



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE BIOLOGÍA
BIOLOGÍA SISTEMÁTICA

**Análisis de la Arquitectura foliar de la tribu Senecioneae (Asteraceae)
de México y su significado filogenético**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
DOCTORA EN CIENCIAS

PRESENTA:

ALICIA ROJAS LEAL

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. JOSÉ LUIS VILLASEÑOR RÍOS
INSTITUTO DE BIOLOGÍA

COMITÉ TUTOR: DRA. TERESA MARGARITA TERRAZAS SALGADO
INSTITUTO DE BIOLOGÍA

DR. SERGIO RAFAEL SILVESTRE CEVALLOS FERRIZ
INSTITUTO DE GEOLOGÍA

MÉXICO, D.F.

ABRIL, 2014

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

Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 10 de junio de 2013, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTORA EN CIENCIAS** de la alumna **ROJAS LEAL ALICIA** con número de cuenta **81201990** con la tesis titulada: **"ANÁLISIS DE LA ARQUITECTURA FOLIAR DE LA TRIBU SENECEAE (ASTERACEAE) DE MÉXICO Y SU SIGNIFICADO FILOGENÉTICO"**, realizada bajo la dirección del **DR. JOSE LUIS VILLASEÑOR RÍOS**:

Presidente:	DRA. ROSAURA GREYER GONZÁLEZ
Vocal:	DRA. SONIA VÁZQUEZ SANTANA
Secretario:	DRA. TERESA MARGARITA TERRAZAS SALGADO
Suplente:	DRA. MARIA HILDA FLORES OLVERA
Suplente	DR. CARLOS JAVIER GARCÍA CRUZ

El Comité Académico, aprobó que la integración del jurado se realizara a solicitud del alumno, con cinco **sinodales**, con base en lo establecido en el Artículo 31 y acogiéndose al artículo **QUINTO TRANSITORIO**, del Reglamento General de Estudios de Posgrado vigente.

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a 31 de marzo de 2014.

M. del Coro Arizmendi

DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA



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

RECONOCIMIENTOS

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) por la oportunidad otorgada para cursar mis estudios de doctorado.

Dichos estudios y el desarrollo del presente manuscrito fueron posibles gracias al apoyo financiero (No. 194208) que me otorgó el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT).

De manera especial agradezco el apoyo, disposición y orientación durante el desarrollo de esta tesis a los miembros del Comité Tutorial: Dr. José Luis Villaseñor Ríos (Director de tesis), Instituto de Biología, UNAM, Dra. Teresa Terrazas Salgado, Instituto de Biología, UNAM y al Dr. Sergio R. Cevallos Ferriz, Instituto de Geología, UNAM.

AGRADECIMIENTOS

Al Instituto de Biología de la UNAM, en particular al Laboratorio de Taxonomía de Compuestas.

Al Laboratorio de Apoyo a la Investigación del Jardín Botánico de la UNAM, por las facilidades otorgadas para la ejecución del trabajo.

Al Dr. José Luis Villaseñor por aceptar la dirección de este proyecto y por todo el apoyo logístico y materiales necesarios para la realización del mismo. Pero sobre todo agradezco su gran calidad humana, su disposición de ayuda y la enorme paciencia mostrada ante todas las vicisitudes que se presentaron a lo largo de estos años.

A los miembros del Comité Tutorial: la Dra. Teresa Terrazas y el Dr. Sergio Cevallos por todo el apoyo brindado y sus comentarios durante los tutorales. En especial agradezco a la Dra. Teresa Terrazas por su buena disposición a escucharme y ayudarme para que este trabajo llegara a buen término.

A la Dra. Rebeca Aguirre Hernández de la Facultad de Medicina, UNAM, por su ayuda en el análisis estadístico de los resultados. A Julio César Montero, del Instituto de Biología, UNAM, por su apoyo en la edición de las imágenes. Al Biól. Miguel Ángel Melgoza y al M. en C. Juan Martínez por su apoyo durante la colecta de material en la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca en el estado de Michoacán.

A los miembros del jurado: Dra. Teresa Terrazas Salgado, Dra. Rosaura Grether González, Dra. Sonia Vázquez Santana, Dra. María Hilda Flores Olvera y Dr. Carlos Javier García Cruz por sus atinados comentarios y sugerencias que ayudaron a enriquecer este trabajo.

A mis padres Rodrigo† y Matilde, por creer en esta gran empresa que emprendí.

A mis hermanos Rosalba, Ricardo, Rodrigo, Eduardo y Julio, por todo el apoyo brindado.

Al Biól. Enrique Ortiz Bermúdez por su ayuda y apoyo para consultar la base de datos de Asteraceae y por esas amigables charlas.

A Rocío González Acosta, Auxiliar de Posgrado del Instituto de Biología por su amable atención y ayuda en todo lo relacionado con los trámites del Posgrado.

A los buenos amigos que me acompañaron durante esta larga jornada: Lourdes Carmona, Concepción Guzmán, Estela Sandoval, Salvador Arias, Bárbara Estrada, Gabriel Olalde, Rosario Redonda, Miguel Ángel Avendaño y Laura López. Gracias por su amistad incondicional y por todo el apoyo brindado.

CONTENIDO

RESUMEN.....	1
ABSTRACT.....	3
CAPÍTULO 1	
Introducción general.....	6
A. Características de la tribu Senecioneae.....	7
B. Importancia de la arquitectura foliar para la identificación de especies.....	8
Literatura citada.....	9
CAPÍTULO 2	
Variación morfológica de las hojas de <i>Telanthophora</i> (Senecioneae: Asteraceae) a lo largo de un gradiente altitudinal	
Resumen.....	12
Introducción.....	12
Materiales y métodos.....	13
Resultados	
A. Análisis estadístico.....	14
B. Análisis multinomial logístico.....	17
Discusión.....	21
Literatura citada.....	23
CAPÍTULO 3	
Desarrollo del patrón de venación en cuatro especies de la tribu Senecioneae (Asteraceae)	
Resumen.....	28
Introducción.....	29
Materiales y métodos.....	30
Resultados	
<i>Packera sanguisorbae</i>	31
<i>Psacalium peltatum</i>	32
<i>Roldana angulifolia</i>	34
<i>Roldana lineolata</i>	36
Discusión.....	37
Literatura citada.....	42

CAPÍTULO 4

Foliar architecture in Senecioneae (Asteraceae)

Abstract.....	55
Introduction.....	55
Materials and methods.....	57
Results.....	57
Discussion.....	67
Literature cited.....	72

CAPÍTULO 5

Relaciones filogenéticas y evolución de caracteres estructurales en Senecioneae (Asteraceae) de México

Introducción.....	88
Materiales y métodos.....	89
Resultados.....	91
Discusión.....	96
Literatura citada.....	106

CAPÍTULO 6

Conclusiones generales.....	122
-----------------------------	-----

ÍNDICE DE FIGURAS

CAPÍTULO 2

Figura 2.1. Diagramas de caja que representan cada tipo de margen observado en el género *Telanthophora*, mostrando su intervalo de distribución altitudinal y la distribución altitudinal y la altitud promedio donde se localiza un tipo de margen particular. La línea es para contrastar la tendencia de ocurrencia de márgenes lobulados a bajas altitudes y de entero a serrado hacia altitudes mayores..... 15

Figura 2.2. Diagramas de caja que representan cada forma observada en el género *Telanthophora*, mostrando su intervalo de distribución altitudinal y la altitud promedio donde se localiza una forma de hoja particular. La línea es para contrastar la tendencia de ocurrencia de las especies con formas de hoja estrecha a mayor altitud y formas de hojas más amplias hacia menor altitud..... 17

Figura 2.3. Aumento en la probabilidad de ocurrencia de márgenes lobulados a bajas altitudes, disminuyendo su probabilidad de presencia en mayores altitudes. Un efecto inverso se presenta en márgenes enteros a serrados, donde su probabilidad de ocurrencia aumenta a altitudes mayores..... 19

Figura 2.4. Aumento en la probabilidad de ocurrencia de hojas con formas ovada y obovada y obovada a bajas altitudes, disminuyendo su probabilidad de ocurrencia a mayores altitudes. El efecto inverso se presenta en hojas elípticas, oblanceoladas y oblongas donde su probabilidad de ocurrencia aumenta a altitudes mayores..... 21

Figura 2.5. Forma de la hoja y grado de división de la lámina en *Telanthophora*. **A.** *T. grandifolia* (Martínez 1690), margen lobado, lámina pinnatisecta. **B.** *T. grandifolia* (Meave 1573), margen lobado, lámina pinnatilobada. **C.** *T. grandifolia* (Medina 136), margen dentado, lámina no dividida. **D.** *T. grandifolia* (Martínez 18717), margen entero, lámina no dividida. **E.** *T. grandifolia* (Durán 169), margen entero, lámina no dividida. **F.** *T. usphantanensis* (Boyle 707), margen denticulado, lámina no dividida. Escala en centímetros..... 26

CAPÍTULO 3

Figura 3.1 (Fig. 1 de artículo). Hojas aclaradas donde se muestra por etapa el desarrollo de las hojas de (A) *Packera sanguisorbae* y (B) *Psacalium peltatum*. Las letras minúsculas indican las distintas etapas del desarrollo (ver cuadro 2). En el extremo superior izquierdo se muestran las primeras etapas del desarrollo a mayor aumento. Escalas Aa = 5 mm; Ab = 1 mm; Ba, b = 1 mm..... 49

Figura 3.2 (Fig. 2 de artículo). Dibujos de las venas de órdenes superiores y el margen. A, B. <i>Packera sanguisorbae</i> . C, D. <i>Psacalium peltatum</i> . Los números indican los órdenes de venas, d = dientes.....	50
Figura 3.3 (Fig. 3 de artículo). Vascularización de los dientes. A. <i>Psacalium peltatum</i> , lámina de 0.4 cm de longitud, hidátodo en el lóbulo mostrando la terminación vascular de la vena primaria y los poros de gutación (flechas). B-F. <i>Roldana angulifolia</i> . B. Lámina de 1.6 cm, vena de quinto orden dirigiéndose al diente (flecha). C. Lámina de 1.6 cm, venas de quinto orden laterales (flechas) confluyendo con la vena central. D. Lámina de 2.2 cm, en las isletas formadas por las venas laterales inicia la formación de un retículo de venas laterales (flecha). E. Lámina de 3.6 cm, formación de retículo de venas de sexto orden (flecha); junto se observa el origen de un nuevo diente (doble flecha). F. Lámina de 5.7 cm, desarrollo de vénulas en las areolas del diente (flechas) y crecimiento del diente. Escalas: A = 100 µm; B, C y E = 300 µm; D y F = 500 µm.....	51
Figura 3.4 (Fig. 4 de artículo). Hojas aclaradas donde se muestra por etapa el desarrollo de las hojas de (A) <i>Roldana angulifolia</i> y (B) <i>Roldana lineolata</i> . Las letras minúsculas indican las distintas etapas del desarrollo (ver cuadro 2). En el extremo superior izquierdo se muestran las primeras etapas del desarrollo a mayor aumento. Los números arábigos señalan a los lóbulos y los números romanos a los dientes. Escalas: Aa = 5 mm; Ba, b = 1 mm; Bc = 5 mm.....	52
Figura 3.5 (Fig. 5 de artículo). Dibujos de las venas de órdenes superiores y el margen. A, B. <i>Roldana angulifolia</i> . C, D. <i>Roldana lineolata</i> . Los números indican los órdenes de venas, d = dientes.....	53

CAPÍTULO 4

Figure 4.1. Blades shape in Mexican Senecioneae. Elliptic: A, <i>Barkleyanthus salicifolius</i> ; B, <i>Erechtites valerianifolia</i> ; C, <i>Nelsonianthus epiphyticus</i> ; D, <i>Pentacalia venturae</i> ; E, <i>Psacalium amplifolium</i> ; F, <i>Robinsonecio gerberifolius</i> ; G, <i>Roldana hartwegii</i> ; H, <i>Senecio callosus</i> . Ovate: I, <i>Digitacalia jatrophoides</i> ; J, <i>Psacalium decompositum</i> ; K, <i>Pittocaulon praecox</i> ; L, <i>Pseudogynoxys haenkei</i> . Obovate: M, <i>Villasenoria orcuttii</i> ; N, <i>Packera bellidifolia</i> . Oblong: O, <i>Telanthophora andrieuxii</i> ; P, <i>Werneria nubigena</i> . Linear: Q, <i>Tetradymia comosa</i> . Circular: R, <i>Pippenalia delphinifolia</i> ; S, <i>Psacaliopsis paneroi</i>	82
--	----

Figure 4.2. Primary and secondary veins patterns in Mexican Senecioneae. Craspedodromous: A, *Erechtites valerianifolia*. Mixed craspedodromous: B, *Roldana lineolata*. Festooned semicraspedodromous: C, *Packera sanguisorbae*; D,

Pseudogynoxys chenopodioides; E, *Senecio argutus*. Broquidodromous: F, *Pentacalia parasitica*; Weak broquidodromous: G, *Telanthophora liebmanii*. Paralelodromous: H, *Barkleyanthus salicifolius*; I, *Werneria nubigena*. Suprabasal actinodromous: J, *Digitacalia crypta*; K, *Nelsonianthus tapianus*; L, *Pittocaulon praecox*; M, *Robinsonecio gerberifolius*. Radiate-palmate: N, *Psacalium peltatum*..... 83

Figure 4.3. Orientation of intercostal venation in Mexican Senecioneae. Random reticulate: A, *Barkleyanthus salicifolius*; B, *Nelsonianthus tapianus*; C, *Telanthophora grandifolia*; D, *Packera sanguisorbae*; E, *Pentacalia guerrerensis*; F, *Pippenalia delphinifolia*; G, *Pittocaulon praecox*; H, *Psacaliopsis paneroi*; I, *Psacalium purpusii*; J, *Robinsonecio gerberifolius*; K, *Senecio mulgediifolius*; L, *Telanthophora liebmanii*; M, *Tetradymia comosa*. Opposite percurrent: N, O, *Werneria nubigena*. Regular polygonal reticulate: P, *Digitacalia crypta*; Q, *Erechtites valerianifolia*; R, *Pseudogynoxys haenkei*; S, *Roldana lineolata*; T, *Villasenoria orcuttii*..... 84

Figure 4.4. Quaternary veins pattern in Mexican Senecioneae. Random reticulate: A, *Barkleyanthus salicifolius*, conspicuous secretory canals (arrow); B, *Digitacalia jatrochoides*; C, *Erechtites valerianifolia*, conspicuous secretory canals (arrow); D, *Nelsonianthus tapianus*; E, *Packera coahuilensis*; F, *Packera sanguisorbae*; G, *Pentacalia guerrerensis*; H, *Pippenalia delphinifolia*; I, *Pittocaulon praecox*; J, *Psacaliopsis paneroi*; K, *Psacalium peltigerum*; L, *Pseudogynoxys haenkei*; M, *Robinsonecio gerberifolius*; N, *Roldana michoacana*; O, *Senecio mulgediifolius*; P, *Telanthophora grandifolia*; Q, *Telanthophora liebmanii*. Regular polygonal reticulate: R, *Villasenoria orcuttii*..... 85

Figure 4.5. Veinlet endings and margin dentate in cleared Senecioneae leaves. A, *Robinsonecio gerberifolius*, non-ramified veinlet ending in common tracheids; B, *Pentacalia parasitica*, non-ramified veinlet ending in dilated tracheids; C, *Pseudogynoxys haenkei*, once-ramified veinlet ending in dilated tracheids; D, *Pseudogynoxys chenopodioides*, conspicuous secretory canals (arrows); E, *Werneria nubigena*, once-ramified veinlet ending in vermiform tracheids, secretory canals evident (arrows). Teeth: teeth with tertiary venation: F, *Barkleyanthus salicifolius*; G, *Erechtites valerianifolia*; H, *Telanthophora liebmanii*. Teeth with quaternary venation: I, *Nelsonianthus tapianus*; J, *Pippenalia delphinifolia*; K, *Psacalium purpusii*; L, *Pseudogynoxys haenkei*; M, *Senecio mulgediifolius*; N, *Telanthophora grandifolia*; O, *Villasenoria orcuttii*. Teeth with five-order venation: P, *Digitacalia jatrochoides*; Q, *Packera sanguisorbae*; R, *Roldana angulifolia*..... 86

CAPÍTULO 5

- Figura 5.1.** Árbol de consenso estricto de la tribu Senecioneae basado en caracteres morfológicos y de arquitectura foliar con *Ageratina glabrata* como grupo externo. El número por encima de los nodos corresponde al valor de soporte bootstrap mayor al 50%..... 92
- Figura 5.2.** Se muestra uno de los diecinueve árboles igualmente parsimoniosos obtenidos (L= 197, CI=0.32, RI=0.49). Los caracteres están numerados de acuerdo con el Apéndice B y su distribución en el cladograma son indicados por los siguientes símbolos: ■ = sinapomorfías, □ = homoplasias, || = paralelismos, X = reversiones. El número por debajo de las ramas corresponde al valor de soporte Bootstrap mayor al 50%..... 93
- Figura 5.3.** Evolución de caracteres morfológicos en Senecioneae usando el criterio de máxima parsimonia. Inferencias obtenidas sobre uno de los árboles más parsimoniosos. L = número de cambios del carácter. A. Grado de división de la lámina. B. Organización de las divisiones de la lámina y su relación con las venas. C. Forma del margen. D. Forma del ápice..... 111
- Figura 5.4.** Evolución de caracteres morfológicos en Senecioneae usando el criterio de máxima parsimonia. Inferencias obtenidas sobre uno de los árboles más parsimoniosos. L = número de cambios del carácter. A. Presencia de tricomas. B. Tricomas glandulares. C. Unión de la lámina al tallo. D. Posición de la unión del pecíolo a la lámina..... 112
- Figura 5.5.** Evolución de caracteres morfológicos en Senecioneae usando el criterio de máxima parsimonia. Inferencias obtenidas sobre uno de los árboles más parsimoniosos. L = número de cambios del carácter. A. Patrón de venación. B. Número de altos órdenes de venas. C. Terminación de las vénulas. D. Órdenes de dientes..... 113

ÍNDICE DE TABLAS

CAPÍTULO 2

- Tabla 2.1.** Estadística descriptiva para el tipo de margen de *Telanthophora*..... 14
- Tabla 2.2.** Análisis de varianza para el margen de la hoja de *Telanthophora*..... 15
- Tabla 2.3.** Estadística descriptiva para la forma de la hoja en *Telanthophora*..... 16
- Tabla 2.4.** Análisis de varianza para la forma de la hoja de *Telanthophora*..... 16

CAPÍTULO 3

Tabla 3.1 (Cuadro 1 de artículo). Tipo de división de la lámina, forma, margen y patrón de venación para los 21 géneros que conforman la tribu Senecioneae. AS = Actinódromo suprabasal; B = Broquidódromo; BD = Broquidódromo débil; C = Craspedódromo; CM = Craspedódromo mixto; CL = Cladódromo; P = Paralelódromo; RP = Radiado-palmado; SF = Semicraspedódromo festoneado..... 46

Tabla 3.2 (Cuadro 2 de artículo). Longitud de las hojas (cm) y de los pecíolos de cuatro especies de Senecioneae en las diferentes etapas evaluadas..... 48

Tabla 3.3 (Cuadro 3 de artículo). Forma de la hoja de cuatro especies de Senecioneae en las primeras tres etapas del desarrollo; la etapa 'c' corresponde a la hoja madura una vez finalizada su expansión..... 48

APÉNDICES

Apéndice 1. Forma de la hoja, del margen y la altitud de las especies de *Telanthophora* analizadas..... 24

Appendix I. Identification Key to the genera of Senecioneae based mostly on foliar architecture characters..... 78

Apéndice A. Especies de Senecioneae incluidas en el análisis filogenético y grupo externo (en negritas). Distribución de los taxones de Senecioneae de acuerdo al tipo de bioma: BTES = bosque tropical estacionalmente seco; BTE = bosque templado; BTH = bosque tropical húmedo; MXE = matorral xerófilo y BHM = bosque húmedo de montaña. Los taxones están citados de acuerdo al orden en que aparecen en el cladograma..... 114

Apéndice B. Caracteres y estado de carácter utilizados en el análisis cladístico..... 116

Apéndice C. Matriz de datos utilizados en el análisis cladístico..... 119

RESUMEN

La familia Asteraceae es una de las más diversas y ampliamente distribuidas entre las angiospermas. Por su número de especies la tribu Senecioneae es la más grande para la subfamilia Asteroideae y tiene además una distribución cosmopolita. La tribu Senecioneae a través de su historia ha sido taxonómicamente compleja y en la actualidad hay géneros en los cuales aún son debatibles sus límites taxonómicos. En México la tribu está representada por 18 géneros. Las distintas especies de Senecioneae pueden ser hierbas anuales o perennes, con menos frecuencia arbustos, raramente lianas; las hojas son alternas (a veces todas basales) u opuestas en unos cuantos géneros; sésiles o pecioladas; enteras o variablemente lobuladas o disectadas. El objetivo de este estudio fue aportar datos morfológicos adicionales de estructuras vegetativas y de arquitectura foliar de los géneros mexicanos circunscritos en la tribu Senecioneae.

