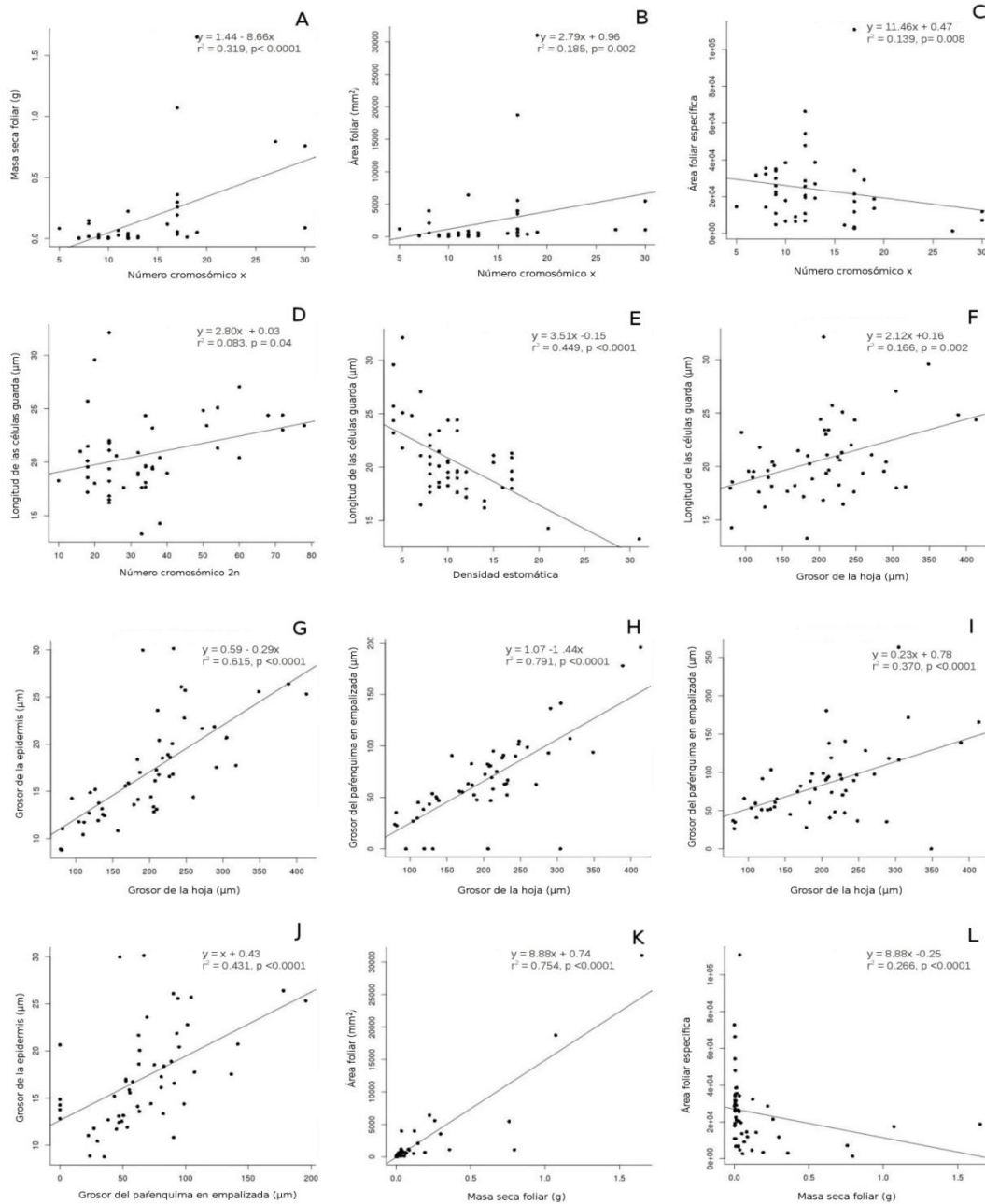


Figura 14. Regresiones lineales entre algunos caracteres de la familia Asteraceae en la REPSA. A. Masa seca foliar con número cromosómico x. B. Área foliar con número cromosómico x. C. Área foliar específica con número cromosómico x. D. Longitud de las células guarda y número cromosómico 2n. E. Densidad estomática y longitud de las células guarda. F. Grosor de la hoja y longitud de las células guarda. G. Grosor de la epidermis y grosor de la hoja. H. Grosor del parénquima en empalizada y grosor de la hoja. I. Grosor del parénquima esponjoso y grosor de la hoja. J. Grosor del parénquima en empalizada y grosor de la epidermis. K. Área foliar y Masa seca. L. Área foliar específica y masa seca.

### *Relación entre caracteres foliares*

Se encontró que a nivel de Asteraceae, la longitud de las células guarda está relacionada de forma positiva con dos caracteres anatómicos de la hoja: el grosor de la hoja y el grosor de la epidermis y de forma negativa con la densidad estomática (Cuadro 2). A nivel de tribu se encontraron relaciones con el grosor de la hoja en Heliantheae y con la densidad estomática en Eupatorieae (Cuadros 3-5). Los análisis de correlación por especie (Cuadro 6) mostraron que la relación entre longitud de las células guarda y la densidad estomática es diferente para cada especie y, en algunos casos, no se presenta dicha correlación. Para los otros caracteres existen correlaciones positivas. Se destacan por tener los coeficientes de correlación más altos la relación entre masa seca y área foliar y la relación entre grosor de la hoja y grosor del parénquima en empalizada a nivel de familia y a nivel de tribus (Cuadros 1-5).

Se encontró que en la familia Asteraceae la longitud de las células guarda predice cerca del 45% de la variación en la densidad estomática; 8.7% de la variación en el grosor de la epidermis y 16% de la variación en el grosor de la hoja (Figura 14 E, F). En la tribu Heliantheae la longitud de las células guarda predice 48% de la variación en la densidad estomática; 48.3% de la variación en el grosor de la epidermis; 39.1% de la variación en el grosor de la hoja y 33% de la variación en el área foliar. En las otras dos tribus no se encontraron resultados significativos ( $P < 0.05$ ) para este carácter.

Tanto para Astereae como para las tribus Eupatorieae y Heliantheae, un alto porcentaje (entre 37% y 94.9%) de la variación en el grosor de la hoja se predice principalmente por tres caracteres: el grosor de la epidermis, el grosor del parénquima en empalizada y el grosor del parénquima esponjoso (Figura 14 G-I, Figura 15 E-H). Dentro de la familia se encontró que también el número de estratos del parénquima en empalizada y el grosor del esponjoso pueden predecir entre 14.3% y 37% de la variación en el grosor de la hoja. Para la tribu Astereae, la variación en el grosor de la hoja se explica

principalmente por dos caracteres: el grosor de la epidermis y el grosor del parénquima en empalizada (Figura 15 A, B). Se encontró que el grosor de la epidermis a nivel de Asteraceae predice 43.1% de la variación en el grosor del parénquima en empalizada y a nivel de la tribu Eupatorieae predice 80.4% de la variación en el grosor del esponjoso.

La masa seca foliar explica 75.4% de la variación en el área foliar y 26.6% de la variación en el área foliar específica a nivel de familia (Figura 14 K, L). A nivel de las tribus Eupatorieae y Heliantheae, la masa seca foliar explica 71% y 70% de la variación en el área foliar respectivamente; y para la tribu Astereae predice 94% de la variación en el área foliar específica (Figura 15D).

Al realizar regresiones entre los caracteres estudiados distinguiendo entre las especies del borde y del interior de la REPSA se encontró que las especies del interior de la reserva presentan algunas relaciones entre caracteres foliares que no son significativas en las especies del borde de la reserva (Cuadro 7)

Cuadro 6. Correlaciones entre densidad estomática y longitud de células guarda por especie.

Especie	r	P =	Especie	r	P =
<i>Acmella repens</i>	-0.323	0.004	<i>Jaegeria hirta</i>	-0.676	<0.0001
<i>Acourtia cordata</i>	-0.794	<0.0001	<i>Laennecia sophiifolia</i>	-0.600	<0.0001
<i>Ageratina adenophora</i>	-0.208	n.s	<i>Lagascea rigida</i>	-0.655	<0.0001
<i>Ageratina cylindrica</i>	-0.048	n.s	<i>Montanoa grandiflora</i>	-0.830	<0.0001
<i>Ageratina deltaidea</i>	0.072	n.s	<i>Montanoa tomentosa</i>	-0.916	<0.0001
<i>Ambrosia psilostachya</i>	0.183	n.s	<i>Pectis postrata</i>	-0.426	0.0001
<i>Artemisia ludoviciana</i>	-0.503	<0.0001	<i>Picris equioides</i>	-0.868	<0.0001
<i>Baccharis salicifolia</i>	-0.569	<0.0001	<i>Piqueria trinervia</i>	-0.862	<0.0001
<i>Barkleyanthus salicifolius</i>	-0.918	<0.0001	<i>Pitoccaulon praecox</i>	-0.070	n.s
<i>Bidens odorata</i>	-0.759	<0.0001	<i>Pseudognaphalium semilanatum</i>	-0.684	<0.0001
<i>Bidens pilosa</i>	0.293	0.01	<i>Pseudognaphalium viscosum</i>	-0.701	<0.0001
<i>Brickellia veronicifolia</i>	0.099	n.s.	<i>Roldana lobata</i>	-0.530	<0.0001
<i>Brickellia secundiflora</i>	0.005	n.s.	<i>Schkuhria pinnata</i>	0.077	n.s
<i>Cirsium vulgare</i>	0.025	n.s.	<i>Soncus oleraceus</i>	-0.339	0.002
<i>Conyza bonariensis</i>	-0.458	<0.0001	<i>Stevia micrantha</i>	-0.041	n.s
<i>Conyza canadensis</i>	-0.111	n.s.	<i>Stevia organoides</i>	-0.749	<0.0001

Cuadro 6. (Continuación).