Se presenta una introducción general donde se dan las características morfológicas de la tribu y la importancia que la arquitectura foliar puede tener para la identificación de especies. Para evaluar si la altitud es un factor que influye en la forma y en los márgenes de las hojas se realizó un estudio de la variación morfológica foliar en las especies del género *Telanthophora*. Se efectuó un análisis multinomial logístico y éste mostró que hay mayor probabilidad de que se presenten márgenes enteros a altitudes cercanas o mayores a 2,000 metros, mientras que los márgenes dentados o lobados se observan preferentemente en altitudes más bajas. Respecto a las formas oblongas, oblanceoladas o elípticas la probabilidad de que se presenten en altitudes cercanas o mayores a los 2,000 metros es mayor, mientras que las formas ovadas u obovadas se observan de manera preferente a menor altitud. Por lo tanto, la altitud parece no influir de manera importante en la forma ni en el margen de la hoja por lo que estos aspectos pudieran estar influenciados por otros parámetros ecológicos como la radiación, la temperatura y/o la disponibilidad de agua.

Una de las hipótesis de este trabajo fue que el patrón de venación y el grado de división de las hojas no son caracteres plásticos, para ello se describió y comparó el desarrollo del patrón de venación durante la expansión de la hoja de cuatro especies pertenecientes a los géneros *Packera*, *Psacalium* y *Roldana* como representantes de la variabilidad morfológica de la tribu Senecioneae. Las especies seleccionadas de estos géneros presentan morfologías contrastantes, esto es, formas redondas vs. elípticas y

láminas no divididas vs. fuertemente lobuladas. Se recolectaron desde ápices vegetativos hasta hojas completamente desarrolladas y se aclararon. Los resultados mostraron que el tipo de margen, la disección de la lámina y el patrón de venación (venas primarias y secundarias) se establecen en estadios tempranos del desarrollo, pero la forma de la lámina se establece en etapas posteriores. Se concluye que el establecimiento temprano del patrón de venación y el tipo de disección de la hoja permite considerar estos rasgos foliares de las especies como caracteres de potencial importancia taxonómica en la tribu.

Se presenta la descripción de la arquitectura foliar de los 18 géneros de la tribu Senecioneae presentes en México. Se examinaron especímenes de Senecioneae depositados en el Herbario Nacional de México (MEXU) del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México; para describir características de la arquitectura foliar. Además, hojas de 38 especies que representan la variabilidad morfológica de los géneros fueron aclaradas. Se identificaron para la tribu cuatro patrones de venación primaria (actinódromo suprabasal, paralelóromo, pinnado y radiado-palmado) y cinco patrones de venación secundaria (broquidódromo, broquidódromo débil, craspedódromo, craspedódromo mixto y semicraspedódromo festoneado). Caracteres de la arquitectura foliar mostraron ser útiles para la identificación de los géneros de la tribu Senecioneae y una clave se incluye.

Con la información generada de los atributos foliares se realizó un análisis cladístico y se presenta una hipótesis sobre las tendencias evolutivas de caracteres como el grado de división de la lámina, organización de las divisiones de la lámina, forma del margen, patrón de venación, número de altos órdenes de venas y terminación de las vénulas. Se discuten las posibles ventajas adaptativas que estos caracteres pudieron imprimirle a los distintos taxones de la tribu. Se concluye que la tendencia general de evolución para la tribu Senecionea es hacia una lámina dividida, un patrón de venación palmado y una mayor redundancia de venas.

ABSTRACT

The Asteraceae family is one of the most diverse and widely distributed among angiosperms. By its species number the Senecioneae tribe is the largest for Asteroideae subfamily and also has an almost cosmopolitan distribution. Senecioneae tribe through its history has been taxonomically complex and currently there are some of its genera with taxonomic boundaries still questionable. In Mexico, the tribe is represented by 18 genera. The different species of Senecioneae can be annual or perennial herbs, shrubs less frequently, and rarely lianas; the leaves are alternate (sometimes all basal) or opposite in a few genera; sessile or petiolate; entire or variously lobed or dissected. The objective of this study was to provide additional morphological data of vegetative structures and the leaf architecture of Mexican genera circumscribed in Senecioneae tribe.

A general introduction is given where the morphological characteristic of the tribe and the importance of foliar architecture can have for identifying species is reviewed. To assess if elevation is a factor that influences leaf form and margin, a study of morphological foliar variation in the genus *Telanthophora* was performed. Multinomial logistic analysis was performed; the results showed that there is a greater likelihood that entire margins to elevations of 2,000 meters or greater are present, while toothed or lobed margins preferentially are expected at lower elevations. The oblong, oblanceolate or elliptical shapes likely occurred in or near 2,000 meters elevation or higher, whereas ovate or obovate forms preferentially are expected at lower elevations. Therefore, elevation appears not to have an important influence on leaf shape or margin so that these features may be influenced by other environmental parameters such as radiation, temperature or water availability.

One the key hypothesis of this study was that venation pattern and degree of leaf division are not plastic characters. To prove this, it was described and compared the development of venation pattern during leaf expansion of four species belonging to *Packera*, *Psacalium* and *Roldana* as representatives of Senecioneae tribe. The selected species of these genera have contrasting morphologies: round vs. elliptical shapes and entire vs. strongly lobed laminae. Vegetative shoots to fully developed leaves were collected and cleared. The results showed that margin type, lamina dissection, and venation pattern (primary and secondary veins) are set in early stages of development, but the lamina shape is established in later stages. The results allowed to concluding that the early establishment of venation pattern and type of leaf dissection allows

considering these species traits as taxonomic characters of potential importance for the tribe.

Leaf architecture of 18 genera of the Senecioneae tribe distributed in México is presented. Specimens of Senecioneae deposited in the National Herbarium of México (MEXU) at Institute of Biology, Universidad Nacional Autónoma de México were examined to describe leaf architecture. In addition, leaves of 38 species representing the morphology variability of the genera were cleared. We identified four patterns of primary venation (actinodromous suprabaasal, paralelodromous, pinnate and radiate-palmate) and five patterns of secondary venation (brochidodromous, weak-brochidodromous, craspedodromous, mixed-craspedodromous and festooned semi-craspedodromous). Leaf architecture shows to be useful for identification of the genera of the Senecioneae tribe and a key is provided.

With the information produced for the foliar characters a cladistic analysis was performed and a hypothesis for character evolution is presented for some traits as the degree lamina division, organization of lamina division, margin shape, venation pattern, number of high order veins, and vein endings. The possible adaptive advantages that these characters could give to the different taxa of the tribe are discussed. We concluded that the general trend of evolution for tribe Senecioneae is to possess a divided lamina, a palmate venation pattern and an enhanced redundancy of veins.

CAPÍTULO 1

Introducción general

INTRODUCCIÓN GENERAL

La familia Asteraceae es una de las más diversas y ampliamente distribuidas entre las Angiospermas. Está representada a nivel mundial por unas 24,000 a 30,000 especies distribuidas en 1,600 a 1,700 géneros (Funk *et al.*, 2005) y tres subfamilias: Barnadesioideae, Cichorioideae y Asteroideae (Bremer, 1994). Estimaciones recientes indican que en México la familia tiene alrededor de 3,080 especies nativas, distribuidas en 373 géneros, además de 29 géneros introducidos (Redonda-Martínez y Villaseñor-Ríos, 2011). Por su número de especies es la familia más diversa de las Angiospermas en México (Villaseñor, 2003).

Se ha establecido que la familia Asteraceae es monofilética (Funk *et al.*, 2005); sin embargo, presenta una gran diversidad entre sus miembros: en cuanto al hábito varía de hierbas anuales o perennes a arbustos, rara vez árboles o trepadoras. En cuanto a su morfología vegetativa pueden ser glabras, pubescentes o glandulares, ocasionalmente con látex. Tallos teretes, angulares o aplanados, a veces alados. Hojas alternas u opuestas, rara vez verticiladas o basales, simples, pinnati-compuestas o palmadas, exestipuladas o pseudoestipuladas; pecioladas o sésiles; láminas recurrentes, auriculadas, envainantes, hasta aciculiformes o reducidas a escamas o espinas, enteras o divididas, dentadas o serradas. Inflorescencias primarias indeterminadas, terminales o axilares, pedunculadas, solitarias o secundariamente dispuestas en cimas, corimbos, racimos, panículas o umbelas, en cabezuelas sésiles o rara vez glomérulos o sinflorescencias. Cabezuelas con una a numerosas flores, insertas en un receptáculo aplanado, alveolado, cóncavo o convexo, rara vez cónico o columnar, bracteado o desnudo, páleas de forma y textura variada, deciduas o persistentes, en ocasiones reducidas a cerdas o escámulas; flores rodeadas por un involucre de brácteas con 1-2 o más series, libres o connatas, valvadas o imbricadas; las cabezuelas homógamas discoideas o liguladas o heterógamas radiadas o disciformes. Flores epíginas, actinomorfas o zigomorfas, bisexuales o proterandras, unisexuales o estériles; cáliz en forma de vilano o ausente; corola gamopétala 5(2-4-dentada). Estambres 5(3-4), epipétalos, singenesios, filamentos libres y enrollados antes de la anthesis, anteras 2-loculares, introrsas con dehiscencia longitudinal, forman un tubo alrededor del estilo, generalmente con apéndices estériles y basalmente truncadas a caudadas. Pistilo único, ovario ínfero, estilo único, delgado en general con dos ramas terminales, con dos estigmas de forma y textura variable, ocasionalmente un nectario basal o apical. Frutos en aquenios (cipselas), rara vez drupáceos o utriculares

por fusión del aquenio con la pálea o las cerdas u otra parte de la cabezuela; vilano constituido por cerdas, aristas o escamas o una combinación de ambas, formando una corona apical sobre el aquenio, persistente o deciduo, reducido o ausente; semilla una, embrión recto y endospermo ausente (Redonda-Martínez y Villaseñor-Ríos, 2011). Los alcaloides pyrrolizidínicos son metabolitos secundarios característicos de las Asteraceae así como de algunas otras familias (Langel *et al.*, 2011).

Las especies que conforman a la familia crecen en casi cualquier tipo de hábitat, desde los bosques de tierras bajas hasta campos de alta montaña, aunque son más comunes en áreas abiertas (Funk *et al.*, 2005). En México la familia muestra una tendencia hacia el aumento de géneros de Sureste a Noroeste (Rzedowski, 1972). El bosque tropical perennifolio, característico de clima cálido y húmedo, representa el hábitat menos propicio para los miembros de la familia; en cambio los matorrales xerófilos, los pastizales y los bosques de pino y encino los favorecen particularmente (Rzedowski, 1972).

La subfamilia Asteroideae presenta una distribución cosmopolita y está constituida por 10 tribus, 1,135 géneros y cerca de 16,200 especies (Bremer, 1994; Pelser *et al.*, 2007). Por su número de especies la tribu Senecioneae es la más grande en dicha subfamilia, cuenta con más de 3,000 especies y cerca de 150 géneros (Pelser *et al.*, 2007) y posee una distribución casi cosmopolita. A través de su historia, la tribu Senecioneae ha sido taxonómicamente compleja y en la actualidad hay géneros en los cuales aún son debatibles sus límites taxonómicos (Nordenstam *et al.*, 2009).

A. Características de la tribu Senecioneae

Los representantes de la tribu Senecioneae pueden ser hierbas anuales o perennes, con menos frecuencia arbustos, raramente lianas, típicamente producen alcaloides pyrrolizidínicos que son especialmente numerosos y diversos en la tribu Senecioneae y forman un poderoso mecanismo de defensa en contra de los herbívoros (Langel *et al.*, 2011). Las hojas son alternas (a veces todas basales) u opuestas en unos cuantos géneros; sésiles o pecioladas; enteras o variablemente lobuladas o disectadas. Las inflorescencias son terminales o laterales, compuestas de una sola cabezuela o cabezuelas organizadas en corimbos, panículas o sinflorescencias tirsoideas. Las cabezuelas son comúnmente radiadas o a veces disciformes o rara vez discoideas, el involúcro es usualmente de 1-2 series de brácteas prominentes; el receptáculo es aplanado o convexo; las flores del disco son pentámeras o rara vez

tetrámeras, perfectas o en ocasiones funcionalmente estaminadas; la corola es tabular, a menudo dividida en un distintivo tubo basal delgado; los aquenios son principalmente columnares o fusiformes; el vilano es principalmente de cerdas capilares (Cronquist *et al.*, 1978; Nordenstam *et al.*, 2009, Redonda-Martínez y Villaseñor-Ríos, 2011).

B. Importancia de la arquitectura foliar para la identificación de especies

Se ha reconocido un valor sistemático limitado en los caracteres vegetativos, especialmente dentro de familias y géneros y estos han sido utilizados como caracteres auxiliares en la construcción de claves taxonómicas (Hickey y Wolfe, 1975). Basados en su experiencia, Hickey y Wolfe (1975) concluyen que las hojas proveen una mayor abundancia y variedad de caracteres que otros órganos vegetativos.

La estructura de las hojas generalmente no es considerada en estudios taxonómicos y de morfología comparada, debido en gran parte a la ausencia de una clasificación detallada, uniforme y concreta de sus características (Hickey, 1973). Sin embargo, es importante resaltar la importancia que tiene el análisis de la arquitectura foliar en la interpretación de la evolución de las angiospermas, debido a que son caracteres que mejor se han preservado en el registro fósil. Además, la arquitectura foliar se propone como herramienta para la interpretación de paleoclimas (Dilcher, 1974). Otra de las finalidades es contribuir al conocimiento de las angiospermas actuales, potencialmente útil en estudios de evolución de la morfología foliar, de la relación entre forma y función de la hoja y de la morfogénesis foliar (Levin, 1986; Hershkovitz, 1991; Martínez-Millán y Cevallos-Ferriz, 2005).

La arquitectura foliar recientemente ha recibido mucha atención, principalmente por parte de los paleobotánicos (Hickey, 1973; Hickey y Wolfe, 1975; Dilcher, 1974; Ellis *et al.*, 2009). Existen varias clasificaciones para determinar los patrones de venación foliar (Ettingshausen y Pokorny, 1856; Hickey, 1973; Melville, 1976, citados en Klucking, 1995; Ellis *et al.*, 2009). Los patrones de venación foliar se pueden encontrar en taxones similares y que no están relacionados; sin embargo, también es posible encontrar diferentes patrones en un sólo taxón (Klucking, 1995).

En México, la tribu Senecioneae está representada por 18 géneros nativos (Villaseñor, com. pers.) e información sobre la estructura de las hojas para la tribu es escasa. Por este motivo el objetivo general fue aportar datos morfológicos adicionales de estructuras vegetativas y de arquitectura foliar de los géneros mexicanos

circunscritos en la tribu Senecioneae. Para alcanzar este propósito se establecieron los siguientes objetivos específicos:

- 1.- Conocer si la altitud es un factor ecológico que influye en la forma y grado de división de la hoja.
- 2.- Describir el desarrollo del patrón de venación durante la expansión de la lámina en hojas con morfologías contrastantes para establecer si el patrón de venación y la forma de la lámina son caracteres potencialmente útiles en la taxonomía de la tribu.
- 3.- Identificar los patrones de venación y dilucidar su valor para la identificación de géneros a través de una clave de identificación.
- 4.- Realizar un análisis filogenético a partir de caracteres morfológicos (florales y vegetativos) y de arquitectura foliar para conocer las tendencias evolutivas de caracteres estructurales.

LITERATURA CITADA

- Bremer, K. 1994. *Asteraceae. Cladistic and classification*. Timber Press, Portland, Oregon. 752 pp.
- Cronquist, A., Barkley, T.M., Morton, G., Ediger, R.I., Pippen, R.W. y Strother, J.L. 1978. Senecioneae. *North American Flora* **10**: 14-179.
- Dilcher, D.L. 1974. Approaches to the identification of Angiosperm leaf remains. *The Botanical Review* **40**: 1-157.
- Ellis, B., Daly, D.C., Hickey, J. Johnson, K.R., Mitchell, J.D., Wilf, P. y Wing, S.L. 2009. *Manual of Leaf Architecture*. New York Botanical Garden, New York. 65 pp.
- Funk, V.A., Bayer, R.J., Keeley, S., Chan, R., Watson, L., Gemeinholzer, B., Schilling, E., Panero, J.L., Baldwin, B.G., Garcia-Jacas, N., Susanna, A. y Jansen, R.K. 2005. Everywhere but Antarctica: using a supertree to understand the diversity and distribution of the Compositae. *Biologiske Skrifter* **55**: 343-374.
- Hershkovitz, M.A. 1991. Leaf morphology of *Cistanthe* Spach (Portulacaceae). *Annals of Missouri Botanical Garden* **78**: 1022-1060.
- Hickey, L.J. 1973. Classification of the architecture of dicotyledonous leaves. *American Journal of Botany* **60**: 17-33.
- Hickey, L.J. y Wolfe, J.A. 1975. The bases of angiosperm phylogeny: vegetative morphology. *Annals of Missouri Botanical Garden* **62**: 538-589.

- Langel, D., Ober, D. y Pelser, P.B. 2011. The evolution of pyrrolizidine alkaloid biosynthesis and diversity in the Senecioneae. *Phytochemistry Reviews* **10**: 3-74.
- Levin, G.A. 1986. Systematic foliar morphology of Phyllanthoideae (Euphorbiaceae). I. Conspectus. *Annals of Missouri Botanical Garden* **73**: 29-85.
- Martínez-Millán, M. y Cevallos-Ferriz, S.R.S. 2005. Leaf architecture of Anacardiaceae. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **76**: 137-190.
- Nordenstam, B., Pelser, P.B., Kadereit, J.W. y Watson, L.E. 2009. Senecioneae. *En: Systematics, evolution, and biogeography of Compositae*. Funk, V.A, Susanna, A., Stuessy, T.F. and Bayer, R.J. (eds.), International Association for Plant Taxonomy. Pp. 503-525.
- Pelser, P.B., Nordenstam, B., Kadereit, J. y Watson, L. 2007. An ITS phylogeny of tribe Senecioneae (Asteraceae) and a new delimitation of *Senecio* L. *Taxon* **56**: 1077-1104.
- Redonda-Martínez, R. y Villaseñor-Ríos, J.L. 2011. Asteraceae: Tribu Senecioneae. *En: R. Medina Lemos, J.G. Sánchez Ken, A. García Mendoza y S. Arias Montes (eds.). Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán.* **89**: 1-64.
- Rzedowski, J. 1972. Contribuciones a la fitogeografía florística e histórica de México III. Algunas tendencias en la distribución geográfica y ecológica de las Compositae Mexicanas. *Ciencia (México)* **27**: 123-132.
- Villaseñor, J. L. 2003. Diversidad y distribución de las Magnoliophyta de México. *Interciencia* **28**: 160-167.

CAPÍTULO 2

Variación morfológica de las hojas de *Telanthophora*
(Senecioneae: Asteraceae) a lo largo de un gradiente
altitudinal

VARIACIÓN MORFOLÓGICA DE LAS HOJAS DE *Telanthophora* (SENECIONEAE:
ASTERACEAE) A LO LARGO DE UN GRADIENTE
ALTITUDINAL

Resumen

Se realizó un estudio de la variación morfológica de las hojas en las especies del género *Telanthophora* distribuidas en México con la idea de evaluar si la altitud es un factor que influye en la forma y en el margen de sus hojas. Una revisión de ejemplares de herbario mostró que en este género hay dos grupos de hojas en diferentes especies, uno con márgenes enteros y otro con márgenes lobados; las formas pueden ser variables. Se efectuó un análisis multinomial logístico y éste mostró que hay mayor probabilidad de que se presenten márgenes enteros a altitudes cercanas o mayores a 2,000 metros, mientras que los márgenes dentados o lobados se observan preferentemente en altitudes más bajas. De igual manera, en altitudes cercanas o mayores a los 2,000 metros la probabilidad de que se presenten hojas de formas oblongas, oblanceoladas o elípticas es mayor, mientras que las formas ovadas u obovadas se observan de manera preferente a menor altitud. *Telanthophora grandifolia*, la especie de distribución más amplia en el género, puede ser reconocida por sus hojas disectadas y su patrón de venación craspedódromo mixto, mientras que las otras especies mexicanas se distinguen por presentar láminas enteras y un patrón de venación broquidódromo débil. Nuestros resultados sugieren que la altitud no está influyendo de manera importante en la forma ni en el margen de la hoja, por lo que estos dos aspectos de las hojas pudieran estar influenciados por otros parámetros ecológicos como la radiación, la temperatura y/o la disponibilidad de agua.

INTRODUCCIÓN

El género *Telanthophora* H. Rob. & Brettell (Asteraceae, Tribu Senecioneae) se distribuye en México y Centroamérica. Incluye 14 especies, siete de las cuales se encuentran en México (*T. andrieuxii* (DC.) H. Rob. & Brettell, *T. cobanensis* (J.M. Coult.) H. Rob. & Brettell, *T. grandifolia* (Less.) H. Rob. & Brettell, *T. jaliscana* H. Rob. & Brettell, *T. liebmannii* (Buchinger ex Klatt) H. Rob. & Brettell, *T. standleyi* (Greenm.) H. Rob. & Brettell y *T. uspantanensis* (J.M. Coult.) H. Rob. & Brettell). Estas especies se distribuyen en el Distrito Federal y en los estados de Chiapas, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, México, Michoacán, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Tamaulipas y

Veracruz (Villaseñor Ríos *et al.*, 2005). Sus miembros pueden ser arbustos o pequeños árboles, con tallos erectos, rígidos, teretes, semicrasos, glabros, ocasionalmente resinosos. Sus hojas son alternas, pecioladas, simples, elípticas, lanceoladas u oblongas, con margen entero y venación pinnada. Sus inflorescencias son terminales, difusas o compactas, corimbosas o sublameladas; presentan una calículo de brácteas lineares o lanceoladas; su involucro es campanulado, cilíndrico o turbinado, sus filarios 5-8, 1-seriados, iguales, imbricados, con ápice agudo, margen entero, escarioso; el receptáculo es aplanado, desnudo. Sus cabezuelas son heterógamas, ocasionalmente homógamas, con 3-8 flores liguladas y 5-10 flores del disco, todas amarillas, tubulares, infundibuliformes, con lóbulos triangulares, glabros o pubescentes, no recurvados con la edad; sus anteras tienen ápice lanceolado, base sagitada; las ramas del estilo son redondeadas, pilosas. Sus aquenios son estriados, subteretes o claviformes, glabros u ocasionalmente pubescentes; el vilano es 2-3 seriado, de numerosas cerdas capilares, más largas que el aquenio, libres, persistentes (Redonda-Martínez y Villaseñor-Ríos, 2011).

El género *Telanthophora* se ha estudiado desde el punto de vista químico, encontrándose que el metabolito 9-ketofuranoeremofilano es característico para el género (Romo de Vivar *et al.*, 2007). También se han empleado caracteres micromorfológicos florales para su delimitación taxonómica (Wetter, 1983).

Aunque la morfología de la hoja ha sido determinada en trabajos descriptivos como alternas, pecioladas, simples, de formas elípticas, lanceoladas u oblongas, con margen entero y con venación pinnada (Redonda-Martínez y Villaseñor-Ríos, 2011), durante la revisión de material de herbario se observó que la forma y margen de la lámina es consistente entre las especies del género, con excepción de *Telanthophora grandifolia*, la cual además es la especie más ampliamente distribuida en México. Esta situación nos llevó a la pregunta de si la forma y grado de división de la hoja son caracteres plásticos y que la altitud es uno de los factores ecológico que influyen en la expresión de estas características. En consecuencia, el objetivo de este trabajo fue determinar si la altitud influye en la expresión de la forma y margen en las hojas de *Telanthophora*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se revisaron en el Herbario Nacional de México (MEXU) del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, hojas de las siete especies de

Telanthophora con distribución en México (*T. andrieuxii* (DC.) H. Rob. & Brettell, *T. cobanensis* (J.M. Coult.) H. Rob. & Brettell, *T. grandifolia* (Less.) H. Rob. & Brettell, *T. jaliscana* H. Rob. & Brettell, *T. liebmanni* (Buchinger ex Klatt) H. Rob. & Brettell, *T. standleyi* (Greenm.) H. Rob. & Brettell y *T. uspantanensis* (J.M. Coult.) H. Rob. & Brettell). Con esta revisión se seleccionaron 49 ejemplares que representaron el intervalo altitudinal en el que se distribuyen las distintas especies que conforman al género, aunque no se consideró su distribución geográfica (Apéndice 1). Se compararon altitudes promedio mediante un análisis de varianza (ANOVA) con un sólo criterio de clasificación. En un caso el criterio único de clasificación fue el tipo de margen y en otro fue la forma de la hoja.

Debido a que el número de cada grupo creado fue diferente, se aplicó en primer lugar la prueba de Bartlett para determinar la homogeneidad de las varianzas y en segundo lugar la prueba de Scheffé, la cual permite hacer comparaciones múltiples de las medias de los grupos analizados. Posteriormente se ajustó un modelo multinomial logístico para describir el tipo de margen y la forma de la hoja a partir de la altitud.

RESULTADOS

A. Análisis estadístico. Se crearon cinco grupos correspondientes a los tipos de márgenes observados (dentado, denticulado, entero, lobulado, serrado). Se realizó la estadística descriptiva para el tipo de margen (Tabla 2.1).

Tabla 2.1. Estadística descriptiva para el tipo de margen de *Telanthophora*

Tipo de margen	No. ejemplares	Media	Desv. Est.	Min	Max
Dentado	6	1520.7	641.8	600	2450
Denticulado	10	2011.0	459.7	1400	2650
Entero	16	2273.3	742.8	950	3200
Lobado	12	1470.0	679.1	420	2900
Serrado	5	2158.0	302.5	1800	2580
Total	49	1919.1	698.6	420	3200

De acuerdo con la prueba de Bartlett, la altitud tiene la misma variabilidad en los cinco grupos de hojas con distinto tipo de margen. La estadística de prueba de Bartlett es igual a 5.00; tiene 4 grados de libertad y un nivel de significancia de 0.29. De

acuerdo con el ANOVA, existe una diferencia significativa en la altitud promedio en la que fueron recolectadas las hojas con distinto tipo de margen (Tabla 2.2).

Tabla 2.2. Análisis de varianza para el margen de la hoja de *Telanthophora*

Fuente variabilidad	SC	gl	CM	F	Nivel signif.
Entre márgenes	5750070.49	4	1437517.62	3.58	0.013
Dentro márgenes	17676736.8	44	401744.02		
Total	23426807.3	48	488058.48		

De acuerdo con las comparaciones múltiples de Scheffé, la altitud promedio a la que se encuentran las hojas con margen lobado es significativamente menor que la altitud promedio en la que habitan las hojas con margen entero (el nivel de significancia es 0.04; Figura 2.1).

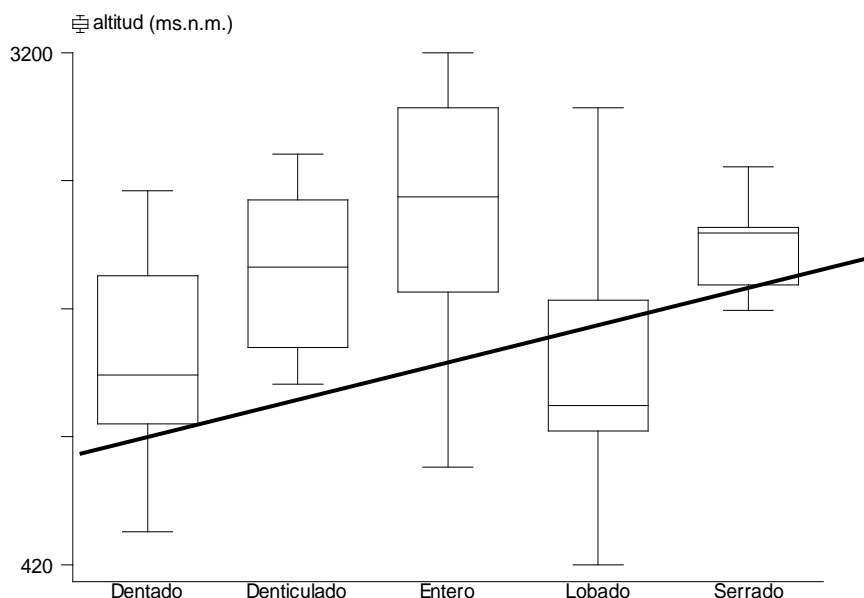


Figura 2.1. Diagramas de caja que representan cada tipo de margen observado en el género *Telanthophora*, mostrando su intervalo de distribución altitudinal y la altitud promedio donde se localiza un tipo de margen particular. La línea es para contrastar la tendencia de ocurrencia de márgenes lobulados a bajas altitudes y de entero a serrado hacia altitudes mayores.

Los resultados del análisis muestran que existe cierta tendencia a que los márgenes lobados sean más frecuentes a bajas altitudes (Figura 2.1), los cuales corresponden básicamente a *Telanthophora grandifolia* y hacia altitudes mayores la

tendencia es a tener márgenes enteros (*T. andrieuxii*, *T. jaliscana*, *T. standleyi*), denticulados (*T. cobanensis*, *T. uspantanensis*) y serrados (*T. liebmannii*).

Adicionalmente, se crearon seis grupos que corresponden a las formas de la hoja observadas (elíptica, oblanceolada, oblonga, obovada, orbicular y ovada) y se realizó la estadística descriptiva para la forma (Tabla 2.3) y un análisis de varianza (Tabla 2.4).

Tabla 2.3. Estadística descriptiva para la forma de la hoja en *Telanthophora*

Forma hoja	No. Hojas	Media	Desv Est.	Min	Max
Elíptica + otras	16	2252.7	662.23	950	3200
Oblanceolada	12	2055.0	416.97	1400	2650
Oblonga	2	2760.0	509.17	2400	3120
Obovada	2	1370.0	876.81	750	1990
Orbicular + Rotunda	2	1375.0	106.07	1300	1450
Ovada	15	1488.3	681.45	420	2900
Total	49	1919.12	698.61	420	3200

De acuerdo con la prueba de Bartlett, la altitud tiene la misma variabilidad en los seis grupos de hojas con forma distinta. La estadística de prueba de Bartlett es igual a 4.96; tiene 5 grados de libertad y un nivel de significancia de 0.421.

Tabla 2.4. Análisis de varianza para la forma de la hoja de *Telanthophora*

Fuente variabilidad	SC	gl	CM	F	Nivel signif.
Entre formas	7395712.89	5	1479142.58	3.97	0.0048
Dentro formas	16031094.4	43	372816.15		
Total	23426807.3	48	488058.48		

De acuerdo con el ANOVA, existe una diferencia significativa en la altitud promedio en la que fueron recolectadas las hojas con distinta forma (Figura 2.2). De acuerdo con las comparaciones múltiples de Scheffé, la altitud promedio a la que se encuentran las hojas ovadas es significativamente menor a la altitud promedio en la que habitan las hojas elípticas (el nivel de significancia es 0.05).

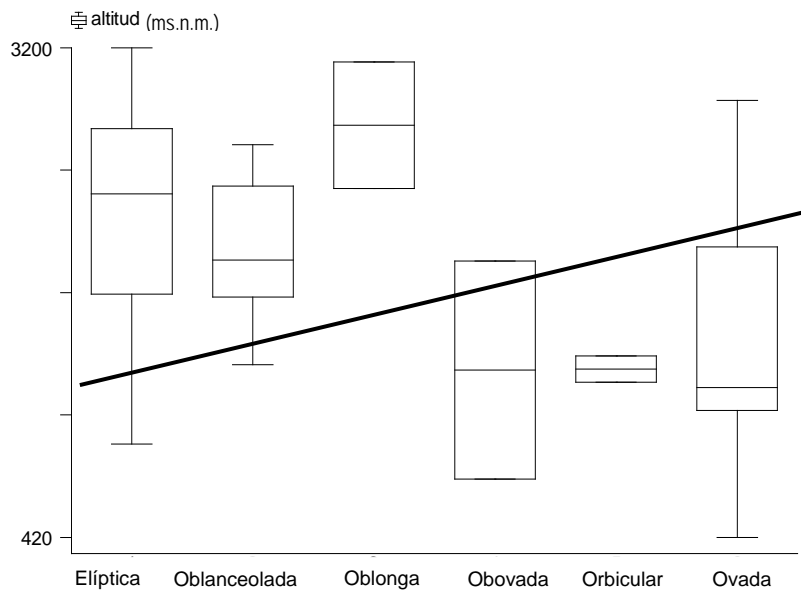


Figura 2.2. Diagramas de caja que representan cada forma observada en el género *Telanthophora*, mostrando su intervalo de distribución altitudinal y la altitud promedio donde se localiza una forma de hoja particular. La línea es para contrastar la tendencia de ocurrencia de las especies con formas de hoja estrecha a mayor altitud y formas de hojas más amplias hacia menor altitud.

Los resultados de este análisis indican que existe cierta tendencia a que las formas obovada, orbicular y ovada sean más frecuentes a bajas altitudes (Figura 2.2), formas encontradas básicamente en *Telanthophora grandifolia* y hacia altitudes mayores la tendencia es hacia la forma elíptica (*T. andrieuxii*, *T. standleyi*, *T. uspantanensis* y algunos ejemplares de *T. cobanensis*, *T. jaliscana*), oblanceolada (*T. cobanensis*, *T. jaliscana*, *T. liebmanii*), y oblonga (algunos ejemplares de *T. andrieuxii* y *T. uspantanensis*).