Especie	r	P =	Especie	r	P =
<i>Conyza coronopifolia</i>	-0.695	<0.0001	<i>Stevia salicifolia</i>	-0.918	<0.0001
<i>Cosmos parviflorus</i>	-0.658	<0.0001	<i>Stevia tomentosa</i>	-0.739	<0.0001
<i>Cotula australis</i>	-0.803	<0.0001	<i>Simsia amplexicaulis</i>	-0.928	<0.0001
<i>Chromolaena pulchella</i>	-0.937	<0.0001	<i>Tagetes micrantha</i>	-0.896	<0.0001
<i>Dahlia coccinea</i>	-0.711	<0.0001	<i>Tagetes tenuifolia</i>	-0.871	<0.0001
<i>Dyssodia papposa</i>	0.289	n.s.	<i>Titonia tubiformis</i>	0.129	n.s.
<i>Fleischmannia pycnocephala</i>	-0.801	<0.0001	<i>Taraxacum officinale</i>	-0.737	<0.0001
<i>Florestina pedata</i>	-0.911	<0.0001	<i>Verbesina virgata</i>	-0.637	<0.0001
<i>Galinsoga parviflora</i>	-0.515	<0.0001	<i>Viguiera excelsa</i>	-0.074	n.s.
<i>Heterosperma pinnatum</i>	-0.790	<0.0001	<i>Zinnia peruviana</i>	-0.559	<0.0001

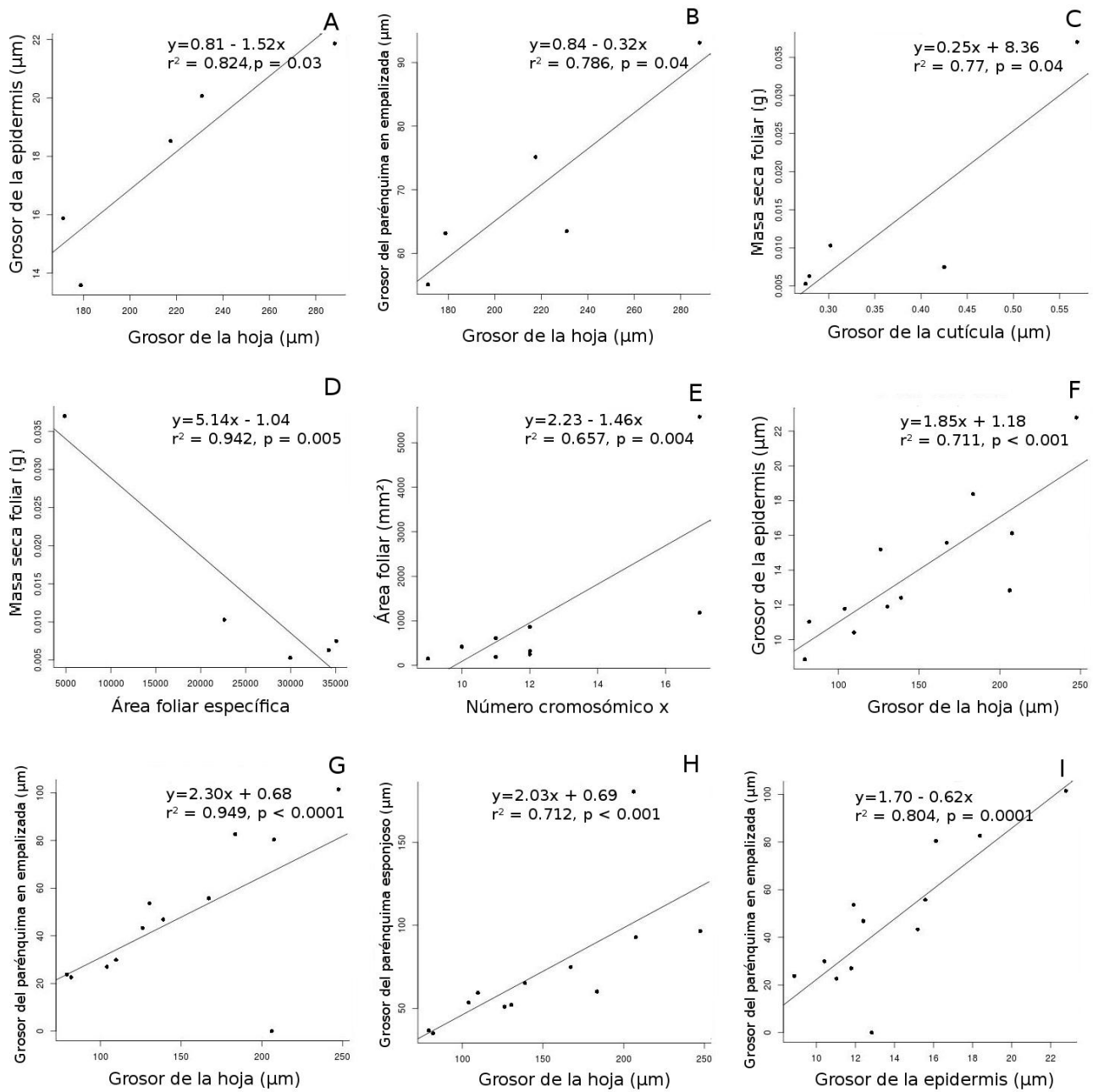


Figura 15. Regresiones lineales entre algunos caracteres para las tribus Astereae (A-D) y Eupatorieae (E-I). A. Grosor de la epidermis y grosor de la hoja. B. Grosor del parénquima en empalizada y grosor de la hoja. C. Grosor de la cutícula y masa seca foliar. D. Área foliar específica y masa seca. E. Área foliar específica y número cromosómico x. F. Grosor de la epidermis y grosor de la hoja. G. Grosor del parénquima en empalizada y grosor de la hoja. H. Grosor del parénquima esponjoso y grosor de la hoja. I. Grosor del parénquima en empalizada y grosor de la epidermis.