B. Análisis multinomial logístico.

Se ajustó un modelo multinomial logístico para determinar si existe relación entre el tipo de margen de las hojas y la altitud a la que fueron recolectadas las plantas. En este análisis la variable de respuesta (variable independiente) fue el tipo de margen. Esta es una variable nominal con 5 categorías: dentado (n=6), denticulado (n=10), entero (n=16), lobado (n=12) y serrado (n=5). La variable explicativa (variable dependiente) fue la altitud a la que fueron recolectadas las hojas y es una variable continua. La probabilidad estimada de observar cada tipo de margen como función de

la altitud se calculó con las siguientes fórmulas, en todos los casos el denominador es igual a

$$1 + \exp(2.76 - 0.002x) + \exp(1.03 - 0.0007x) + \exp(3.67 - 0.002x) + \exp(-0.46 - 0.0003x)$$

$$P(\text{Margen} = \text{Dentado} \mid \text{Altitud} = x) = \exp(2.76 - 0.002x) / \text{Denominador}$$

$$P(\text{Margen} = \text{Denticulado} \mid \text{Altitud} = x) = \exp(1.03 - 0.0007x) / \text{Denominador}$$

$$P(\text{Margen} = \text{Entero} \mid \text{Altitud} = x) = 1 / \text{Denominador}$$

$$P(\text{Margen} = \text{Lobado} \mid \text{Altitud} = x) = \exp(3.67 - 0.002x) / \text{Denominador}$$

$$P(\text{Margen} = \text{Serrado} \mid \text{Altitud} = x) = \exp(-0.46 - 0.0003x) / \text{Denominador}$$

Estas probabilidades pueden ser evaluadas en distintos valores de la variable explicativa, con el fin de graficar los valores resultantes y así mostrar como varía la probabilidad de observar cada tipo de margen conforme aumenta la altitud (Figura 2.3). En la figura 2.3 se muestra que la probabilidad de encontrar hojas con bordes enteros se incrementa conforme aumenta la altitud. No parece existir una fuerte relación entre la altitud a la que fueron recolectadas las hojas con márgenes denticulados o serrados. Cabe señalar que de las 49 plantas estudiadas, sólo 5 eran serradas. Por esta razón es posible que no se tenga un estimador confiable para la probabilidad correspondiente a las hojas con márgenes serrados. También se muestra que conforme aumenta la altitud disminuye la probabilidad de que las hojas tengan márgenes dentados o lobados.

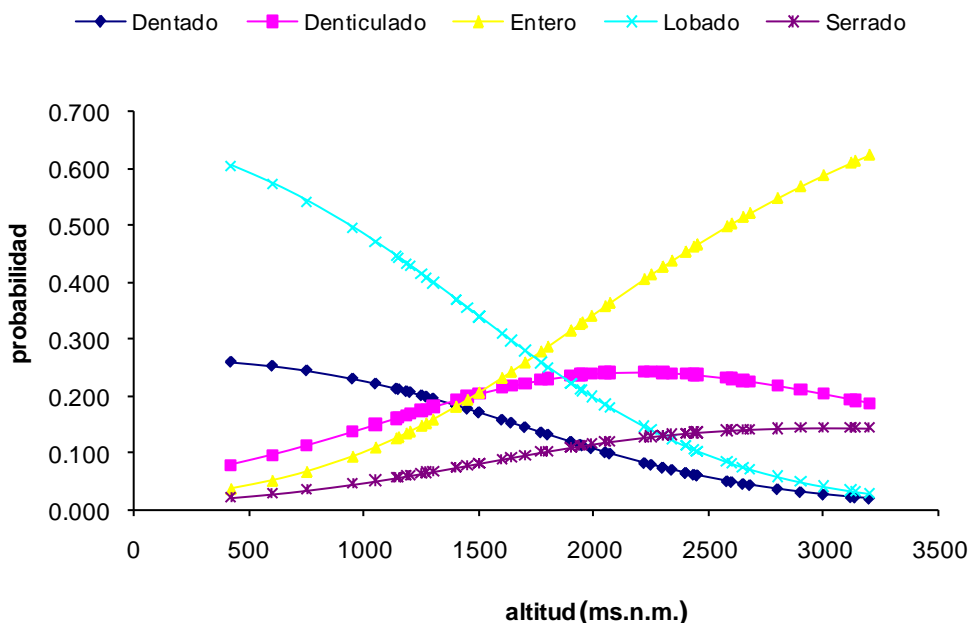


Figura 2.3. Aumento en la probabilidad de ocurrencia de márgenes lobulados a bajas altitudes, disminuyendo su probabilidad de presencia en altitudes mayores. Un efecto inverso se presenta en márgenes enteros a serrados, donde su probabilidad de ocurrencia aumenta a altitudes mayores.

También se ajustó un modelo multinomial logístico para determinar que relación existe entre la forma de la hoja y la altitud a la que fue recolectada. Nuevamente, la altitud es la variable explicativa y se consideró como continua. La forma de la hoja es la variable de respuesta. Las cinco categorías consideradas para la variable de respuesta son:

- 1 Elíptica, elíptica estrecha u obelíptica (n = 16)
- 2 Oblanceolada (n = 12)
- 3 Oblonga (n = 2)
- 4 Obovada, orbicular o rotunda (n = 4)
- 5 Ovada (n = 15)

Únicamente se muestreó una hoja con forma elíptica estrecha y otra con forma obelíptica. Por esta razón se decidió agruparlas junto con las elípticas. Análogamente, sólo se encontró una hoja orbicular y otra rotunda y se decidió agruparlas con las obovadas. En un análisis preliminar estas dos formas de hojas formaron un sólo grupo. Sin embargo, debido a que las probabilidades estimadas eran muy similares a las de hojas obovadas se decidió juntar estas tres formas en un sólo grupo. Así, la cuarta categoría quedó integrada por cuatro hojas.

La probabilidad estimada de observar cada forma de la hoja como función de la altitud se calculó con las siguientes fórmulas, en todos los casos el denominador es igual a

$$\text{Den} = 1 + \exp(0.94 - 0.0006x) + \exp(-7.33 + 0.002x) + \exp(3.17 - 0.002x) + \exp(3.97 - 0.002x)$$

$$P(\text{Forma} = 1 \mid \text{Altitud} = x) = 1/\text{Den}$$

$$P(\text{Forma} = 2 \mid \text{Altitud} = x) = \exp(0.94 - 0.0006x)/\text{Den}$$

$$P(\text{Forma} = 3 \mid \text{Altitud} = x) = \exp(-7.33 + 0.002x)/\text{Den}$$

$$P(\text{Forma} = 4 \mid \text{Altitud} = x) = \exp(3.17 - 0.002x)/\text{Den}$$

$$P(\text{Forma} = 5 \mid \text{Altitud} = x) = \exp(3.97 - 0.002x)/\text{Den}$$

Estas probabilidades pueden ser evaluadas en distintos valores de la variable explicativa con el fin de graficar los valores resultantes y así mostrar cómo varía la probabilidad de observar cada forma de la hoja conforme aumenta la altitud (Figura 2.4). Hay que subrayar que las expresiones correspondientes a las últimas dos probabilidades son muy similares. Esto sugiere que quizás, conforme varía la altitud,

las hojas ovadas tienen un comportamiento similar a las del grupo cuatro (obovada, orbicular y rotunda). Para corroborar esto es recomendable muestrear un mayor número de hojas del grupo 4.

En la figura 2.4 se observa que a medida que aumenta la altitud disminuye la probabilidad de encontrar hojas de los grupos 4 (obovada) y 5 (ovada). No obstante, existe una probabilidad cercana a cero de encontrar hojas oblongas cuando la altitud es menor a los 2,000 metros. A partir de esta altitud comienza a incrementarse dicha probabilidad. En términos generales la probabilidad de encontrar hojas de los grupos 1 y 2 crece conforme aumenta la altitud. Para la hojas del grupo 1 (elípticas, elípticas estrechas y obelípticas) dicha probabilidad es máxima a los 3,000 metros aproximadamente, después tiende a decrecer ligeramente. Análogamente, se estimó que aproximadamente a los 2,400 metros se tiene una probabilidad máxima de encontrar hojas oblanceoladas. Después de esta altitud tiende a decrecer dicha probabilidad.

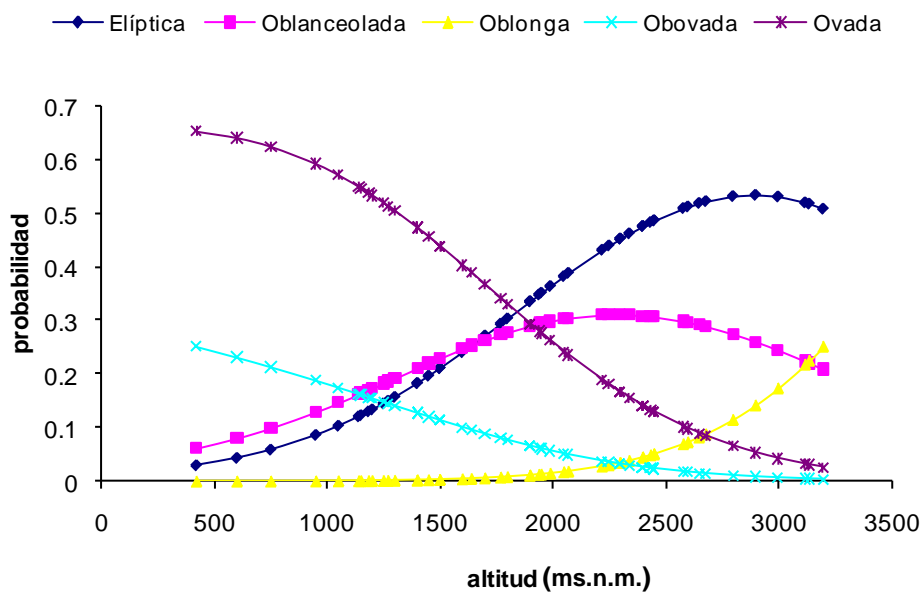


Figura 2.4. Aumento en la probabilidad de ocurrencia de hojas con formas ovada y obovada a bajas altitudes, disminuyendo su probabilidad de ocurrencia a mayores altitudes. El efecto inverso se presenta en hojas elípticas, oblanceoladas y oblongas donde su probabilidad de ocurrencia aumenta a altitudes mayores.

DISCUSIÓN

La literatura reporta que las hojas en el género *Telanthophora* son de formas elípticas, lanceoladas u oblongas, con margen entero y con venación pinnada (Redonda-Martínez y Villaseñor-Ríos, 2011). De acuerdo con este trabajo, existen dos grupos de hojas definidos por su margen: hojas con márgenes enteros y hojas con márgenes divididos. El primer grupo está representado por las especies *T. andrieuxii*, *T. cobanensis*, *T. jaliscana*, *T. liebmanni*, *T. standleyi* y *T. uspantanensis*. El segundo grupo es característico de *T. grandifolia*; debido a la profundidad que tienen las divisiones de la lámina con respecto a la vena central puede considerarse que la lámina es del tipo pinnatilobada o pinnatisecta (Moreno, 1984). Una situación interesante ocurrió con dos ejemplares cuyos números de colecta son Durán F. 169 (Fig. 2.5 E) y Martínez S. 18717 (Fig. 2.5 D). El primero se determinó con forma elíptica y el segundo con forma ovada; sin embargo ambos ejemplares presentan un margen entero, saliendo del patrón general observado con relación a la forma y tipo de margen de la especie (Apéndice 1). El patrón de venación que se observa en *T. grandifolia* es del tipo craspedódromo mixto mientras que las restantes seis especies del género presenta un patrón de tipo broquidódromo débil (ver capítulo 3, cuadro 1). Ahora bien, los ejemplares Durán F. 169 y Martínez S. 18717 presentan un patrón de venación broquidodrómo débil. Esto nos inclina a pensar que dichos ejemplares pueden representar una especie distinta de *T. grandifolia*.

El análisis multinomial logístico permitió visualizar que a altitudes cercanas o mayores a 2,000 ms.n.m. aumenta la probabilidad de que se presenten márgenes enteros mientras que los márgenes dentados y lobados parecen declinar a dichas altitudes. Similares resultados fueron observados en *Achillea* (tribu Anthemideae) por Gurevitch (1988) quien encontró que hojas altamente disectadas se ubican en bajas elevaciones y formas compactas en poblaciones alpinas. Respecto a la forma de la hoja, en altitudes cercanas o mayores a los 2,000 m la probabilidad de que se presenten hojas de formas oblongas, oblanceoladas o elípticas es alta y por el contrario, a altitudes menores a 2,000 m la probabilidad de que se presenten hojas de formas ovadas u obovadas es mayor.

Los resultados mostraron cierta tendencia probabilística en cuanto a la ocurrencia de la forma o tipo de margen de la hoja; sin embargo, no hay una clara relación entre la forma y el margen con respecto a la altitud. En consecuencia, se plantea que este factor no está influyendo en la forma ni en el margen de la hoja, sino

que parecen ser aspectos que están influenciados por otros factores ecológicos (radiación, temperatura o disponibilidad de agua; Royer *et al.*, 2009); no obstante, no podemos dejar de lado que el aspecto genético también puede estar involucrado. Por lo tanto, un análisis filogenético podría revelar si los aspectos evaluados son producto de un arrastre filogenético.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece a la Dra. Rebeca Aguirre Hernández de la Facultad de Medicina de la UNAM, por su ayuda en el análisis estadístico de los resultados.

LITERATURA CITADA

- Gurevitch, J. 1988. Variation in leaf dissection and leaf energy budgets among populations of *Achillea* from an altitudinal gradient. *American Journal of Botany* **75**: 1298-1306.
- Moreno, N.P. 1984. Glosario botánico ilustrado. Compañía Editorial Continental. México. 300 pp.
- Redonda-Martínez, R. y Villaseñor-Ríos, J.L. 2011. Asteraceae: Tribu Senecioneae. *En*: R. Medina Lemos, J.G. Sánchez Ken, A. García Mendoza y S. Arias Montes (eds.). Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. **89**: 1-64.
- Romo de Vivar, A., Pérez-Castorena, A.L., Arciniegas, A. y Villaseñor, J.L. 2007. Secondary metabolites from Mexican species of the tribe Senecioneae (Asteraceae). *Journal of the Mexican Chemical Society* **51**: 160-172.
- Royer, D.L., Meyerson, L.A., Robertson, K.M., y Adams, J.M. 2009. Phenotypic plasticity of leaf shape along a temperature gradient in *Acer rubrum*. *PloS ONE* 4(10): e7653.doi:10.1371/journal.pone.0007653
- Villaseñor Ríos, J.L., Ortiz, E., y Segura, G. 2005. Catálogo taxonómico-geográfico de las Senecioneae mexicanas. Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Biología. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. CE031. México, D. F.
- Wetter, M.A. 1983. Micromorphological characters and generic delimitation of some New World Senecioneae (Asteraceae). *Brittonia* **35**: 1-22.

Apéndice 1. Forma de la hoja, del margen y la altitud de las especies de *Telanthophora* analizadas.

Especie	Colector y número de colecta	Forma de la hoja	Forma del margen	Altitud ms.n.m.
<i>T. andrieuxii</i>	Servín 756	Elíptica	Entero	1200
<i>T. andrieuxii</i>	González M.10254	Obelíptica	Entero	1900
<i>T. andrieuxii</i>	González P.1195	Elíptica	Entero	1950
<i>T. andrieuxii</i>	Medina 3516	Elíptica	Entero	2800
<i>T. andrieuxii</i>	Cortés A. 144	Elíptica	Entero	3000
<i>T. andrieuxii</i>	Martínez S. 6172	Oblonga	Entero	3120
<i>T. andrieuxii</i>	Trejo I. 29	Elíptica	Entero	3138
<i>T. andrieuxii</i>	Rivera H. 2996	Elíptica	Entero	3200
<i>T. cobanensis</i>	Maya J. 1339	Oblanceolada	Denticulado	1400
<i>T. cobanensis</i>	Martínez I. 600	Oblanceolada	Denticulado	1500
<i>T. cobanensis</i>	Bachem C. 385	Oblanceolada	Denticulado	1770
<i>T. cobanensis</i>	Martínez I.133	Elíptica	Entero	2400
<i>T. cobanensis</i>	Villaseñor R. 1238	Oblanceolada	Denticulado	2650
<i>T. grandifolia</i>	Martínez C. 1690	Ovada	Lobado	420
<i>T. grandifolia</i>	Medina A. 136	Ovada	Dentado	600
<i>T. grandifolia</i>	Rincón G. 2454	Obovada	Lobado	750
<i>T. grandifolia</i>	Durán F. 169	Elíptica	Entero	950
<i>T. grandifolia</i>	Martínez S. 18717	Ovada	Entero	1050
<i>T. grandifolia</i>	Grether G. 1912	Ovada	Lobado	1140
<i>T. grandifolia</i>	Romero R. 2975	Ovada	Lobado	1150
<i>T. grandifolia</i>	Munn E. 1433	Ovada	Dentado	1184
<i>T. grandifolia</i>	Boege W. 2053	Ovada	Lobado	1250
<i>T. grandifolia</i>	Sousa S. 3015	Ovada	Lobado	1270
<i>T. grandifolia</i>	Cedillo T. 3025	Orbicular	Lobado	1300
<i>T. grandifolia</i>	Heath M. 664	Ovada	Dentado	1400
<i>T. grandifolia</i>	Beaman 5774	Orbicular	Lobado	1450
<i>T. grandifolia</i>	Calzada 7888	Ovada	Lobado	1500
<i>T. grandifolia</i>	Gómez P. 1516	Ovada	Dentado	1640
<i>T. grandifolia</i>	Martínez I. 618	Obovada	Dentado	1990

Apéndice 1. Continuación.

Especie	Colector y número de colecta	Forma de la hoja	Forma del margen	Altitud ms.n.m.
<i>T. grandifolia</i>	Torres C. 11720	Ovada	Lobado	2070
<i>T. grandifolia</i>	Meave C. 1573	Ovada	Lobado	2300
<i>T. grandifolia</i>	Diego P. 8543	Ovada	Dentado	2450
<i>T. grandifolia</i>	Torres C. 9540	Ovada	Lobado	2900
<i>T. jaliscana</i>	González M. 6279	Oblanceolada	Entero	1900
<i>T. jaliscana</i>	Kowal 2782	Oblanceolada	Entero	2050
<i>T. jaliscana</i>	Rzedowski 16475	Oblanceolada	Entero	2600
<i>T. jaliscana</i>	Catalán H. 2293	Elíptica	Entero	2680
<i>T. liebmannii</i>	Rzedowski 33774	Oblanceolada	Serrado	1800
<i>T. liebmannii</i>	Aguilar S. 791	Oblanceolada	Serrado	1940
<i>T. liebmannii</i>	Clark 50	Oblanceolada	Serrado	2220
<i>T. liebmannii</i>	Rincón G. 181	Oblanceolada	Serrado	2250
<i>T. liebmannii</i>	Croat 65620	Oblanceolada	Serrado	2580
<i>T. standleyi</i>	Soto N. 8343	Elíptica estrecha	Entero	2435
<i>T. uspantanensis</i>	Contreras J. 6798	Elíptica	Denticulado	1600
<i>T. uspantanensis</i>	Pineda R. 681	Elíptica	Denticulado	1700
<i>T. uspantanensis</i>	Clark 49	Elíptica	Denticulado	2300
<i>T. uspantanensis</i>	Acosta C. 2741	Elíptica	Denticulado	2340
<i>T. uspantanensis</i>	Boyle 707	Oblonga	Denticulado	2400
<i>T. uspantanensis</i>	Flores M. 1586	Elíptica	Denticulado	2450

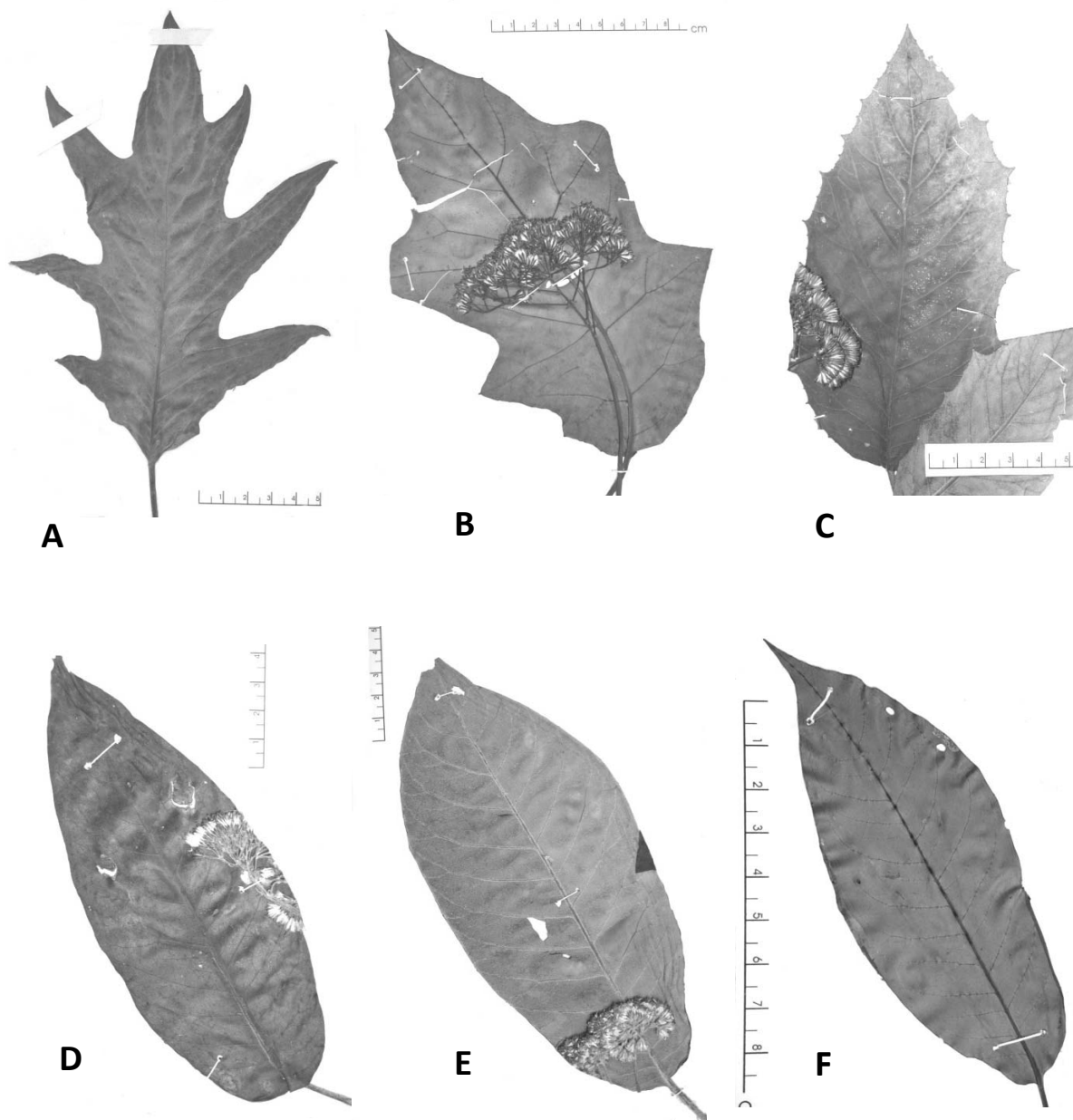


Figura 2.5. Forma de la hoja y grado de división de la lámina en *Telanthophora*. **A.** *T. grandifolia* (Martínez C. 1690), margen lobado, lámina pinnatisecta. **B.** *T. grandifolia* (Meave C. 1573), margen lobado, lámina pinnatilobada. **C.** *T. grandifolia* (Medina A. 136), margen dentado, lámina no dividida. **D.** *T. grandifolia* (Martínez S. 18717), margen entero, lámina no dividida. **E.** *T. grandifolia* (Durán F. 169), margen entero, lámina no dividida. **F.** *T. uspantanensis* (Boyle 707), margen denticulado, lámina no dividida. Escala en centímetros.

CAPÍTULO 3

Desarrollo del patrón de venación en cuatro especies de la
tribu Senecioneae (Asteraceae)

Botanical Sciences 92(1): 23-36

DESARROLLO DEL PATRÓN DE VENACIÓN EN CUATRO ESPECIES DE LA TRIBU SENECIONEAE (ASTERACEAE)

Alicia Rojas-Leal*, Teresa Terrazas y José Luis Villaseñor

Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 70-
233, 04510, México, D.F., México.

Resumen: Para conocer los cambios que ocurren durante el desarrollo del patrón de venación e identificar si la forma de la lámina determina el patrón de venación en miembros de la tribu Senecioneae (Asteraceae), en este trabajo se describió y comparó el desarrollo del patrón de venación durante la expansión de la hoja de *Packera sanguisorbae*, *Psacalium peltatum*, *Roldana angulifolia* y *R. lineolata* cuyas morfologías son contrastantes (formas redondas vs. elípticas y láminas no divididas vs. fuertemente lobuladas). Se recolectaron desde ápices vegetativos hasta hojas completamente desarrolladas, aclararon con una mezcla de fucsina básica-NaOH para la observación de la venación. Los resultados mostraron que el tipo de margen, la disección de la lámina y el patrón de venación (venas primarias y secundarias) se establecen en estadios tempranos del desarrollo, cuando la lámina cuenta con alrededor del 3% de su longitud; la forma de la lámina se establece en etapas posteriores. El desarrollo de las venas tuvo un arreglo jerárquico como en otros taxones. Sin embargo, los órdenes de venación difieren entre lóbulos y dientes. Los lóbulos son irrigados sólo por venas de primer y segundo orden, mientras que en los dientes pueden llegar venas hasta de séptimo orden. Con la forma de la hoja se pudo predecir el patrón de venación, excepto en aquellas de forma elíptica. En las especies de *Packera* el patrón de venación semicraspedódromo festoneado se mantiene, sin importar si la lámina está o no dividida. Se concluye que el establecimiento temprano del patrón de venación y la forma de la hoja son caracteres de potencial importancia taxonómica en la tribu Senecioneae.

Palabras clave: dientes, expansión de la hoja, lóbulos, órdenes de venación, *Packera*, *Psacalium*, *Roldana*.

Abstract: The venation pattern development was described and evaluated during leaf expansion in *Packera sanguisorbae*, *Psacalium peltatum*, *Roldana angulifolia*, and *R.*

lineolata of the Senecioneae tribe (Asteraceae) with contrasting morphologies (round versus elliptical shape and entire versus deeply lobed lamina). The aims of this study were to identify the changes that occur during the venation pattern development and to determine if lamina shape correlates with the venation pattern. Leaves of different ages from meristematic apices to fully developed leaves were collected and cleared. The results showed that type of margin, dissection of lamina, and the venation pattern (primary and secondary veins) are fixed since early stages of the development, when the lamina counts on 3% of its length. However, lamina shape is acquired later in development. Veins development followed a hierarchical pattern as described for other taxones. However, venation orders varied between lobes and teeth. Lobes are irrigated by primary and secondary veins, while up to 7th orden veins are found in the teeth. Leaf shape may predict the venation pattern except when the leaf has an elliptic shape. In *Packera* the festooned semicraspedodromous venation pattern is present in entire or dissected laminas. We conclude that the early establishments of the venation pattern as well as the lamina shape are important characters in the taxonomy of the Senecioneae tribe.

Key words: leaf expansion, lobes, *Packera*, *Psacalium*, *Roldana*, teeth, venation orders.

Asteraceae es una de las familias de dicotiledóneas con mayor número de especies; incluye entre 24,000-30,000 especies, distribuidas en 1,600-1,700 géneros (Funk *et al.*, 1994). Para la familia los trabajos que describen su arquitectura foliar son escasos; solamente se han estudiado alrededor del 3% de los géneros y menos del 1% de las especies de la familia, reportándose venación acródroma, actinódroma, flabelada y pinnada (Felippe y Alencastro, 1966; Paula, 1966; Banerjee y Deshpande, 1973; Banerjee, 1978; Ravindranath y Inamdar, 1985; Milanet *al.*, 2006). También se han realizado estudios comparativos que incluyen la morfología y anatomía de la hoja, haciendo mención de los patrones de venación (Stuessy, 1976; Puttock, 1994; Freire *et al.*, 2002; Gutiérrez y Katinas, 2006; Milanet *al.*, 2006). En estos estudios se han empleado hojas maduras y no consideran posibles diferencias durante su desarrollo; dejando a un lado la posibilidad de obtener información sobre el desarrollo del patrón de venación en hojas con diferente morfología pero taxonómicamente relacionadas. En varias familias de dicotiledóneas se ha estudiado la ontogenia tanto de hojas simples como compuestas para entender la formación del patrón de venación o dilucidar el

desarrollo de la venación reticulada y el origen de las vénulas (Johnson, 1943; Foster, 1952; Slade, 1957, 1959; Pray, 1963; Lersten, 1965; Herbst, 1972; Merrill, 1979). En estos estudios se registra que el grado de división de la lámina, la forma de la hoja y el patrón de venación se evidencian desde tempranas etapas del desarrollo, cuando el primordio cuenta con cerca de 200 μm de longitud. Dengler y Kang (2001) señalan que durante el crecimiento de la hoja la forma inicial puede ser alterada por expansión alométrica.

Las observaciones sobre la arquitectura foliar de los 21 géneros reconocidos por Bremer (1994) en la tribu Senecioneae indican una amplia variación en la morfología de las hojas (Rojas-Leal, datos no publ.). Sin embargo, se desconoce si el patrón de venación en Senecioneae está relacionado con la forma de la hoja y si ambos se adquieren en las primeras fases de expansión de la hoja o en momentos diferentes de su expansión como en otras familias de dicotiledóneas. Por lo anterior, los objetivos de este trabajo fueron: (1) evaluar el desarrollo del patrón de venación durante la expansión de las hojas con morfologías contrastantes, esto es formas redondas vs. elípticas y láminas no divididas vs. fuertemente lobuladas, (2) reconocer los cambios que se presentan durante la formación del patrón de venación desde secundarias hasta vénulas y (3) identificar si la forma de la lámina determina el patrón de venación.

Materiales y métodos

La selección de las especies se basó en el patrón de venación y la división de la lámina más frecuentemente observados en los 21 géneros de Senecioneae (Cuadro 1). Las especies, *Packera sanguisorbae* (DC.) C. Jeffrey, *Psacalium peltatum* (B. L. Rob. & Greenm.) Rydb., *Roldana angulifolia* (DC.) H. Rob. & Brettell y *R. lineolata* (DC.) H. Rob. & Brettell, representan la diversidad encontrada en Senecioneae (Rojas-Leal, datos no publ.).

La revisión de ejemplares de herbario de la tribu Senecioneae evidenció que el patrón de venación es constante en hojas con diferente tamaño de la misma especie. Por ello, se consideró que un único individuo por especie permitiría evaluar el desarrollo del patrón de venación como en otros taxones al tener representadas hojas de diferentes edades (Slade, 1957, 1959; Merrill, 1979) desde meristemas activos hasta hojas maduras. Se recolectaron ápices vegetativos, hojas en condición meristemática, hojas en diferentes estados de expansión y completamente desarrolladas. Las descripciones se basaron en la longitud de la hoja por especie (cuadro 2). Los ejemplares se

obtuvieron de cuatro sitios de la reserva de la Biosfera Mariposa Monarca, en el estado de Michoacán, México. Los ejemplares de referencia se depositaron en el Herbario Nacional de México (MEXU) del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Para remover las hojas en condición meristemática, los ápices vegetativos se separaron del resto del eje. Entre cinco y ocho hojas por especie fueron fijadas en formol-alcohol-agua (Sass, 1961) durante 12 h, lavadas en agua corriente y conservadas en alcohol etílico al 70%. Las hojas se aclararon con una mezcla de fucsina básica-NaOH al 10% durante 12 h a 56 °C, enjuagadas con agua de la llave hasta que se produce el viraje de color, deshidratadas en una serie de alcoholes graduales y xileno y montadas en resina sintética (Fuchs, 1963). Las hojas se fotografiaron y escanearon para mostrar la forma general de la morfología y el patrón de venación; además se realizaron dibujos con una cámara lúcida en un microscopio óptico (Zeiss, modelo Primo-Star) para evidenciar detalles del desarrollo de la venación. Se empleó la terminología de Moreno (1984) para indicar el tipo de división de la lámina, forma de la base y del ápice. El patrón de venación se describió de acuerdo con Ellis *et al.* (2009) y complementado con Klucking (1995).

Resultados

Las etapas descriptivas para cada especie se basaron en la longitud del pecíolo/lámina de la hoja como se indica en cuadro 2. En el cuadro 3 se resaltan los cambios en la forma de la lámina y el momento en que alcanza la forma general de la hoja madura y estos cambios se ilustran en las figuras 1-5.

Packera sanguisorbae. Etapa **a**, la lámina mide 0.5 cm de longitud, tiene forma elíptica, ápice obtuso, base continua con el pecíolo y es fuertemente sectada, con margen dentado y pubescente. Son evidentes tres pares de lóbulos laterales y un lóbulo apical, el cual es de mayor tamaño con respecto a los demás; todos se encuentran traslapados (Figura 1Aa). El pecíolo tiene una longitud de 1.7 cm con tres cordones vasculares, dos laterales y uno central, que se continúan hacia la lámina conformando la vena media. Las venas secundarias se ramifican hacia el margen y las ramas se unen a las suprayacentes formando arcos. Las venas secundarias basales desarrollan una segunda serie de venas laterales sobre el lado basiscópico formando una serie de arcos exteriores y hacia el margen las secundarias terminan en los dientes

de primer orden. Esta configuración de las venas define la venación pinnada semicraspedódroma festoneada. Entre las venas secundarias se originan venas terciarias y cuaternarias desarrollando un retículo, pero sin llegar a formar areolas. Las venas terciarias y cuaternarias están conformadas básicamente por tejido procambial aunque, en algunas venas terciarias hay elementos del xilema diferenciados. La venación marginal está formada por venas de cuarto orden. En los dientes, la terminación vascular muestra una vena central cuaternaria derivada de la serie de arcos exteriores con hileras de elementos traqueales que se abren y no llegan al margen del diente y, a cada lado, una vena lateral también de cuarto orden; la diferenciación del xilema en las tres venas del diente es en sentido basípeto. El curso de la vena primaria y las secundarias es recto. Etapa **b**, la lámina tiene 0.7 cm de longitud, el pecíolo presenta la misma longitud que en la etapa anterior (Figura 1Ab); se cierran las venas cuaternarias para formar las areolas y son evidentes las vénulas. Hay una mayor diferenciación de los elementos traqueales con respecto a la etapa anterior. La venación marginal es cerrada y en la mayoría de los dientes ha concluido la diferenciación del xilema. Etapa **c**, la forma se define como obovada (Figura 1Ac, Cuadro 3). Se hace evidente la separación de los lóbulos de la hoja, con dominancia en el tamaño del lóbulo apical. Las venas terciarias se definen como reticuladas al azar. Los dientes se expanden y, entre las venas laterales del diente, inicia la formación de un retículo; la venación marginal se mantiene con venas de cuarto orden (Figura 2B). Etapa **d**, las venas cuaternarias tienen elementos traqueales totalmente diferenciados; las vénulas se encuentran no ramificadas o una vez ramificadas, ocasionalmente con dos vénulas por areola y algunas areolas ciegas (Figura 2A). El curso de todas las venas es sinuoso. El ápice continúa siendo obtuso pero la base de la lámina se define como truncada. Etapa **e**, es a partir de este momento donde únicamente se dan cambios en el tamaño de la lámina y el pecíolo (Cuadros 2, 3; Figura 1Ac-e). A partir de esta etapa la hoja es madura, con un pecíolo en posición marginal, lámina de contorno obovado, borde dentado, pinnatisecta, el lóbulo terminal superior con ápice obtuso, glabra a tomentulosa y una venación pinnada semicraspedódroma festoneada.

Psacalium peltatum. Etapa **a**, la lámina mide 0.2 cm de longitud y se encuentra “plegada” como un paraguas (Figura 1Ba), extendida tiene forma lobulada, con margen entero y pubescente. El pecíolo tiene una longitud de 0.1cm y se observan siete cordones vasculares constituidos por una o dos hileras de elementos traqueales. Cada

cordón se curva al entrar en la lámina y se dirige hacia cada lóbulo, estos cordones serán las venas primarias (Figura 1Ba), diferenciándose en una sucesión acrópeta a lo largo de las venas primarias, las venas secundarias. Las secundarias están constituidas por una sola hilera de tejido procambial. Sin embargo, hay algunos elementos traqueales diferenciándose en sentido acrópeto. En el ápice de la vena primaria de cada lóbulo la disposición de los elementos traqueales es abierta sin llegar al margen del lóbulo. El curso de las venas primarias es recto conformando un patrón radiado palmado. Etapa **b**, la lámina tiene 0.4 cm de longitud y el pecíolo de 0.3 cm (Cuadro 2; Figura 1Bb); las venas secundarias se alargan y comienzan a curvarse dirigiéndose hacia los dientes primarios que se están originando en el margen de cada lóbulo, elementos traqueales hacia los dientes no han completado su diferenciación. En el tercio apical de los lóbulos las venas secundarias se han unido con el ápice de la vena primaria y la diferenciación del xilema en estas secundarias es en un sentido basípeto, además, son evidentes poros de gutación en el ápice de los lóbulos (Figura 3A). No hay una venación marginal ya que las venas secundarias aún están desarrollándose y se encuentran abiertas con excepción del tercio apical del lóbulo. Etapa **c**, el crecimiento intercalar es evidente, lo que hace que la lámina se despliegue y presente una forma casi circular (Cuadro 3), el margen se establece como lobulado-dentado. El pecíolo se encuentra en posición peltado-excéntrico con respecto a la lámina (Figura 1Bc). El curso de las venas primarias y secundarias es sinuoso; además, las secundarias se unen con la suprayacente (Figura 1Bc) y hacia el margen se desarrollan externamente dos series de arcos que originan un patrón semicraspedódromo festoneado. Entre las venas secundarias se origina un retículo. Las venas terciarias se definen como reticuladas al azar y las cuaternarias conforman areolas bien desarrolladas (Figura 2C); en todas las venas los elementos del xilema se encuentran diferenciados. Las vénulas son no ramificadas, una vez ramificadas y, ocasionalmente, más de una vénula por areola (Figura 2C). La venación marginal se cierra por arcos exteriores de venas cuaternarias (Figura 2D). La actividad meristemática marginal en los lóbulos es aún muy activa ya que en ciertas áreas del margen se inician nuevos dientes, de segundo orden. Una rama procambial de las venas cuaternarias se dirige hacia los dientes recientemente formados, que corresponde a una vena central de quinto orden y de ella se derivan dos ramas también de quinto orden a cada lado de la vena central, las cuales se unen al ápice de la vena central. Ocasionalmente se pueden derivar de una a tres venas laterales en los dientes.