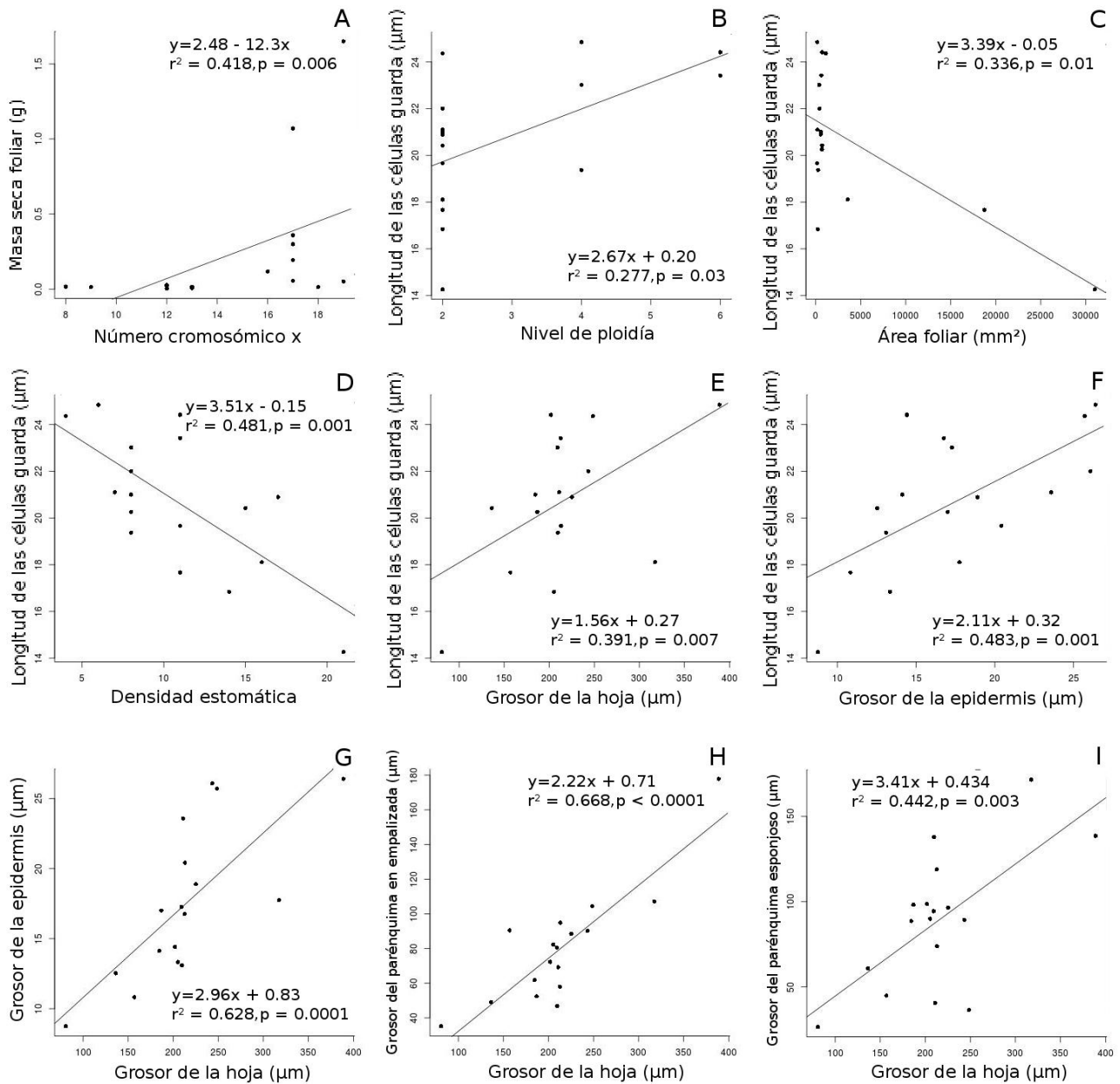


Figura 16. Regresiones lineales entre algunos caracteres para las tribus Heliantheae. A. Masa seca foliar y número cromosómico x. B. Longitud del estoma y nivel de ploidía. C. Longitud del estoma y área foliar. D. Longitud del estoma y densidad estomática. E. Longitud del estoma y grosor de la hoja. F. Longitud del estoma y grosor de la epidermis. G. Grosor de la hoja y grosor de la epidermis. H. Grosor del parénquima en empalizada y grosor de la hoja. I. Grosor del parénquima esponjoso y grosor de la hoja.



Cuadro 7. Comparación entre la ubicación de las especies en la REPSA con los resultados de las regresiones de algunos caracteres

Regresión	Borde		Interior	
	r <sup>2</sup>	P	r <sup>2</sup>	P
Longitud de estomas- Densidad estomática	0.135	0.110 ns	0.587	<0.0001
Grosor de la hoja- Grosor del parénquima esponjoso	0.180	0.062 ns	0.452	<0.0001
Grosor de la hoja- Longitud de estomas	0.037	0.411 ns	0.226	0.005
Longitud de estomas- Grosor de epidermis	0.013	0.631 ns	0.138	0.03
Área foliar- Número cromosómico x	0.060	0.323 ns	0.351	<0.0001
Masa seca- Número cromosómico x	0.061	0.320 ns	0.502	<0.0001

### Análisis de varianza

Los análisis de varianza revelaron que existen diferencias para algunos caracteres foliares y el número cromosómico con la posición en la comunidad (Figura 17), con las formas de crecimiento (Figura 18) y a nivel de las tribus (Figura 19, cuadro 8).

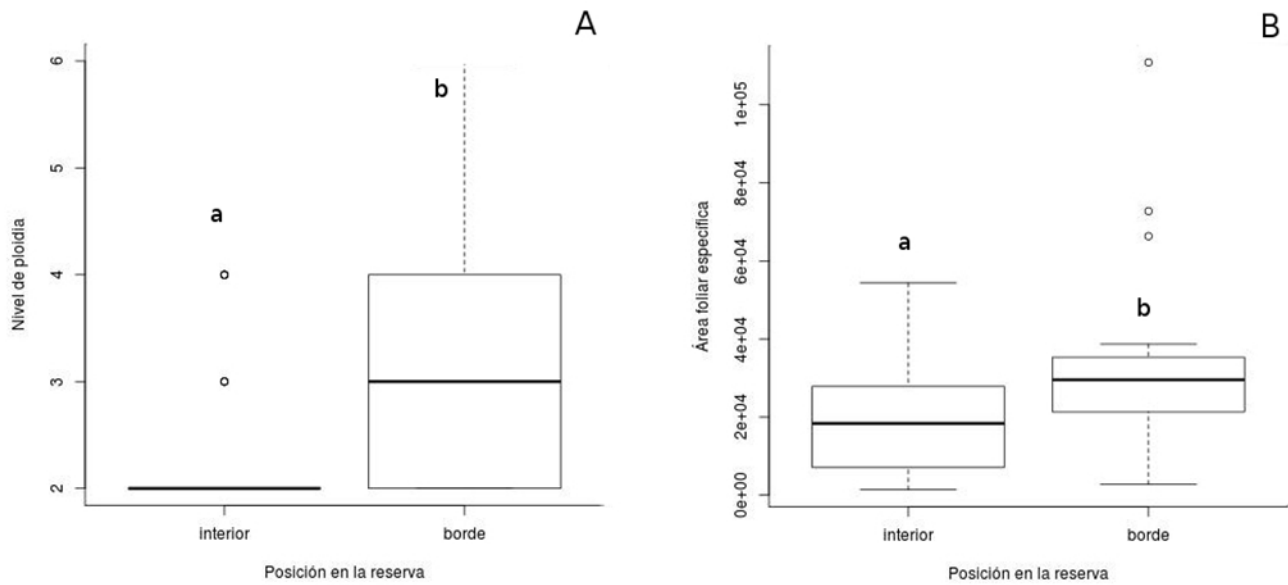


Figura 17. Comparación de medias para algunos caracteres por su ubicación en la REPSA. A. Nivel de ploidía. B. Área foliar específica. Letras minúsculas diferentes indican que hay diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) entre medias.

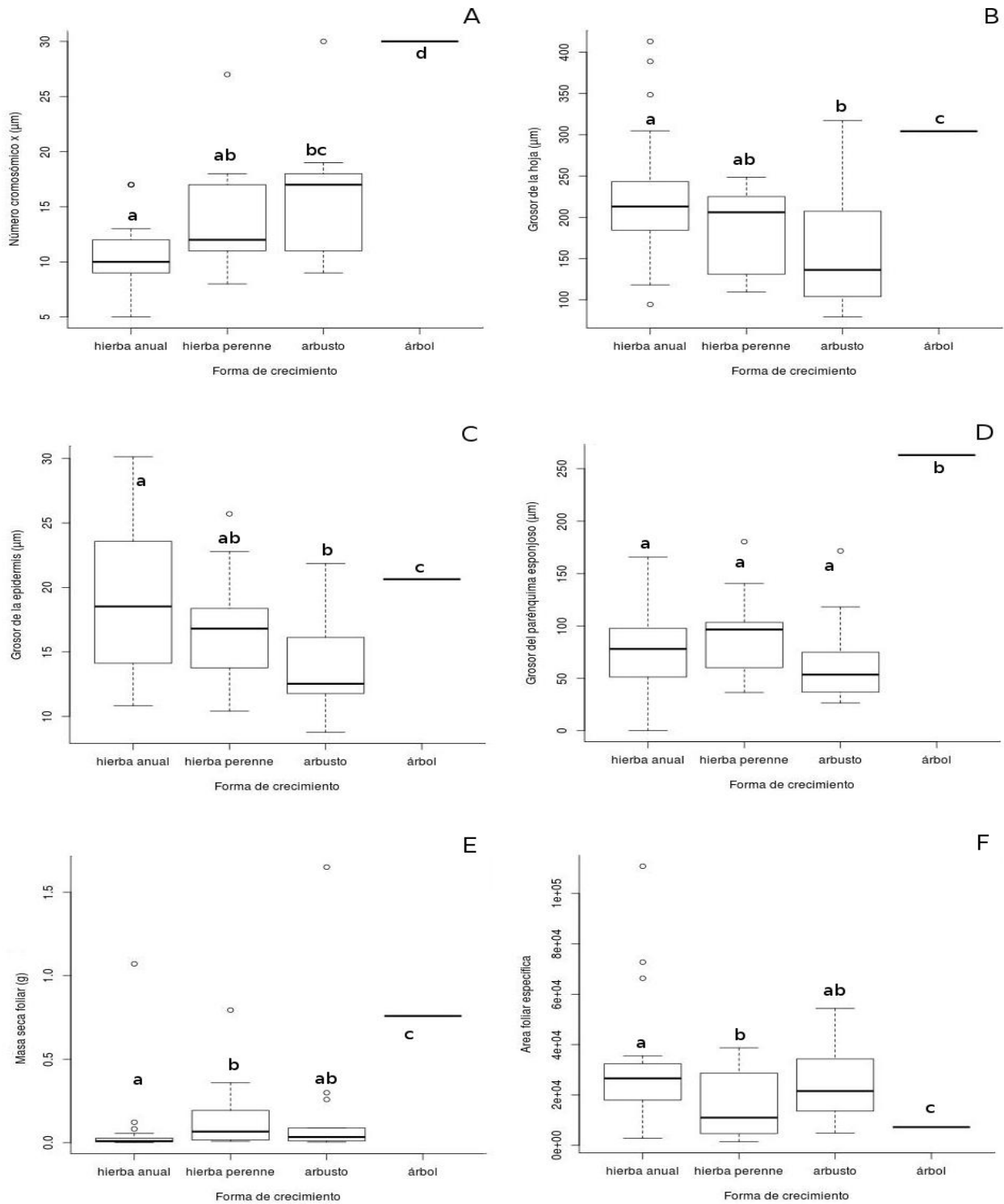


Figura 18. Comparación de medias para algunos caracteres por formas de crecimiento. A. Número cromosómico x. B. Grosor de la hoja. C. Grosor de la epidermis. D. Grosor del parénquima esponjoso. E. Masa seca foliar. F. Área foliar específica. Letras minúsculas diferentes indican que hay diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) entre formas de crecimiento.