Etapa **d**, los principales cambios son a nivel del margen; por crecimiento intercalar aumenta el tamaño de los lóbulos, así como el de los dientes primarios y secundarios formados en cada lóbulo; los dientes cercanos al ápice son los de mayor tamaño (Cuadro 2, Figura 1Bd). Etapa **e**, continúa la formación de nuevos dientes de tercer orden, el arreglo vascular de los mismos es similar al anteriormente descrito (Figura 1Be). Etapa **f**, la actividad meristemática marginal aún no ha cesado ya que continúan desarrollándose nuevos dientes (cuarto orden) similar a lo previamente descrito (Figura 1Be, f). El crecimiento diferencial en los dientes origina el incremento en su longitud principalmente de los primarios y su aspecto es similar al de un lóbulo. Etapa **g**, el crecimiento intercalar en los lóbulos aumenta su ancho así como el tamaño de los dientes de primero a tercer orden, los cuales adquieren en aspecto similares al de los lóbulos; no obstante, los dientes de cuarto orden no han incrementado su tamaño. A partir de esta etapa la hoja es madura, presenta un pecíolo peltado central, lámina de forma orbicular, seis a ocho lóbulos con ápices agudos, borde dentado, palmatipartida (Figura1Bg), haz piloso, envés tomentoso y venas primarias prominentes en el envés.

Roldana angulifolia. Etapa **a**, la lámina mide 1.3 cm de longitud, tiene forma elíptica, con ápice agudo, base casi continua con el pecíolo y margen dentado con dientes de primero y segundo orden. Los dientes más evidentes son los de primer orden, el apical (1) y dos pares de laterales (2-3, 4-5; Figura 4Aa); los dientes de segundo orden, casi inconspicuos, se ubican entre el apical y los laterales; la lámina es pubescente. La longitud del pecíolo es de 0.3 cm y presenta cinco cordones vasculares, tres centrales conforman las venas primarias (Figura 4Aa) y dos laterales forman venas secundarias basales. El cordón central (primaria central) continúa hasta el ápice de la hoja diferenciándose ramas en una sucesión acrópeta, que darán origen a las venas secundarias (Figura 4a). El curso de las venas primarias es recto conformando un patrón actinódromo suprabasal. En la mitad superior de la hoja, el primer par de venas secundarias se bifurca, una rama se dirige hacia los dientes de primer orden (dientes 4-5; Figura 4Aa) y la otra rama se curva para unirse a las secundarias suprayacentes, formando arcos. En la mitad basal de la hoja, las venas secundarias laterales se ramifican y una de sus ramas se dirige hacia los dientes basales de segundo orden y la otra se une a las secundarias suprayacentes. Entre las venas secundarias se inicia la diferenciación de un retículo de venas, la mayoría conformadas por tejido procambial. En los dientes de segundo orden, hay una vena central y dos laterales poco

desarrolladas a cada lado, todas de cuarto orden, la maduración del xilema es en sentido basípeto. La venación marginal es abierta formada por venas de cuarto orden que están diferenciándose. Etapa **b**, hay crecimiento intercalar diferencial siendo mayor en la base de la hoja y, por ello, los dientes basales de primer orden (2-3, Figura 4Ab) son distintivos. Este crecimiento hace que la hoja adquiera una forma triangular (Figura 4Ab, Cuadro 3); el ápice mantiene su forma aguda y la base adquiere una forma truncada. El pecíolo claramente se diferencia de la lámina. El curso de las venas primarias y secundarias es recto. Las venas secundarias laterales a lo largo de su lado basiscopico originan una serie de venas terciarias. Las venas terciarias hacia el interior de la lámina se definen como reticuladas al azar y las cuaternarias forman las areolas bien desarrolladas; las vénulas son simples o una vez ramificadas (Figura 5A); con menor frecuencia se observan más de dos vénulas no ramificadas por areola y también son evidentes areolas ciegas. La venación marginal, compuesta por venas de cuarto orden se cierra en forma de arcos (Figura 5B). Se aprecian cinco lóbulos (Figura 4Ab) que corresponden a los dientes de primer orden y se inicia la acumulación de tejido vascular a partir de las venas cuaternarias cercanas al margen para originar dientes de tercer orden (Figura 3B, C). Etapa **c**, la actividad meristemática marginal continua ya que en los lóbulos se originan nuevos dientes de cuarto orden entre los ya diferenciados; en estos dientes, venas de quinto orden se derivan de los arcos marginales cuaternarios y se arreglan como una rama central y dos ramas laterales a cada lado sin llegar al margen del diente; el ápice de la rama central es ancha y se alarga, sobresaliendo del resto de la superficie epidérmica (Figura 3D). La maduración del xilema en los dientes es en sentido basípeto. Las ramas laterales en el diente dan origen a un par de isletas que en los dientes primarios y secundarios originan un retículo de venas de sexto orden conformando areolas y vénulas (Figura 3E, F). Etapa **d**, el ápice continua siendo agudo y la base truncada. En la base el crecimiento intercalar es diferencial en los dientes de segundo orden (2-3, Figura 4Ad), provocando un incremento en la longitud de dichos dientes que resultan morfológicamente similares a los lóbulos que los contienen (Figura 4Ad, Ae, ver números I-II). Se tiene en promedio cinco lóbulos diferenciados cuyo origen son dientes primarios y dos lóbulos menores cuyo origen son dientes de segundo orden, pero continua la diferenciación de nuevos dientes (Figura 3E, F). Etapa **e**, ligero incremento en el tamaño (Cuadros 2, 3), el crecimiento intercalar origina que se diferencie otro par basal de dientes cercanos al pecíolo (dientes de tercer orden; Figura 4Ae). Etapa **f**, hay un marcado crecimiento en

los dientes basales de tercer orden que son los que se observan más desarrollados con respecto a la etapa anterior (Figura 4Af, ver números III-IV). En el resto de los lóbulos y aún sobre los dientes de cuarto orden continúan diferenciándose dientes que corresponden al quinto orden. A partir de esta etapa la hoja es madura, con pecíolo en posición marginal, lámina de contorno suborbicular, borde dentado, palmatilobada, ápice de los lóbulos agudo y patrón de venación palmado actinódromo.

Roldana lineolata. Etapa **a**, la lámina cuenta con 0.4 cm de longitud, tiene forma elíptica, ápice agudo, base continua con el pecíolo, margen dentado y pubescente (Figura 4Ba, Cuadro 2). El pecíolo tiene tres cordones vasculares que entran a la lámina. A lo largo de los cordones vasculares se diferencian en una sucesión acrópeta las venas secundarias, las cuales se dirigen hacia los tres pares de dientes primarios localizados aproximadamente en los dos primeros tercios basales de la hoja (Figura 4Ba, números 1-6) y, en el tercio apical de la hoja, las venas secundarias se curvan para unirse a la secundaria suprayacente y forman arcos definiendo la venación pinnada, craspedódroma mixta. Además, tanto en el ápice de la hoja como en los seis dientes de primer orden se aprecia una fuerte actividad meristemática. Hacia el tercio apical de la hoja, entre los arcos de las venas secundarias inicia el desarrollo de un retículo de venas terciarias procambiales y una lobulación del margen anunciando la formación de dientes de segundo orden. El curso de la vena primaria y las secundarias, es ligeramente sinuoso. Etapa **b**, el pecíolo se diferencia (Cuadro 2; Figura 4Bb). En los dos tercios basales de la hoja las venas terciarias se pueden unir a las venas secundarias en el ápice de los dientes de primer orden, o bien, unirse con las venas terciarias suprayacentes originando isletas. Hacia el tercio apical de la hoja, el retículo entre las venas secundarias apicales está más desarrollado y hay elementos del xilema diferenciados. De las venas secundarias se derivan las de tercer orden, algunas de ellas se dirigen hacia los dientes secundarios que se están diferenciando y otras se cierran para formar arcos exteriores. Las venas de los dientes se arreglan como una vena central con varias hileras de elementos traqueales y dos venas débiles a cada lado, las tres de tercer orden. En los dientes la maduración del xilema es en sentido basípeto. No hay cambio ni en el ápice ni en la lámina. Etapa **c**, se incrementa el tamaño (Cuadro 2, Figura 4Bc). Hacia el tercio apical de la hoja y cercano al margen, las venas terciarias se van cerrando para formar una serie de arcos exteriores aunque algunos se observan como arcos incompletos; en el margen se evidencia la formación

de nuevos dientes tanto en el ápice como en la base de la hoja, dientes terciarios, y en ellos la distribución de los haces es igual a la etapa anterior. La venación marginal continua siendo incompleta. Etapa **d**, la base tiende a adelgazarse en su parte más basal (Cuadros 2, 3). El crecimiento intercalar diferencial en los dientes primarios permite que se expandan y éstos presenten diferente tamaño. El curso de las venas continúa siendo sinuoso. Se hacen evidentes venas intersecundarias. El patrón de las venas terciarias se establece como reticulado al azar y se desarrolla un retículo entre las venas terciarias. Las venas cuaternarias forman areolas bien desarrolladas. Las vénulas son no ramificadas o una vez ramificadas; ocasionalmente más de una vénula por areola (Figura 5C). La venación marginal a partir de esta etapa es cerrada (Figura 5D). La actividad meristemática marginal continúa siendo activa, ya que nuevos dientes se originan pero básicamente en los dientes de primer orden con el patrón de vascularización descrito en la primera etapa. Es a partir de esta etapa, que únicamente se produce la expansión de la lámina y la tasa de crecimiento del pecíolo es baja comparada con las especies anteriormente descritas (Figura 4Bd, Cuadro 2). Etapa **e**, la base se define como oblicua y el tamaño se incrementa (Cuadro 2, Figura 4Be-h). Los dientes de primer orden se expanden por crecimiento intercalar (Figura 2Be, ver 1-6) y tienen un aspecto similar a los lóbulos. Etapa **f**, los dientes basales de tercer orden sufren un crecimiento diferencial, el cual es en un sentido basípeto (Figura 4Bh, ver I-IV), en los otros dientes no se aprecia crecimiento. Etapa **g**, la lámina y el pecíolo mantienen su tamaño con respecto a la etapa anterior (Cuadro 2). Por crecimiento intercalar se incrementa el tamaño de los lóbulos (dientes de primer orden). Etapa **h**, se desarrollan dientes hasta de quinto orden sobre los lóbulos. A partir de esta etapa la hoja es madura (Cuadro 2), con un pecíolo en posición marginal, lámina elíptica, pinnatilobada, borde dentado, ápice agudo, base oblicua a atenuada, haz glabrescente, envés densamente tomentoso, blanco o grisáceo, con la vena central prominente en el envés y un patrón de venación pinnado craspedódromo mixto.

Discusión

Desarrollo. El patrón de venación se estableció temprano en el desarrollo de la hoja de las cuatro especies estudiadas, originándose en primer lugar la(s) vena(s) primaria(s) y en segundo lugar en un sentido acrópeto a lo largo de la(s) vena(s) primaria(s) las venas secundarias. El desarrollo de las venas en estas Senecioneae tuvo un arreglo jerárquico, es decir, los cordones procambiales de las venas primarias se desarrollan

antes que en las venas secundarias y así sucesivamente concordando con lo registrado por varios autores (Foster, 1952, Merrill, 1979; Dengler y Kang, 2001). Además, la formación de las venas de orden superior se produjo más tarde, durante la expansión de la hoja en regiones preformadas y este patrón de venas superiores no refleja la forma de la hoja como lo hacen las venas de menor orden (Dengler y Kang, 2001). Las vénulas se desarrollaron progresivamente en un proceso ordenado de diferenciación, similar a lo registrado en otras familias de dicotiledóneas (Slade, 1959; Pray, 1963; Merrill, 1979).

La selección de cuatro especies con amplia variación en la forma de la hoja permitió reconocer que el patrón de venación también es diverso; por ejemplo, pinnado semicraspedódromo festoneado en *Packera sanguisorbae*, radiado-palmado semicraspedódromo festoneado en *Psacalium peltatum*, palmado actinódromo en *Roldana angulifolia* y pinnado craspedódromo mixto en *R. lineolata*. Los tipos pinnado y palmado ya se habían mencionado para la familia (Felippe y Alencastro, 1966; Paula, 1966; Banerjee y Deshpande, 1973; Ravindranath y Inamdar, 1985; Milan *et al.*, 2006), pero no el patrón de las secundarias para las pinnadas. Estos patrones de venación se establecieron cuando las hojas tenían longitudes de 2-13 mm (etapa **a**) y alcanzaron su estado maduro, con longitudes de 22-31 mm (etapa **c**). El establecimiento temprano del patrón de venación también se ha registrado en otras familias (Foster, 1952; Slade, 1957; Merrill, 1979).

Venas de órdenes superiores. Se observó que las venas de orden superior son las de quinto orden y éstas corresponden a las vénulas. Sin embargo, en el margen, específicamente en los dientes se desarrollaron venas hasta de séptimo orden, las cuales corresponden a las vénulas y cuyo origen es del retículo de venas presente entre las venas laterales de los dientes. Este detalle no se ha descrito o discutido para otros miembros de las Asteraceae y sería interesante su evaluación con la finalidad de conocer si es un patrón general para la familia asociado a los dientes.

Lóbulos y dientes. Los lóbulos se originaron temprano en el desarrollo de la hoja y se reconocieron por ser puntos meristemáticos de alta actividad mitótica como se aprecia en las láminas muy jóvenes (Figuras 1Aa, Ba, 4Aa, Ba), así como por su vascularización, es decir, se encuentran irrigados por venas primarias o secundarias. Durante la expansión alométrica de la lámina, los lóbulos tuvieron un mayor crecimiento en comparación con los dientes. Los dientes son definidos como “las divisiones poco profundas que se hallan en el margen de las hojas” (Font Quer, 1953) y su

vascularización está dada por venas terciarias u órdenes superiores. La presencia de dientes en las láminas foliares son comunes en las Senecioneae así como en otras Asteraceae y otras familias de dicotiledóneas (Slade, 1957; Lersten, 1965; Banerjee, 1978; Milan *et al.*, 2006). En el desarrollo de la lámina, los lóbulos y los dientes se originaron precozmente cuando ésta tiene de 4 a 13 mm de longitud; tamaño semejante a lo registrado en otras familias de plantas (Slade, 1957; Lersten, 1965; Merrill, 1979). Ellis *et al.* (2009) señalan que la diferencia entre diente y lóbulo suele ser ambigua, y que estas proyecciones de la lámina principalmente se diferencian por su tamaño. Con base en nuestras observaciones, sugerimos para Asteraceae asignar el término de lóbulo cuando la proyección de la lámina está irrigada por venas de orden inferior, primarias o secundarias, mientras que el término diente se asigna a aquellos que son irrigados por venas de órdenes iguales o superiores a las venas terciarias. Un ejemplo son las especies de *Roldana* estudiadas aquí, donde los pares asignados como dientes en las primeras etapas del desarrollo corresponden a los lóbulos a partir de la etapa **c** en *Roldana angulifolia* y la etapa **d** en *R. lineolata*.

De acuerdo con Dale y Milthorpe (1983) las tasas de crecimiento no son uniformes sobre la lámina en expansión sino que varían espacial y temporalmente. Por ello, la región central adyacente a las venas de órdenes inferiores (primero y segundo) muestra tasas de expansión relativamente más altas que las regiones periféricas. En las especies estudiadas se observó que la actividad meristemática marginal es más activa que en el resto de la lámina ya que nuevos dientes se van originando conforme la hoja se va expandiendo. Las tasas de expansión fueron diferenciales en los dientes, distinguiéndose por su longitud dientes de primero a tercer orden. Debido a las longitudes que alcanzan los dientes de primer orden, éstos pueden ser morfológicamente similares a los lóbulos, tal es el caso de *Psacalium peltatum*, *Roldana lineolata* y *R. sanguisorbae* (Figuras 1Bg, 4Af, Bh).

La vascularización de los dientes en *Prunus* (Rosaceae) y en *Trifolium* (Fabaceae) deriva de ramas de venas secundarias, las cuales alcanzan el margen de la hoja (Slade, 1957; Lersten, 1965). Nuestros resultados muestran que la vascularización del diente es más compleja en las especies estudiadas de Senecioneae. Ésta se origina a partir de ramas de las venas marginales, las cuales pueden ser de tercer, cuarto o quinto orden que se organizan como una vena central y a cada lado venas laterales. La vena central inicia con hileras de elementos procambiales que se dirigen al diente y posteriormente se originan las venas laterales.

Estas venas laterales, con maduración basípeta, confluyen con la vena central y dan un engrosamiento adicional al diente.

Banerjee (1978) registra para *Sonchus arvensis* (Lactuceae, Asteraceae) que la organización vascular de los lóbulos y dientes es similar. Para los lóbulos describe la vasculatura como una vena central y dos venas laterales; que pueden ser hasta cuatro venas laterales en los lóbulos grandes. También describe que en la punta de los dientes se encuentra un espacio el cual está revestido por células alargadas. De acuerdo con nuestras observaciones, las células alargadas a las cuales hace alusión Banerjee (1978) corresponden a la fusión de la vena central y laterales, así como al incremento de elementos traqueales en ellas durante la expansión de la hoja. En la descripción que acompaña la ilustración de la venación foliar de los dientes en *Sonchus*, Banerjee (1978) menciona que en los lóbulos las venas se anastomosan y entonces terminan. Sin embargo, el establecimiento del patrón de venación en los dientes es mucho más complejo y sólo puede ser entendido cuando se estudia el desarrollo de la hoja tal y como se demuestra en este trabajo.

Los lóbulos y los dientes tuvieron la estructura de un hidátodo aunque se desconoce si son funcionales y éstos parecen estar ampliamente distribuidos en las Asteraceae (Lersten y Curtis, 1985). La exudación de agua a través de los hidátodos se ha documentado para numerosos taxones (Lersten y Curtis, 1985) y trabajo experimental ha demostrado que evitan la inundación del mesofilo por presión de raíz (Feild *et al.*, 2005). Los hidátodos podrían ser una estructura que les ha permitido a las Asteraceae y, en particular, a los miembros de Senecioneae ser exitosos no sólo en ambientes templados, sino también en lugares húmedos e inundables como parte del sotobosque.

División de la lámina. El grado de división de la lámina también se estableció temprano en la ontogenia de las hojas y se mantuvo hasta terminar su desarrollo. Tradicionalmente se ha considerado que la forma y el grado de división de las hojas de angiospermas son muy variables, haciéndolas estructuras poco útiles en estudios taxonómicos (Stace, 1984; Tomlinson, 1984). Sin embargo, las hojas aquí estudiadas, con formas y división de la lámina contrastantes, mostraron variación en cuanto a su forma en las primeras etapas de desarrollo (Cuadro 3), no así su grado de división. Para otras familias de dicotiledóneas se han registrado resultados similares tanto para hojas simples como compuestas (Lersten, 1965; Merrill, 1979; Dengler, 1984; Sugiyama y Hara, 1988).

Las hojas de las cuatro especies estudiadas presentaron una lámina simple, con diferente grado de división de la misma. Ravindranath y Inamdar (1985) interpretan a las hojas de *Artemisia vulgaris* y *Cyathocline purpurea* como hojas compuestas, lo cual consideramos es un apreciación equivocada. En las hojas fuertemente sectadas aquí estudiadas se observa una lámina muy reducida cercana a la vena primaria, por lo tanto, no hay segmentos que conformen unidades independientes creciendo sobre un eje principal o raquis como también se interpreta para algunas especies de *Tagetes* (García-Sánchez *et al.*, 2012). Con base en esta característica, las hojas de *Packera sanguisorbae* se definen en este trabajo como pinnatisectas.

Patrón de venación vs. forma-margen-división. Para las especies estudiadas de la tribu Senecioneae se encontró que el patrón de venación se puede predecir a través de la forma de la hoja, en especial en aquellas que tienen lóbulos o dientes, los cuales se manifiestan temprano en el desarrollo de la lámina o bien en aquellas donde la forma de la hoja tiene una proporción largo-ancho uno a uno. Por ejemplo, una hoja circular comúnmente tiene un patrón de venación radiado palmado (*Psacalium eriocarpum*, *P. megaphyllum*, *P. peltatum*, *P. quercifolium*, *Psacaliopsis paneroi*, *P. purpusii*, *Pippenalia delphinifolia*) y, menos frecuentemente, un patrón actinódromo suprabasal, o bien una hoja linear tiene un patrón de venación paralelódro como en *Tetradymia comosa*. Sin embargo, si una hoja es ovada predomina un patrón de venación actinódromo suprabasal (*Digitacalia crypta*, *D. napeifolia*, *Pittocaulon praecox*, *P. velatum*, *Nelsonianthus tapianus*), pero se pueden presentar en menor proporción variantes del craspedódromo (*Emilia fosbergii*, *Senecio bracteatus*; Cuadro 1). Notoriamente, en la hoja de forma elíptica de Senecioneae se desarrollan todos los tipos de patrón de venación, lo que sugiere que esta forma de hoja podría ser ancestral y dependiendo del margen tendrán venación pinnada o craspedódroma.

Como señalan Dengler y Kang (2001) la forma de la hoja también se adquiere tempranamente y se modifica por la expansión alométrica de la lámina. En el caso de las cuatro especies estudiadas, esta generalización se cumple. En las hojas de tres especies, la forma se modifica por expansión diferencial de la lámina cambiando durante los primeros estadios de desarrollo hasta alcanzar la madurez. Sin embargo, el patrón de venación es fijo. En caso de la forma elíptica (*Roldana lineolata*), ésta se conserva desde muy temprano en su desarrollo hasta la madurez. El patrón de venación en Senecioneae es constante en algunos géneros, sin importar si la lámina está dividida o no. Por ejemplo, el patrón de venación semicraspedódromo festoneado

en *Packera* está presente tanto en hojas obovadas con una lámina pinnatisecta (*P. angulifolia*, *P. coahuilensis*, *P. millelobata*, *P. montereyana*, *P. tampicana*, *P. zimpanica*) como en hojas obovadas con láminas no divididas (*P. bellidifolia*, *P. candidissima*, *P. hintoniorum*, *P. neomexicana*, *P. obovata*).

Concluimos que el patrón de venación, el grado de división, el tipo de margen y la forma de la lámina son atributos que se establecen en etapas tempranas de la ontogenia de hoja en especies de la tribu Senecioneae. Se considera que estos rasgos son potencialmente útiles en la identificación de sus géneros. La combinación de los caracteres presentes tanto en hojas maduras como inmaduras facilitarán la identificación de material actual y de microfósiles de la familia Asteraceae.

AGRADECIMIENTOS

El primer autor agradece al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) por el apoyo otorgado para la realización de esta investigación y al CONACyT por la beca otorgada (No. 194208) para sus estudios de doctorado. Agradecemos a los biólogos Juan Martínez Cruz y Miguel Ángel Salinas Melgoza por su ayuda en el campo durante la recolección del material y a Julio César Monteros por su trabajo gráfico. A dos revisores anónimos agradecemos sus valiosos comentarios y sugerencias que permitieron mejorar el manuscrito.

LITERATURA CITADA

- Banerjee G. 1978. Foliar venation of *Sonchus arvensis*. *Current Science* **47**:26-27.
- Banerjee G. y Deshpande B.D. 1973. Foliar venation and leaf histology of certain members of Compositae. *Flora* **162**:529-532.
- Bremer K. 1994. *Asteraceae. Cladistic and Classification*. Timber Press, Portland.
- Dale J.E. y Milthorpe F.L. 1983. General features of the production and growth of leaves. En: Dale J.E. y Milthorpe F.L. Eds. *The Growth and Functioning of Leaves*, pp. 152-178, Cambridge University Press, Cambridge.
- Dengler N.G. 1984. Comparison of leaf development in normal (+/+), entire (e/e), and lanceolate (La/+) plants of tomato, *Lycopersicon esculentum* 'Ailsa Craig'. *Botanical Gazette* **145**:66-77.

- Dengler N. y Kang J. 2001. Vascular patterning and leaf shape. *Current Opinion in Plant Biology* **4**:50-56.
- Ellis B., Daly D.C., Hickey J., Johnson K.R., Mitchell J.D., Wilf P. y Wing S.L. 2009. *Manual of Leaf Architecture*. New York Botanical Garden, Nueva York.
- Feild T.S., Sage T.L., Czerniak C. y Iles W.J.D. 2005. Hydathodal leaf teeth of *Chloranthus japonicus* (Chloranthaceae) prevent guttation-induced flooding of the mesophyll. *Plant, Cell and Environment* **28**:1179-1190.
- Felippe G.M. y Alencastro de F.M.M.R. 1966. Contribuição ao estudo da nervação foliar das Compositae dos Cerrados: I- Tribus Helenieae, Heliantheae, Inuleae, Mutisieae e Senecionae. *Anais da Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro* **38** (suplemento):125-156.
- Font Quer P. 1953. *Diccionario de Botánica*. Ed. Labor, Barcelona.
- Foster A.S. 1952. Foliar venation in angiosperms from an ontogenetic standpoint. *American Journal of Botany* **39**:752-766.
- Freire S., Katinas L. y Sancho G. 2002. *Gochnatia* (Asteraceae, Mutiseae) and the *Gochnatia* complex: taxonomic implications from morphology. *Annals of Missouri Botanical Garden* **89**:524-550.
- Fuchs C. 1963. Fuchsin staining with NaOH clearing for lignified elements of whole plants or plants organs. *Stain Technology* **38**:141-144.
- Funk V.A., Bayer R.J., Keeley S., Chan R., Watson L., Gemeinholzer B., Schilling E., Panero J.L., Baldwin B.G., Garcia-Jacas N., Susanna A. y Jansen R.K. 1994. Everywhere but Antarctica: using a supertree to understand the diversity and distribution of the Compositae. *Biologiske Skrifter* **55**:343-374.
- García-Sánchez F., López-Villafranco M.E., Aguilar-Rodríguez S. y Aguilar-Contreras A. 2012. Etnobotánica y morfo-anatomía comparada de tres especies de *Tagetes* que se utilizan en Nicolás Romero, Estado de México. *Botanical Sciences* **90**:221-232.
- Gutiérrez D. y Katinas L. 2006. To which genus of Asteraceae does *Liabum oblancheolatum* belong? Vegetative characters have the answer. *Botanical Journal of Linnean Society* **150**:479-486.
- Herbst D. 1972. Ontogeny of foliar venation in *Euphorbia forbesii*. *American Journal of Botany* **59**:843-850.
- Johnson M.A. 1943. Foliar development in *Zamia*. *American Journal of Botany* **30**:366-378.

- Klucking E. 1995. *Leaf Venation Patterns*. Volume 7. J. Cramer, Berlín.
- Lersten N. 1965. Histogenesis of leaf venation in *Trifolium wormskioldii* (Leguminosae). *American Journal of Botany* **52**:767-774.
- Lersten N. y Curtis J.D. 1985. Distribution and anatomy of hydathodes in Asteraceae. *Botanical Gazette* **146**:106-114.
- Merrill E.K. 1979. Comparison of ontogeny of three types of leaf architecture in *Sorbus* L. (Rosaceae). *Botanical Gazette* **140**:328-337.
- Milan P., Hissae A. y Appezzato-da-Glória B. 2006. Comparative leaf morphology and anatomy of three Asteraceae species. *Brazilian Archives of Biology and Technology* **49**:135-144.
- Moreno N.P. 1984. *Glosario Botánico Ilustrado*. Compañía Editorial Continental. México, D.F.
- Paula de J.E. 1966. Contribuição ao estudo da nervação foliar das Compostas dos Cerrados.III- Tribo Astereae. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Serie Botânica, Belém* **23**:1-13.
- Pray T.R. 1963. Origin of vein endings in angiosperm leaves. *Phytomorphology* **13**:60-81.
- Puttock C. 1994. Anatomy and morphology of *Cremnothamnus* (Asteraceae), a new genus for *Helichrysum thomsonii*. *Australian Systematic Botany* **7**:569-583.
- Ravindranath K. y Inamdar J.A. 1985. Leaf architectural studies in the Asteraceae-II. *Korean Journal of Botany* **28**:57-67.
- Sass J.E. 1961. *Botanical Microtechnique*. The Iowa State University Press, Ames.
- Slade B.F. 1957. Leaf development in relation to venation, as show in *Cercis siliquastrum* L., *Prunus serrulata* Lindl. and *Acer pseudoplatanus* L. *New Phytology* **56**:281-301.
- Slade B.F. 1959. The mode of origin of vein-endings in the leaf of *Liriodendron tulipifera* L. *New Phytology* **58**:299-306.
- Stace C.A. 1984. The taxonomic importance of leaf surface. En: Heywood V.H. y Moore D.M. Eds. *Current Concepts in Plant Taxonomy, Systematics Association Special Vol. 25*, pp. 67-94, Academic Press, Londres.
- Stuessy T.D. 1976. A systematic review of the subtribe Lagasceinae (Compositae, Heliantheae). *American Journal of Botany* **63**:1289-1294.
- Sugiyama M. y Hara N. 1988. Comparative study on early ontogeny of compound leaves in Lardizabalaceae. *American Journal of Botany* **75**:1598-1605.

Tomlinson P.B. 1984. Vegetative morphology –some enigmas in relation to plant systematics. En: Heywood V.H. y Moore D.M. Eds. *Current Concepts in Plant Taxonomy, Systematics Association Special Vol. 25*, pp. 49-66, Academic Press, Londres.

Cuadro 1. Tipo de división de la lámina, forma, margen y patrón de venación para los 21 géneros que conforman la tribu Senecioneae. AS= Actinódromo suprabasal; B = Broquidódromo; BD= Broquidódromo débil; C = Craspedódromo; CM = Craspedódromo mixto; CL = Cladódromo; P = Paralelódromo; RP = Radiado-palmado; SF = Semicraspedódromo festoneado.

División	Forma	Margen	Venación	Género
No dividido	elíptica	serrado	P	<i>Barkleyanthus</i>
	linear	entero	P	<i>Tetradymia</i>
	oblonga	entero	P	<i>Werneria</i>
	elíptica	dentado	C	<i>Emilia, Erechites</i>
	obovada	dentado	C	<i>Emilia</i>
	elíptica	entero	CL	<i>Lepidospartum</i>
	ovado-elíptica	denticulado	AS	<i>Nelsonianthus</i>
	ovado-elíptica	dentado	AS	<i>Roldana</i>
	obovado-oblancheolada	denticulado	AS	<i>Robinsonecio</i>
	elíptica	dentado	SF	<i>Psacalium</i>
	elíptica	serrado	SF	<i>Gynura, Roldana, Senecio</i>
	ovada	dentado	SF	<i>Pseudogynoxys</i>
	ovada	serrado	SF	<i>Roldana</i>
	obovada	dentado, denticulado	SF	<i>Packera</i>
	elíptica	serrado, denticulado	BD	<i>Telanthophora</i>
	oblongo-ovada	entero	B	<i>Pentacalia</i>

Pinnatilobado	elíptica	dentado	CM	<i>Roldana</i>
	elíptica	dentado	C	<i>Psacalium</i>
	ovada	denticulado	CM	<i>Telanthophora</i>
Pinnatisecto	elíptica	dentado	C	<i>Erechtites</i>
	elíptica	dentado, entero	C	<i>Senecio</i>
	elíptica	dentado	CM	<i>Senecio</i>
	elíptica	denticulado	CM	<i>Telanthophora</i>
	obovada	dentado, serrado	CM	<i>Villasenoria</i>
	obovada	dentado	SF	<i>Packera</i>
	ovada	denticulado	C	<i>Psacalium</i>
Palmatilobado	ovada	entero	AS	<i>Pittocaulon</i>
	ovado-orbicular	dentado	AS	<i>Roldana</i>
	orbicular	dentado, denticulado	RP	<i>Psacalium</i>
	orbicular	dentado	RP	<i>Psacaliopsis</i>
Palmatipartido	orbicular	denticulado	RP	<i>Psacaliopsis</i>
	orbicular	dentado, denticulado	RP	<i>Psacalium</i>
	ovado-elíptica	denticulado	AS	<i>Digitacalia</i>
Palmatisecto	ovado-elíptica	denticulado	AS	<i>Digitacalia</i>
	orbicular	denticulado	RP	<i>Pippenalia</i>

Cuadro 2. Longitud de las hojas (cm) y de los pecíolos de cuatro especies de Senecioneae en las diferentes etapas evaluadas.

Etapa	<i>Packera</i>		<i>Psacalium</i>		<i>Roldana</i>		<i>Roldana</i>	
	<i>sanguisobae</i>		<i>peltatum</i>		<i>angulifolia</i>		<i>lineolata</i>	
	lámina cm	pecíolo cm	lámina cm	pecíolo cm	lámina cm	pecíolo cm	lámina cm	pecíolo cm
a	0.5	1.7	0.2	0.1	1.3	0.3	0.4	0.03
b	0.7	1.7	0.4	0.3	1.6	1.5	0.4	0.03
c	3.1	8	2.8	7.8	2.2	1.7	0.7	0.07
d	7.3	17	3.9	7.9	2.8	1.9	2.4	0.3
e	9	19	4.3	10	3.6	2.9	5.6	0.3
f	-	-	7.3	14	5.7	4.7	6.1	0.6
g	-	-	12.7	22	-	-	8.9	0.6
h	-	-	-	-	-	-	10.9	0.8
Longitud máxima	22	34	40		18		24	1.8

Cuadro 3. Forma de la hoja de cuatro especies de Senecioneae en las primeras tres etapas del desarrollo; la etapa 'c' corresponde a la hoja madura una vez finalizada su expansión.

Especie	Etapa		
	a	b	c
<i>Packera</i>			
<i>sanguisorbae</i>	ampliamente elíptica	ampliamente elíptica	obovada
<i>Psacalium peltatum</i>	plegada	plegada	± circular
<i>Roldana angulifolia</i>	elíptica	triangular	suborbicular
<i>Roldana lineolata</i>	elíptica	elíptica	elíptica

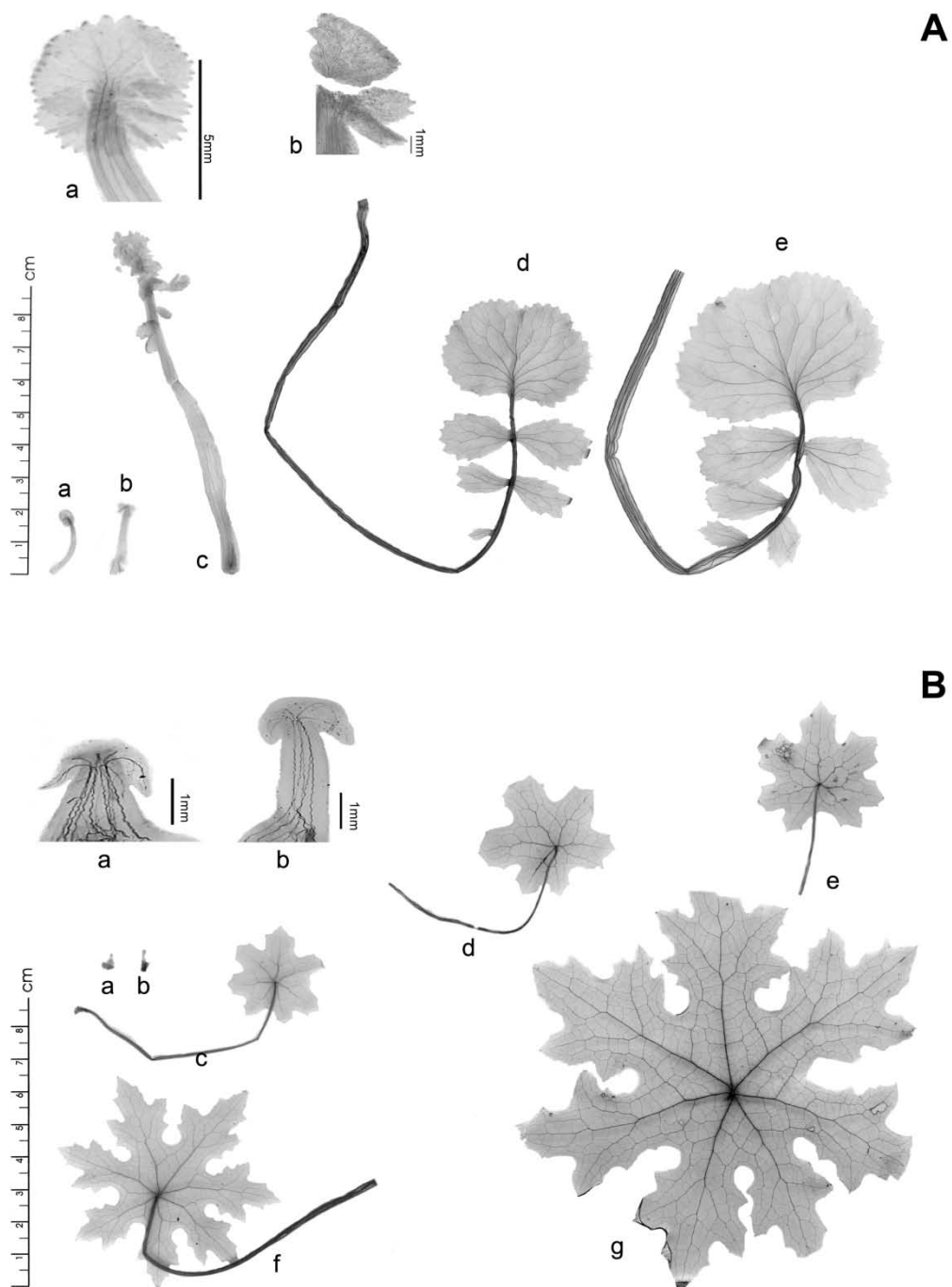


Figura 1. Hojas aclaradas donde se muestra por etapa el desarrollo de las hojas de (A) *Packera sanguisorbae* y (B) *Psacalium peltatum*. Las letras minúsculas indican las distintas etapas del desarrollo (ver cuadro 2). En el extremo superior izquierdo se muestran las primeras etapas del desarrollo a mayor aumento. Escalas: Aa = 5 mm; Ab = 1 mm; Ba, b = 1 mm.