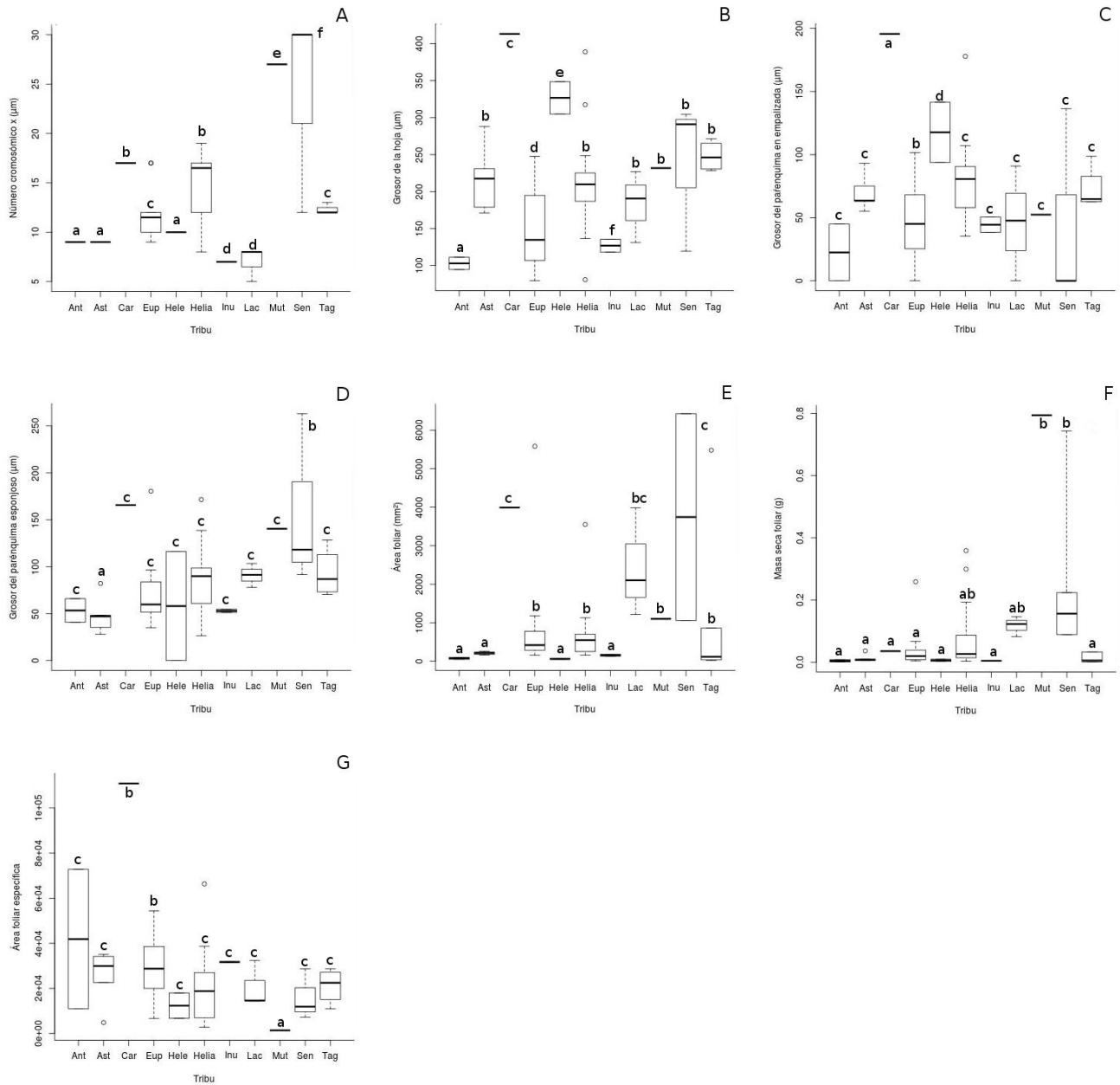


Figura 19. Comparación de medias para algunos caracteres entre tribus. A. Número cromosómico x. B. Grosor de la hoja. C. Grosor del parénquima en empalizada. D. Grosor del parénquima esponjoso. E. Área foliar. F. Masa seca foliar. G. Área foliar específica. Letras minúsculas diferentes indican que hay diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) entre tribus.

*Pruebas de señal filogenética y Contrastes Independientes de la Filogenia (CIF)*

Las pruebas de señal filogenética arrojaron que el grosor de la hoja ( $\lambda=1$ ), el número cromosómico  $x$  ( $\lambda=1$ ), el área foliar ( $\lambda=1$ ) y la masa seca ( $\lambda=1$ ) presentan una señal filogenética. Los resultados de los contrastes independientes de la filogenia se sintetizan en el cuadro 9.

Cuadro 8. Comparación por análisis de varianza (ANOVA) de algunos caracteres foliares entre su posición en la reserva, formas de crecimiento y tribu de las especies de Asteraceae de la REPSA.

Variable	Posición			Forma de crecimiento			Tribu		
	F	P	G.L.	F	P	G.L.	F	P	G.L.
Número cromosómico x	.	.	.	6.60	0.0008	44	7.38	<0.0001	37
Nivel de ploidía	8.29	0.006	46	.	.	.	.	.	.
Grosor de la hoja	.	.	.	3.40	0.02	48	3.80	0.001	41
Grosor de la epidermis	.	.	.	3.33	0.02	48	.	.	.
Grosor del parénquima en empalizada	.	.	.	3.27	0.04	44	2.91	0.008	36
Grosor del parénquima esponjoso	.	.	.	3.95	0.01	47	2.38	0.02	40
Área foliar	.	.	.	.	.	.	4.24	0.0004	41
Masa seca foliar	.	.	.	5.18	0.003	48	4.12	0.0005	41
Área foliar específica	7.95	0.006	46	3.25	0.02	48	2.19	0.03	41

Cuadro 9. Fracción de la varianza interespecífica ( $r^2$ ) que es explicada cuando se toma en cuenta la filogenia (Resultados de los Contrastes Independientes de la Filogenia)

	Número cromosómico x	Densidad estomática	Grosor de la hoja	Masa seca foliar
Longitud de las células guarda	ns	$r^2 = 0.221, F = 7.12, P = 0.013$	$r^2 = 0.164, F = 4.93, P = 0.035$	ns
Forma de crecimiento	$r^2 = 0.281, F = 8.62, P = 0.007$	ns	ns	ns
Área foliar	ns	ns	ns	$r^2 = 0.563, F = 32.22, P = 6.55 \times 10^{-6}$

## Discusión

### *Relación entre caracteres anatómicos y nivel de ploidía*

La relación encontrada en este estudio entre el AFE y el nivel de ploidía concuerda con los resultados reportados por Hull-Sanders et al. (2009) para *Solidago gigantea*, también de la familia Asteraceae. Esto puede explicarse como un efecto del aumento en el tamaño y grosor de las hojas, tal y como ha sido reportado por Vyas et al. (2007) para poliploides de *Phlox drummondii*.

Entre las numerosas modificaciones asociadas a la poliploidía el incremento en el tamaño celular ha sido de las mejor documentadas (Stebbins, 1950,1971; Stone, 1961; Przywara et al., 1988; Masterson, 1994; Bennett, 2004; De Oliveira et al., 2004; Hull-Sanders et al., 2009). La mayoría de los estudios se han llevado a cabo en series poliploides de plantas de la misma especie o en especies del mismo género (Stone, 1961; Przywara et al., 1988; Kudo y Kimura 2002; Hull-Sanders et al., 2009, Marciniuk et al., 2010) y los resultados obtenidos en estos trabajos se han utilizado para hacer inferencias a niveles taxonómicos más inclusivos, como familias (Stebbins, 1985; Masterson, 1994) o mayores, como el conjunto de las angiospermas. Pocos trabajos (Hodgson et al., 2010) han demostrado estadísticamente esta correlación a nivel de familia y niveles superiores. En la mayoría de los trabajos actuales se utiliza el contenido de ADN para hacer inferencias hacia otros caracteres citológicos de la planta, incluyendo el nivel de ploidía.

En este estudio se encontró que la relación entre la longitud de las células guarda y el nivel de ploidía se confirma dentro de la tribu Heliantheae, pero no para las demás tribus analizadas ni para la familia. Es posible que esta falta de relación sea un efecto del nivel taxonómico que se está observando. Una explicación alternativa es que a pesar de tener un origen poliploide (Gatt et al., 1999; Soto-Trejo et al., 2011), la mayor parte de las especies de Asteraceae presentes en la REPSA han experimentado procesos de diploidización que han llevado a reducciones en el número cromosómico



poliploide y han oscurecido el patrón de relación que se ha encontrado en otras familias de plantas (Bennett 2004).

#### *Relación entre caracteres anatómicos y números cromosómicos*

El caso de la relación entre el número cromosómicos y la longitud de las células guarda es muy similar al de la poliploidía, puesto que un aumento del nivel de ploidía implica necesariamente un aumento en el número de cromosomas de la planta. Varios estudios demuestran una relación entre número cromosómico y la longitud de las células guarda (Stone, 1961; Przywara et al., 1988; Kudo y Kimura 2002; Hull-Sanders et al., 2009, Marciniuk et al., 2010). Sin embargo, en este trabajo no se encontró dicha correlación. Es posible que la ausencia de la relación se deba a la heterogeneidad de la longitud de los estomas de las especies analizadas, que se suma a la variación en los números cromosómicos entre las especies y entre las tribus de Asteraceae, haciendo que el patrón de relación se vuelva insignificante.

Las correlaciones encontradas entre números cromosómicos y el área foliar, con la masa seca foliar y con el AFE para la familia indican que las especies con número cromosómico básico bajo tienden a tener hojas pequeñas y ligeras en comparación con las especies con número cromosómico básico más alto, que tienden a presentar hojas más grandes y pesadas. Los resultados obtenidos en este trabajo concuerdan parcialmente con los resultados de Hull-Sanders et al. (2009), puesto que se encontró la relación entre AFE que ellos reportan, pero la relación entre el número cromosómico y el área foliar en este trabajo difiere de lo registrado por ellos para *Solidago gigantea*.

Cuando se analizan por tribu estas asociaciones se observa que únicamente para la tribu Heliantheae existe una correlación alta y significativa entre el número cromosómico y la masa seca. Y que esta correlación es mayor que la encontrada para la familia ( $0.56 < 0.64$ ). Dentro de la tribu

Eupatorieae no se encontraron correlaciones significativas para esos caracteres foliares; sin embargo, se encontró que el número cromosómico básico predice cerca del 66% de la variación en el área foliar. Es posible que los patrones de relación que se observan dentro de las tribus para la masa seca y el área foliar se deban a la señal filogenética detectada para el número cromosómico básico, el área foliar y la masa seca. Dado que los tres caracteres presentan una fuerte señal filogenética, es posible que la relación entre éstos refleje el efecto de la historia de la familia.

Se detectó una señal filogenética en dos caracteres: la masa seca y el área foliar. Esta señal es indicativa de que las relaciones de parentesco entre las especies estudiadas tienen mayor peso sobre los caracteres que el ambiente en el que se encuentran las plantas. Los resultados de los análisis de contrastes independientes de la filogenia arrojaron que el porcentaje de variación en el área foliar que es explicado por la masa seca es menor cuando se toma en cuenta la filogenia que cuando se realiza una regresión lineal simple (56% y 75% respectivamente). Sin embargo, la presencia de señal filogenética en ambos caracteres y los resultados significativos de los contrastes indican que la distribución de los caracteres y la forma en la que éstos se relacionan entre sí no es independiente de la filogenia. Por lo tanto, lo más recomendable para este par de caracteres en la familia Asteraceae es realizar análisis que incluyan la filogenia.

#### *Importancia de los caracteres anatómicos*

La mayoría de las especies estudiadas presentan uno o varios rasgos que suelen considerarse típicos de plantas xerofitas, como hojas de tamaño pequeño (como en *Tagetes micrantha* o *Pectis prostrata*) o muy divididas (como en *Cosmos parviflorus*), la gran proporción de parénquima en empalizada presente en la hoja (hojas isobilaterales), la presencia de vainas vasculares en varias de las especies. Sin embargo, también se presentan caracteres mesomórficos, como la escasa pubescencia,

cutículas delgadas y estomas al mismo nivel que el resto de las células epidérmicas. La presencia de esta particular combinación de caracteres xeromórficos y mesomórficos en plantas de una localidad con las características climáticas de la REPSA, indican posiblemente las plantas de la reserva presentan adaptaciones a la escasez de agua en los tallos y/o raíces que en combinación con las adaptaciones de las hojas les permiten reducir la pérdida de agua. La estacionalidad de la reserva y el hecho de que la mayoría de las plantas herbáceas (anuales y perennes) crece en la época de lluvias, es otro factor a considerar; puesto que durante dicha época el estrés hídrico al que se encuentran sometidas las plantas es menor y por lo tanto las adaptaciones anatómicas que se requieren para enfrentar la sequía son diferentes a las de plantas de ambientes más secos.

#### *Relaciones entre caracteres anatómicos*

La correlación negativa entre la longitud de las células guarda y la densidad estomática para Asteraceae en la REPSA coincide con la tendencia encontrada para otras especies de diversas familias mediante métodos de estadística convencional (no filogenética) (Hetherington y Woodward, 2003; Pearce et al., 2006; Holland y Richardson, 2009; Camargo y Marengo, 2011). Las correlaciones por especie demuestran que en 13 especies la relación no es significativa (como en *Cirsium vulgare*) y en el resto de las especies es significativa con valores entre  $< 0.50$  (18 spp) y  $0.51-0.79$  (12 spp.) y sólo en siete especies con valores superiores a  $0.80$ , como en *Chromolaena pulchella*. Estos resultados sugieren que la relación entre longitud de las células guarda y densidad estomática es específica. Posiblemente las diferencias observadas en las correlaciones se deben a que cada especie mantiene un equilibrio entre el número y el tamaño de los estomas para hacer más eficiente su metabolismo.

Los análisis de contrastes independientes de la filogenia indican que la longitud de las células guarda explica 22% de la variación en la densidad estomática cuando se toma en cuenta la filogenia

del grupo. Al comparar estos resultados con los obtenidos mediante estadística convencional, el porcentaje de variación explicado es menor (22% y 44.9% respectivamente). Sin embargo, los resultados por especie y los contrastes independientes indican que la fuerza de esta relación es dependiente de la filogenia. Por lo cual, lo más conveniente es utilizar análisis estadísticos que incluyan la filogenia cuando se quiera analizar esta relación.

Las relaciones encontradas entre la longitud de las células guarda y el grosor de la epidermis, el grosor de los parénquimas (en empalizada y esponjoso) y el grosor de la hoja posiblemente tienen un sentido fisiológico ya que la longitud de las células guarda determina cuanto pueden abrirse los estomas, lo cual está directamente relacionado con el intercambio gaseoso. Por su parte, el grosor de la hoja está asociado a las estrategias de adquisición y uso de los recursos de la especie.

Los análisis de contrastes independientes de la filogenia arrojaron que la longitud de los estomas predice 16.4% de la variación en el grosor de la hoja. Este resultado es muy cercano al obtenido mediante estadística convencional (16.6%). Aún así, se sugiere que se tome en cuenta la filogenia al investigar esta relación.

La cantidad de luz absorbida por la hoja y la difusión del CO<sub>2</sub> a través de los tejidos foliares depende parcialmente del grosor de la hoja (Vile et al., 2005). Por lo tanto, el tamaño y número de estomas tiene que mantener una proporción adecuada con el grosor de la hoja para garantizar la eficiencia fotosintética de la planta. Los resultados obtenidos indican que esta proporción entre grosor de la hoja y longitud de las células guarda está ceñida a la filogenia de la familia.

La estrecha relación entre el grosor de la hoja y el grosor de los parénquimas era un resultado esperado, debido a que el grosor de la hoja está dado por la suma del grosor del parénquima esponjoso y el parénquima en empalizada. Sin embargo, se debe hacer notar que el grosor de la hoja presentó una asociación más fuerte con el grosor del parénquima en empalizada que con el grosor del

parénquima esponjoso, tanto a nivel de la familia como a nivel de tribu (Cuadros 2-4). La mayor proporción del parénquima en empalizada puede explicarse como una consecuencia del ambiente xérico (Esau 1976; Laskowski 2000).

Se considera que el parénquima en empalizada aporta mayor grosor a la hoja de lo que lo hace el parénquima esponjoso, posiblemente debido a que suele estructurarse en varios estratos de células que incrementan su grosor. También debe destacarse que en tribus como Astereae, Tageteae y Heliantheae, se tienen especies con parénquima en empalizada bien desarrollado y el parénquima esponjoso es escaso, pero rara vez ocurre lo contrario (como en algunas especies de la tribu Senecioneae).

#### *Ubicación en la REPSA*

Cuando se analizaron los resultados por posición en la reserva (borde o interior), se detectó que en las especies del borde no se presentan las relaciones entre números cromosómicos y caracteres foliares que se observan en las especies del interior de la reserva. Esto puede interpretarse desde un punto de vista fisiológico, ya que las especies que se encuentran en el borde de la reserva suelen estar más expuestas a la luz que las del interior. Es posible que las especies de borde hayan desarrollado estrategias de adquisición de recursos que les permiten aprovechar mejor la exposición a la luz y al mismo tiempo han tenido que adaptarse para disminuir la pérdida de agua por evapotranspiración.

Las especies de Asteraceae que se ubican en el borde son consideradas malezas y seis de esas especies han sido introducidas a la REPSA (Céspedes, 2010). Cinco de las seis especies introducidas son poliploides (tetraploides y hexaploides). Se ha postulado que la poliploidía puede estar asociada directamente con la invasividad de las malezas (Lee, 2002; Pandit et al., 2006). Las malezas y plantas

introducidas deben tener una mayor capacidad de adaptación al ambiente para sobrevivir, por lo cual han desarrollado estrategias fisiológicas que les permiten hacer más eficiente el uso de los recursos (Lee, 2002; Soltis et al., 2003; Pandit et al., 2006). Sus estrategias fisiológicas deben estar acompañadas de numerosas modificaciones en los órganos fotosintéticos, por lo cual los patrones de relación que aún se conservan en las plantas del interior de la reserva se han perdido en las plantas del borde, en favor de la colonización y expansión del hábitat. Las especies de Asteraceae de la REPSA que se ubican en el borde presentan comúnmente hojas simples, pequeñas, ligeras y suelen presentar tricomas; o bien sus hojas son compuestas, ligeras y delgadas. En contraste, en las especies del interior de la reserva las hojas son anchas, pesadas, gruesas y generalmente glabras.

#### *La forma de crecimiento y el número cromosómico*

Se esperaba encontrar que las hierbas perennes fueran poliploides o tuvieran números cromosómicos mayores que las hierbas anuales, tal como han postulado algunos autores (Stebbins 1938, 1971; Watanabe et al., 1999). En este estudio se encontró que a nivel de la familia, la forma de crecimiento está relacionada con el número cromosómico básico ( $x$ ). Sin embargo, no se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre las hierbas anuales y las perennes. A pesar de no haber encontrado diferencias entre hierbas anuales y perennes, sí se observa una tendencia a aumentar el número cromosómico  $x$  en el siguiente sentido: hierbas anuales > hierbas perennes > arbustos.

Los contrastes independientes indican que el número cromosómico puede predecir 28.1% de la variación en la forma de crecimiento. Sin embargo, este análisis no indica las tendencias de aumento o disminución del número cromosómico en las diferentes formas de crecimiento. Por lo tanto, únicamente puede afirmarse que la relación entre número cromosómico y forma de

crecimiento está afectada por la filogenia.

### *Relación entre forma de crecimiento y caracteres foliares*

Se esperaba que las hierbas presentaran estomas grandes, baja densidad estomática, hojas delgadas con mayor área foliar específica y menor cantidad de materia seca de la hoja que los arbustos y los árboles (Garnier et al., 1997; Beaulieu et al., 2008; Liu et al., 2008; Hodgson et al., 2010). Los resultados de este trabajo no corroboran el patrón propuesto por otros autores. Sin embargo, las observaciones realizadas indican que las hierbas anuales suelen tener mayor grosor de la hoja, así como mayor grosor de la epidermis y mayor grosor del parénquima en empalizada que los arbustos.

### *Señal filogenética*

De acuerdo a los resultados reportados por Hodgson et al. (2010) se esperaba encontrar una señal filogenética en el tamaño de las células guarda. No se encontró dicha relación para las especies estudiadas. La ausencia de señal filogenética puede deberse a que el tamaño de las células está más limitado por la función fisiológica que desempeñan y que es muy importante para que la planta mantenga la eficiencia en el uso de agua y la toma de recursos del ambiente. O puede deberse al efecto de excluir más del 50% de los datos comparativos en los análisis para lograr que los datos obtenidos se ajustaran a la filogenia de la familia.

Las pruebas de señal filogenética arrojaron que tres de los caracteres foliares estudiados presentan una fuerte señal filogenética: el grosor de la hoja, el área foliar y la masa seca. La presencia de la señal filogenética indica que:

- Un porcentaje de la variación en estos caracteres está determinada por las relaciones entre los

clados de Asteraceae

- La distribución de estos caracteres en el cladograma refleja una parte de la historia de la familia.
- Durante el estudio de estos caracteres y las relaciones que puedan tener con otros caracteres, debe tomarse en cuenta la filogenia.



## Conclusiones

La anatomía foliar de las especies estudiadas presenta algunas características típicas de plantas de ambientes secos, como el parénquima en empalizada muy desarrollado y la presencia de vainas vasculares.

Se reportan por primera vez las correlaciones entre nivel de ploidía y número cromosómico básico con el área foliar, la masa seca foliar y el AFE para cincuenta especies de Asteraceae en un ambiente xérico.

La relación entre números cromosómicos y nivel de ploidía con la longitud de las células guarda reportada por otros autores no se confirma para la familia. Sólo se confirma la relación entre longitud de las células guarda y el nivel de ploidía para las especies de la tribu Heliantheae.

La presencia de señal filogenética en algunos de los caracteres estudiados indica que el número cromosómico  $x$ , el área foliar, la masa seca y el grosor de la hoja deberían ser analizados utilizando métodos estadísticos filogenéticos.

Las relaciones entre número cromosómico  $x$  y forma de crecimiento; longitud de las células guarda y densidad estomática, longitud de las células guarda y grosor de la hoja y entre el área foliar y masa seca no son independientes de la filogenia de la familia. Por lo tanto, para futuros estudios de estos caracteres dentro de la familia Asteraceae se recomienda utilizar métodos estadísticos que incluyan la información filogenética.

Se requiere información más detallada de la filogenia de las Asteraceae (en especial incluyendo especies endémicas de México), para poder llevar a cabo más pruebas filogenéticas que confirmen los resultados obtenidos.

## Literatura citada

- Adedeji, O. y O. A. Jewoola. 2008. Importance of leaf epidermal characters in the Asteraceae family. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca* 36: 7-16.
- Beaulieu, J. M., I. J. Leitch y C. A. Knight. 2007. Genome size evolution in relation to leaf strategy and metabolic rates revisited. *Annals of Botany* 99: 495-505.
- Beaulieu, J. M., I. J. Leitch, S. Patel, A. Pendharkar y C. A. Knight. 2008. Genome size is a strong predictor of cell size and stomatal density in angiosperms. *New Phytologist* 179: 975-986.
- Beck, S. L., R. W. Dunlop y A. Fossey. 2003. Stomatal length and frequency as a measure of ploidy level in black wattle, *Acacia mearnsii* (de Wild). *Botanical Journal of the Linnean Society* 141: 177-181.
- Bennett, M. D., P. Bhandol y I. J. Leitch. 2000. Nuclear DNA amounts in Angiosperms and their modern uses: 807 new estimates. *Annals of Botany* 86: 859-909.
- Bennett, M. D. 2004. Perspectives on polyploidy plants -ancient and neo. *Biological Journal of the Linnean Society* 82: 411-423
- Blomberg, S. P., T. Garland Jr. y A. R. Ives. 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution* 57: 717-745.
- Bremer, K. 1987. Tribal interrelationship of the Asteraceae. *Cladistics* 3: 210-253.
- Bremer, K. 1994. *Asteraceae, cladistics and classification*. Timber Press. Portland, Oregon.
- Byrne, M., C. J. Nelson y D. Randall. 1981. Ploidy effects on anatomy and gas exchange of tall fescue leaves. *Plant Physiology* 68: 891-893.
- Camargo, M. A. y R. A. Marengo. 2011. Density, size and distribution of stomata in 35 rainforest tree species in Central Amazonia. *Acta Amazonica* 41: 205-212.
- Carlquist, S. 1957. *Anatomy of Guayana Mutisieae*. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 9:

441-476.

Carlquist, S. 1966. Wood anatomy of Compositae: a summary, with comments on factors controlling wood evolution. *Aliso* 6: 25-44.

Carr, G. D., R. M King, A. M. Powell y H. Robinson. 1999. Chromosome numbers in Compositae. XVIII. *American Journal of Botany* 86: 1003-1013.

Castillo-Argüero, S., Y. Martínez-Orea, M. A. Romero-Romero, P. Guadarrama-Chávez, O. Núñez-Castillo, I. Sánchez-Gallén, y J. A. Meave. 2007. La reserva ecológica del Pedregal de San Ángel: Aspectos florísticos y ecológicos. Secretaria Ejecutiva de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel de Ciudad Universitaria. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.

Castillo-Argüero, S., Y. Martínez-Orea, J. A. Meave, M. Hernández-Apolinar, O. Núñez-Castillo, G. Santibañez-Andrade y P. Guadarrama-Chavez. 2009. Flora: susceptibilidad de la comunidad a la invasión de malezas nativas y exóticas. En: Lot A. y Z. Cano-Santana. Biodiversidad del ecosistema del Pedregal de San Angel. 107-134. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.

Castillo-Argüero, S., G. Montes-Cartas, M. A. Romero-Romero, Y. Martínez-Orea, P. Guadarrama-Chávez, I. Sánchez-Gallén y O. Núñez-Castillo. 2004. Dinámica y conservación de la flora del matorral xerófilo de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Angel (D.F.) México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 74: 51-75.

Castro-Díez, P., J. P. Puyravau y J. H. C. Cornelissen. 2000. Leaf structure and anatomy as related to leaf mass per area variation in seedlings of a wide range of woody plant species and types. *Oecologia* 124: 476-486.

Céspedes, C. L. A. 2010. Riqueza florística de Asteraceae en los fragmentos de vegetación de la

Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, México D.F. Tesis Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.

- De Oliveira, V. M., E. R. Forni-Martins, P. M. Magalhaes y M. N. Alves. 2004. Chromosomal and morphological studies of diploid and polyploid cytotypes of *Stevia rebaudiana* (Bertoni) Bertoni (Eupatorieae, Asteraceae). *Genetics and Molecular Biology* 27: 215-222.
- Eastman, J. M y A. Storfer. 2011. Correlations of life-history and distributional range variation with salamander diversification rates: Evidence for species selection. *Systematic Biology* 60: 503-518.
- Esau, K. 1976. Anatomía vegetal. Ediciones OMEGA, Barcelona.
- Fay, M. F., R. S. Cowan y I. J. Leitch. 2005. The effects of nuclear DNA content (C-Value) on the quality and utility of AFLP fingerprints. *Annals of Botany* 95: 237-246.
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist* 125: 1-15.
- Figuroa-Castro, D. M., Z. Cano-Santana y E. Camacho-Castillo. 1998. Producción de estructuras reproductivas y fenología reproductiva de cinco especies de compuestas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 63: 67-74.
- Funk, V. A., R. J. Bayer, S. Keeley, R. Chan, L. Watson, B. Gemeinholzer, E. Schilling, J. L. Panero, B. G. Baldwin, N. Garcia-Jacas, A. Susanna y R. K. Jansen. 2005. Everywhere but Antarctica: Using a supertree to understand the diversity and distribution of the Compositae. *Biologiske Skrifter*. 55: 343-374.
- Funk, V. A., A. Susanna, T. F. Stuessy y H. Robinson. 2009. Classification of Compositae. En: Funk V. A., A. Susanna, T. F. Stuessy y R.J. Bayer (Eds.). *Systematics, evolution, and biogeography of Compositae*. 171–192. Sheridan Books, Inc., AnnArbor. Michigan.
- Garnier, E. y G. Laurent. 1994. Leaf anatomy, specific mass and water content in congeneric annual

and perennial grass species. *New Phytologist* 128: 725-736.

Garnier, E., P. Cordonnier, J. L. Guillermin y L. Sonié. 1997. Specific leaf area and leaf nitrogen concentration in annual and perennial grass species growing in Mediterranean old-fields. *Oecologia* 111: 490-498.

Garnier, E., B. Shipley, C. Roumet y G. Laurent. 2001. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology* 15: 688-695.

Gatt, M., K. Hammett y B. Murray. 1999. Confirmation of ancient polyploidy in *Dahlia* (Asteraceae) species using genomic in situ hybridization. *Annals of Botany* 84: 39-48.

Guerra, M. 2008. Chromosome numbers in plant cytotaxonomy: concepts and implications. *Cytogenetic and Genome Research* 120: 339-350.

Grotkopp, E., M. Rejmanek, M. J. Sanderson y T. L. Rost. 2004. Evolution of genome size in pines (*Pinus*) and its life history correlates: supertree analyses. *Evolution* 58: 1705-1729.

Hetherington, A. M. y F. I Woodward. 2003. The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature* 424: 901-908.

Hickey, M. y C. King. 2000. *The Cambridge illustrated glossary of botanical terms*. Cambridge University Press. Cambridge.

Hodgson, J. G., M. Sharafi, A. Jalili, S. Díaz, G. Montserrat-Martí, C. Palmer, B. Cerabolini, S. Pierce, B. Hamzehee, Y. Asri, Z. Jamzad, P. Wilson, J. A. Raven, S. R. Band, S. Basconcelo, A. Bogard, G. Charter, M. Charles, P. Castro-Díez, J. H. C. Cornelissen, G. Funes, G. Jones, M. Khoshnevis, N. Pérez-Harguindeguy, M. C. Pérez-Rontomé, F. A. Shirvany, F. Vendramini, S. Yazdani, R. Abbas-Azimi, S. Boustani, M. Dehghan, J. Guerrero-Campo, A. Hynd, E. Kowsary, F. Kazemi-Saeed, B. Siavash, P. Villar-Salvador, R. Craigie, A. Naqinezhad, A. Romo-Díez, L. de Torres Espuny y E. Simmons. 2010. Stomatal vs genome size in angiosperms: the somatic tail wagging the

genomic dog? *Annals of Botany* 105: 573-584.

Holland, N. y A. D. Richardson. 2009. Stomatal length correlates with elevation of growth in four temperate species. *Journal of Sustainable Forestry* 28: 63-73.

Hull-Sanders, H., R. H. Johnson, H. A. Owen y G. A. Meyer. 2009. Effects of polyploidy on secondary chemistry physiology and performance of native and invasive genotypes of *Solidago gigantea* (Asteraceae). *American Journal of Botany* 96: 762-770.

Jackson, R.C.1971. The karyotype in systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2: 327-368

Johansen, D. A. 1940. *Plant microtechnique*. McGraw Hill. Michigan.

Judd, W. S., C. S. Campbell, E. A. Kellogg, P. F. Stevens y M. J. Donoghue. 2002. *Plant Systematics: A Phylogenetic Approach*. Sinauer. Sunderland.

Knight, C. A y J. M. Beaulieu. 2008. Genome size scaling through phenotype space. *Annals of Botany* 101: 759-766.

Kudo, N. y Y. Kimura 2002. Nuclear DNA endoduplication during petal development in cabbage: relationship between ploidy levels and cell size. *Journal of Experimental Botany* 53: 1017-1023.

Laskowski, L. E. 2000. Características anatómicas de la hoja y el tallo del semeruco (*Malpighia emarginata* DC) cultivado en dos localidades del estado Lara. *Bioagro* 12: 33-40.

Leitch, I y M. D. Bennett. 1997. Polyploidy in angiosperms. *Trends in Plant Science* 2: 470-476.

Lee, C. 2002. Evolutionary genetics of invasive species. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 386-391

Liu, J., D, Zeng, D. K. Lee, Z. Fan y L. Zhong. 2008. Leaf traits and their interrelationship of 23 plant species in southeast of Keerqin sandy Lands, China. *Frontiers of Biology in China* 3: 332-337.

Maddison, W. P. and D.R. Maddison. 2011. *Mesquite: a modular system for evolutionary analysis*.

Version 2.75. <http://mesquiteproject.org>

- Masterson, J. 1994. Stomatal size in fossil plants: evidence for polyploidy in majority of Angiosperms. *Science* 264: 421-424.
- Media Cybernetics. 2006. Image-Pro Plus. Versión 6..0.346 para Windows 2000/XP Professional.
- Metcalfe, C. y L. Chalk. 1979. *Anatomy of the dicotyledons*. 2nd edition. Oxford University Press. Oxford.
- Milán, P., A. H. Hayashi y B. Appezzato-da-Glória. 2006. Comparative leaf morphology and anatomy of three Asteraceae species. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 49: 135-144.
- Mishra, M. K. 1997. Stomatal characteristics at different ploidy levels in *Coffea* L. *Annals of Botany* 80: 689-692.
- Miyasawa, S., N. J. Livingston y D. H. Turpin. 2006. Stomatal development in new leaves is related to the stomatal conductance of mature leaves in poplar (*Populus trichocarpa* x *P. deltoides*). *Journal of Experimental Botany* 57: 373-380.
- Münkemüller, T., S. Lavergne, B. Bzeznik, S. Dray, T. Jombart, K. Schifffers y W. Thuiller. 2012. How to measure and test phylogenetic signal. *Methods in Ecology and Evolution* 3: 743–756.
- Orme, D., R. Freckleton, G. Thomas, T. Petzoldt, S. Fritz, N. Isaac y W. Pearse. 2012. Caper: Comparative Analyses of Phylogenetics and Evolution in R. R package version 0.5. <http://CRAN.R-project.org/package=caper>
- Pagel, M. 1999. Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature* 401: 877-884
- Pandit, M. K., H. T. W. Tan y M. S. Bisht. 2006. Poliploidy in invasive plant species of Singapore. *Botanical Journal of the Linnean Society* 151: 395-403.
- Panero, J. L. y V. A. Funk. 2002. Toward a phylogenetic subfamilial classification for the Compositae (Asteraceae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 115: 760-773.

- Pearce, D. W., S. Millard, D. F. Bray y S. B. Rood. 2006. Stomatal characteristics of riparian poplar species in a semi-arid environment. *Tree Physiology* 26:211-218.
- Perreta, M. G. y A. C. Vegetti. 2005. Patrones estructurales en las plantas vasculares: una revisión. *Gayana Botanica* 62: 9-19.
- Poorter, H., U. Niinemets, L. Poorter, I. J. Wright y R. Villar. 2009. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist* 182: 565-588.
- Przywara, L., K. K. Pandey y P. M. Sanders. 1988. Length of stomata as an indicator of ploidy level in *Actindia deliciosa*. *New Zealand Journal of Botany* 26: 179-182.
- Raunkiaer, C. 1934. The life forms of plants and statistical plant geography. Clarendon Press, Oxford.
- Rawson, H. M. y C. L. Craven. 1975. Stomatal development during leaf expansion in tobacco and sunflower. *Australian Journal of Botany* 23: 253-261.
- Rivera, P. 2010. El aparato estomático de Asteraceae en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.
- Rivera, P., J. L. Villaseñor y T. Terrazas. 2013. El aparato estomático de Asteraceae y su relación con el aumento de CO<sub>2</sub> atmosférico en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 84: 499-508.
- Ruzin, E.S. 1999. Plant microtechnique and microscopy. Oxford University Press, Nueva York
- R Development Core Team. 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, <http://www.R-project.org/>.
- Rezende, E. L y T Garland Jr. 2003. Comparaciones interespecíficas y métodos estadísticos filogenéticos. En: Bozinovic F (ed). *Fisiología ecológica y evolutiva. Teoría y casos de estudio en*



- animales. 79–98. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago.
- Rzedowski, J. 1954. Vegetación del Pedregal de San Ángel (Distrito Federal, México). Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas (Instituto Politécnico Nacional). México 8: 59-129.
- Sax, K. y H. J. Sax. 1937. Stomata size and distribution in diploid and polyploid plants. Journal of the Arnold Arboretum 18: 164:172.
- Soltis, D. E., P. S. Soltis, M. D. Bennett e I. J. Leitch. 2003. Evolution of genome size in the angiosperms. American Journal of Botany 90: 1596-1603.
- Soto-Trejo, F. 2007. Poliploidia en las Asteraceae en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Angel, Mexico, D.F. Tesis de Maestría, Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Soto-Trejo, F., G. Palomino y J. L. Villaseñor. 2011. Números cromosómicos de Asteraceae de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA), México, Distrito Federal. Revista Mexicana de Biodiversidad 82: 383-393.
- Stebbins, G. L. 1938. Cytological characteristics associated to different growth habits in dicotyledons. American Journal of Botany 25: 189-198.
- Stebbins, G.L. 1950. Variation and evolution in plants. Columbia University Press. Nueva York.
- Stebbins, G.L. 1971. Chromosomal evolution in higher plants. Addison-Wesley Publishing Company. Londres.
- Stebbins, G.L. 1985. Polyploidy, hibridization and the invasion of new habitats. Annals of the Missouri Botanical Garden 72: 824-832.
- Stone, D. E. 1961. Ploidal level and stomatal size in the american hickories. Brittonia 13: 293-302.
- Strother, J. L. y J. L. Panero. 2001. Chromosome studies: Mexican Compositae. American Journal of Botany 88: 499-502.

- Torices, R. 2010. Adding time-calibrated branch lengths to the Asteraceae supertree. *Journal of Systematics and Evolution* 48: 271-278.
- Turner, B. L. y G. L. Nesom. 1998. Biogeografía, diversidad y situación de peligro o amenaza de Asteraceae de México. En Ramamoorthy T. P, R. Bye, A. Lott y J. Fa (eds.). *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución*. 545-561. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.
- UNAM. 2005. Acuerdo por el que se reazonifica, delimita e incrementa la zona de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel de Ciudad Universitaria. *Gaceta UNAM* 2 junio 2005: 20-21.
- Valiente-Banuet, A. y E. De Luna. 1990. Una lista florística actualizada para la Reserva del Pedregal de San Angel México D.F. *Acta Botanica Mexicana* 9: 13-30.
- Vázquez-Sánchez, M., T. Terrazas y S. Arias. 2012. El hábito y la forma de crecimiento en la tribu Cacteeae (Cactaceae, Cactoideae). *Botanical Sciences* 90: 97-108.
- Vile, D., E. Garnier, B. Shipley, G. Laurent, M.L. Navas, C. Roumet, S. Lavorel, S. Díaz, J.G. Hodgson , F. Lloret, G.F. Midgley, H. Poorter, M.C. Rutherford, P.J. Wilson y I.J. Wright. 2005. Specific leaf area and dry matter content estimate thickness in laminar leaves. *Annals of Botany* 96: 1129-1136.
- Villaseñor, J. L. 2003. Diversidad y distribución de las Magnoliophyta de México. *Interciencia* 28: 160-167.
- Villaseñor, J. L. 2004. Los géneros de plantas vasculares de la flora de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 75: 105-135.
- Vyas, P., M. S. Bisht, S. I. Miyasawa, S. Yano, K. Noguchi, I Terashima, y S. Funayama-Noguchi. 2007. Effects of polyploidy on photosythetic properties and anatomy in leaves of *Phlox drummondii*. *Funtional Plant Biology* 34: 673-682.

Watanabe, K. 2008. Index to chromosome numbers in Asteraceae.

[www.asteraceae.cla.kabe.u.ac.jp/index.html](http://www.asteraceae.cla.kabe.u.ac.jp/index.html).

Watanabe, K., T. Yahara, T. Denda y K. Kosuge. 1999. Chromosomal evolution in the genus

*Brachyscome* (Asteraceae, Astereae): Statistical test regarding correlation between changes in karyotype and habit using phylogenetic information. *Journal of Plant Research* 112: 145-161.

**Apéndice.** Ejemplares de herbario utilizados en este estudio (todos ellos depositados en el Herbario Nacional de México (MEXU) Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.

*Acmella repens* (Walter) Rich.: O. Hinojosa 519.  
*Acourtia cordata* (Cerv.) B. L. Turner.: O. Hinojosa 442.  
*Ageratina adenophora* (Spreng.) R.M. King & H. Rob.: O. Hinojosa 563.  
*Ageratina cylindrica* (McVaugh) R.M. King & H. Rob.: O. Hinojosa 500.  
*Ageratina deltoidea* (Jacq.) R.M. King & H. Rob.: O. Hinojosa 499.  
*Ambrosia psilostachya* DC.: O. Hinojosa 507.  
*Artemisia ludoviciana* Nutt.: O. Hinojosa 443  
*Baccharis salicifolia* (Ruiz & Pav.) Pers.: O. Hinojosa 438.  
*Barkleyanthus salicifolius* (Kunth) H. Rob. & Brettell.: F. Soto 85.  
*Bidens odorata* Cav.: O. Hinojosa 518.  
*Bidens pilosa* L.: O. Hinojosa 503.  
*Brickellia secundiflora* (Lag.) A. Gray.: O. Hinojosa 555.  
*Brickellia veronicifolia* (Kunth) A. Gray. O. Hinojosa 497.  
*Chromolaena pulchella* (Kunth) R.M. King & H. Rob.: O. Hinojosa 559.  
*Cirsium vulgare* (Savi) Ten.: O. Hinojosa 506.  
*Conyza bonariensis* (L.) Cronquist.: O. Hinojosa 71, 477.  
*Conyza canadensis* (L.) Cronquist.: O. Hinojosa 740.  
*Conyza coronopifolia* Kunth.: O. Hinojosa 739.  
*Cosmos parviflorus* (Jacq.) Pers.: O. Hinojosa 439.  
*Cotula australis* (Sieber ex Spreng.) Hook. f.: O. Hinojosa 476.  
*Dahlia coccinea* Cav.: O. Hinojosa 446.  
*Dyssodia papposa* (Vent.) A.S. Hitchc.: L. Céspedes 206, O. Hinojosa 471.  
*Fleischmannia pycnocephala* (Less.) R.M. King & H. Rob.: O. Hinojosa 554.  
*Florestina pedata* (Cav.) Cass.: L. Céspedes 203, O. Hinojosa 470.  
*Galinsoga parviflora* Cav.: O. Hinojosa 475.  
*Heterosperma pinnatum* Cav.: O. Hinojosa 515.  
*Jaegeria hirta* (Lag.) Less.: O. Hinojosa 372; F. Soto 176.  
*Laennecia sophiifolia* (Kunth) G.L. Nesom.: O. Hinojosa 222  
*Lagascea rigida* (Cav.) Stuessy.: O. Hinojosa 483.  
*Montanoa grandiflora* DC.: L. Céspedes 607; O. Hinojosa 436.  
*Montanoa tomentosa* Cerv.: O. Hinojosa 369, F. Soto 593.  
*Pectis prostrata* Cav.: O. Hinojosa 524.  
*Picris echioides* L.: O. Hinojosa 478.  
*Piqueria trinervia* Cav.: O. Hinojosa 216.  
*Pittocaulon praecox* (Cav.) H. Rob. & Brettell.: O. Hinojosa 505.  
*Pseudognaphalium semilanatum* (DC.) Anderb.: O. Hinojosa 516.  
*Pseudognaphalium viscosum* (Kunth) Anderb.: O. Hinojosa 504.  
*Roldana lobata* La Llave: O. Hinojosa 448.  
*Schkuhria pinnata* (Lam.) Kuntze ex Thell.: O. Hinojosa 469.  
*Sonchus oleraceus* L.: O. Hinojosa 456.  
*Simsia amplexicaulis* (Cav.) Pers.: O. Hinojosa 473.  
*Stevia micrantha* Lag.: O. Hinojosa 527.

*Stevia organoides* Kunth.: L. Céspedes 668; O. Hinojosa 523.  
*Stevia salicifolia* Cav.: L. Céspedes 638, O. Hinojosa 498.  
*Stevia tomentosa* Kunth.: O. Hinojosa 433  
*Tagetes micrantha* Cav.: O. Hinojosa 434.  
*Tagetes tenuifolia* Cav.: O. Hinojosa 474  
*Taraxacum officinale* G. H. Weber ex Wigg.: O. Hinojosa 525  
*Tithonia tubiformis* (Jacq.) Cass.: O. Hinojosa 444  
*Verbesina virgata* Cav.: O. Hinojosa 437.  
*Viguiera excelsa* (Willd.) Benth. et Hook. f.: O. Hinojosa 370.  
*Zinnia peruviana* (L.) L.: O. Hinojosa 508.