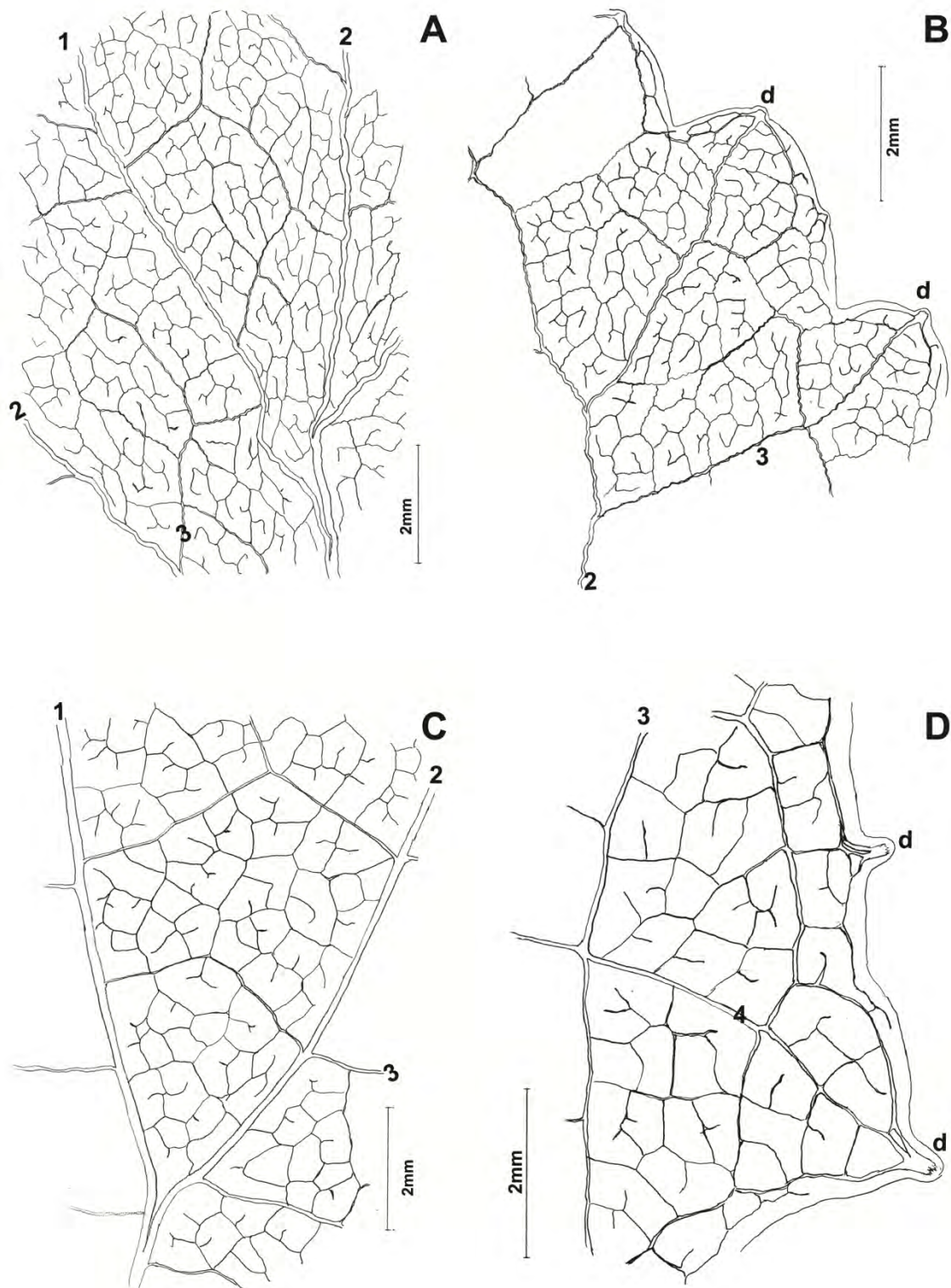


Figura 2. Dibujos de las venas de órdenes superiores y el margen. A, B. *Packera sanguisorbae*. C, D. *Psacalium peltatum*. Los números indican los órdenes de venas, d = dientes.

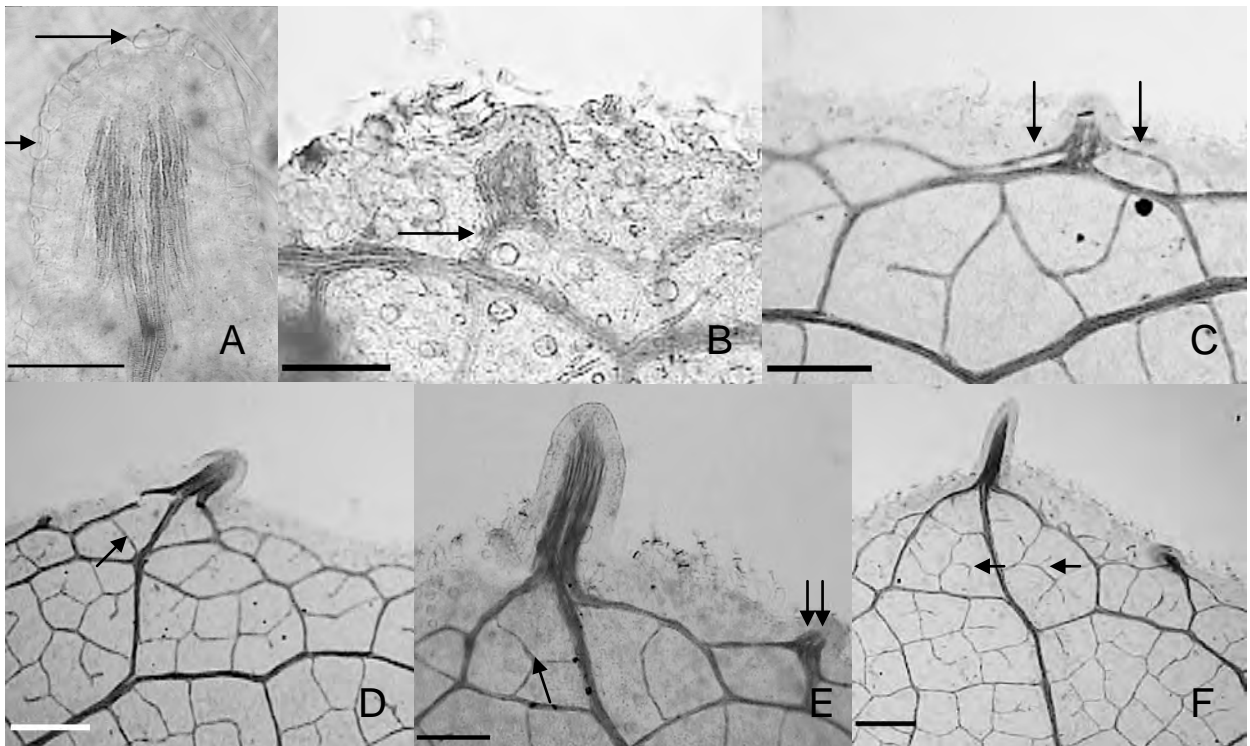


Figura 3. Vascularización de los dientes. A. *Psacalium peltatum*, lámina de 0.4 cm de longitud, hidátodo en el lóbulo mostrando la terminación vascular de la vena primaria y los poros de gutación (flechas). B-F. *Roldana angulifolia*. B. Lámina de 1.6 cm, vena de quinto orden dirigiéndose al diente (flecha). C. Lámina de 1.6 cm, venas de quinto orden laterales (flechas) confluyendo con la vena central. D. Lámina de 2.2 cm, en las isletas formadas por las venas laterales inicia la formación de un retículo de venas laterales (flecha). E. Lámina de 3.6 cm, formación de retículo de venas de sexto orden (flecha); junto se observa el origen de un nuevo diente (doble flecha). F. Lámina de 5.7 cm, desarrollo de vénulas en las areolas del diente (flechas) y crecimiento del diente. Escalas: A = 100 μm ; B, C y E = 300 μm ; D y F = 500 μm .

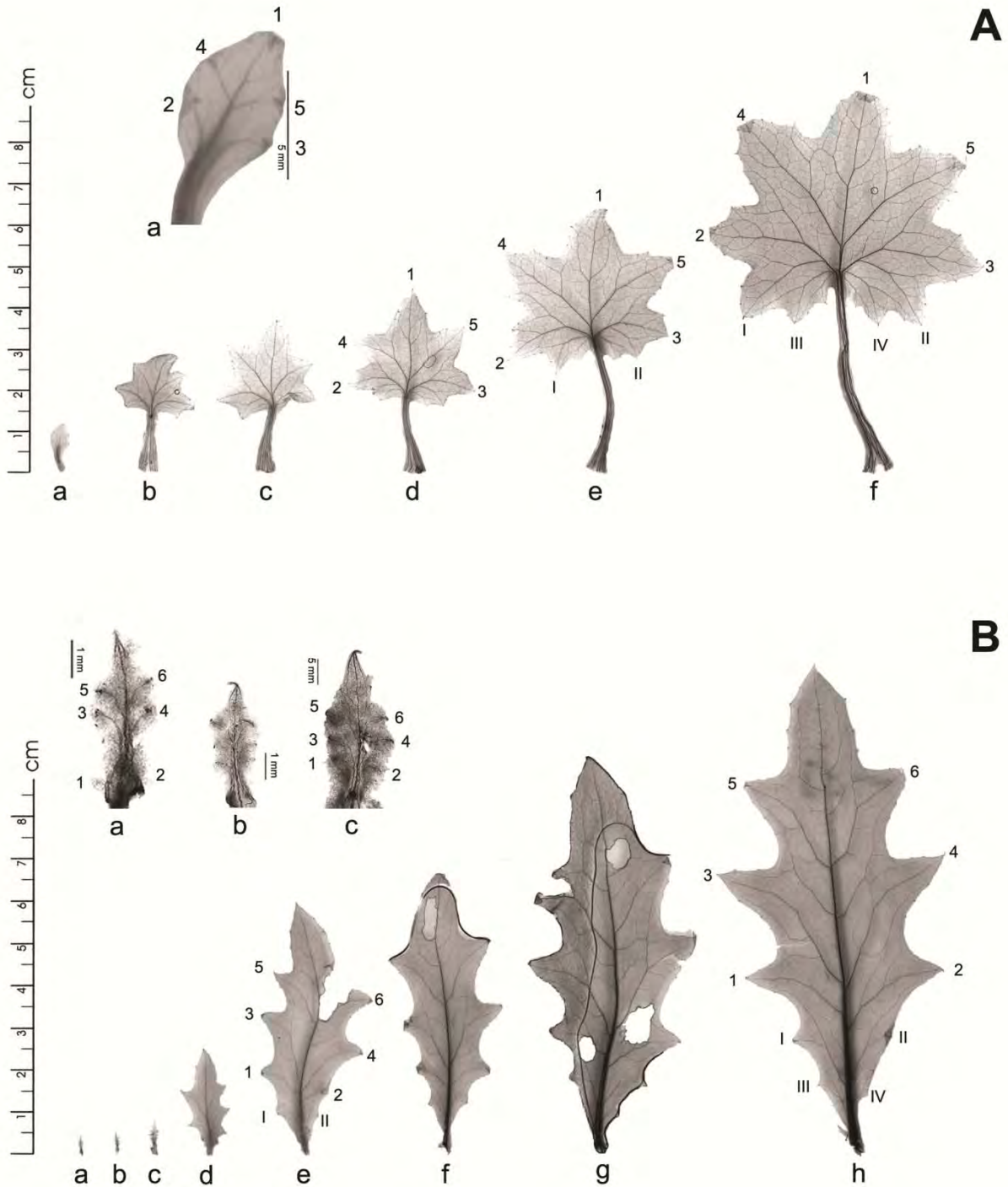


Figura 4. Hojas aclaradas donde se muestra por etapa el desarrollo de las hojas de (A) *Roldana angulifolia* y (B) *Roldana lineolata*. Las letras minúsculas indican las distintas etapas del desarrollo (ver cuadro 2). En el extremo superior izquierdo se muestran las primeras etapas del desarrollo a mayor aumento. Los números arábigos señalan a los lóbulos y los números romanos a los dientes. Escalas: Aa = 5 mm; Ba,b = 1mm; Bc = 5 mm.

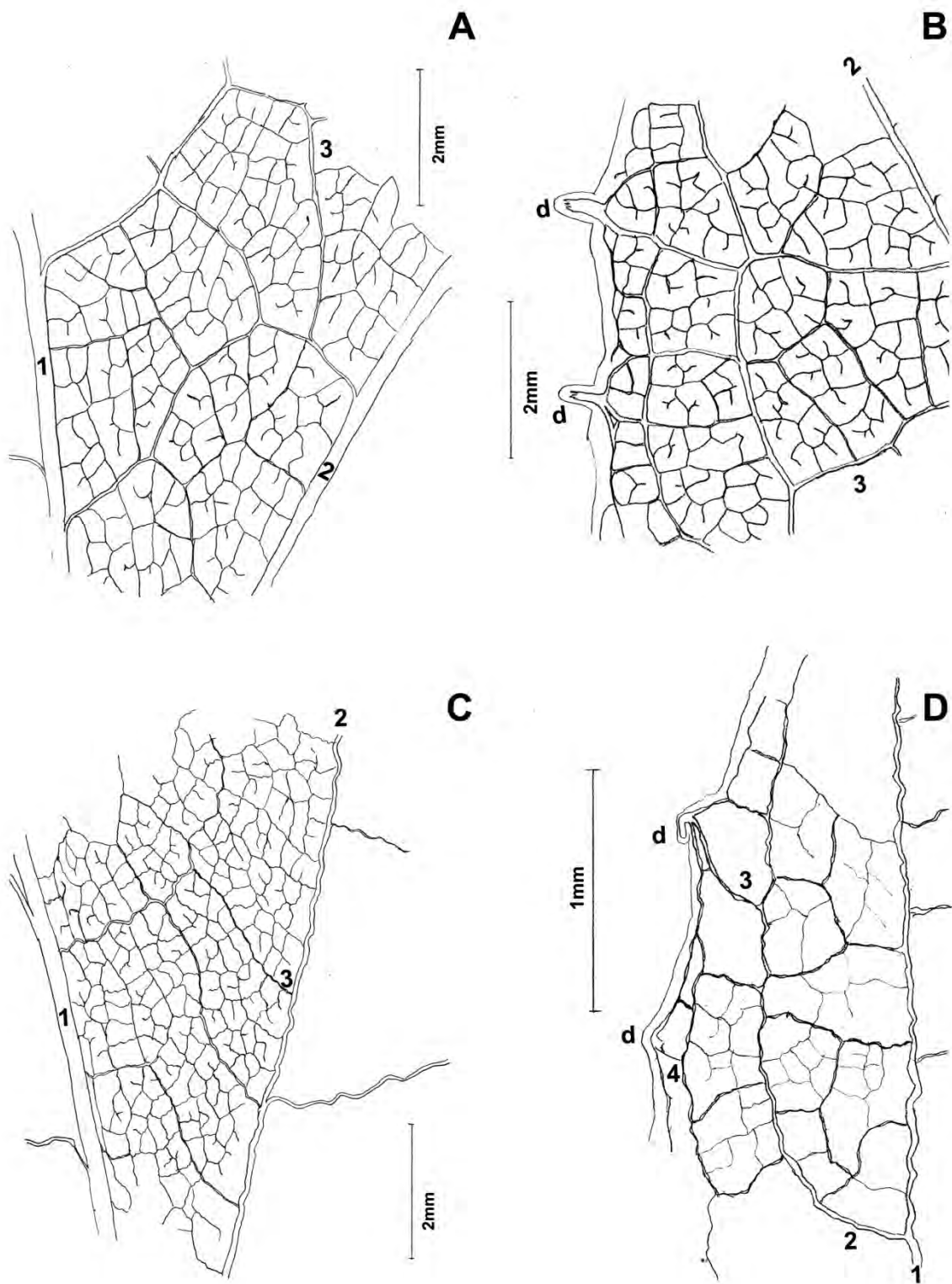


Figura 5. Dibujos de las venas de órdenes superiores y el margen. A, B. *Roldana angulifolia*. C, D. *Roldana lineolata*. Los números indican los órdenes de venas, d = dientes.

CAPÍTULO 4

Foliar architecture in Senecioneae (Asteraceae)

En preparación

FOLIAR ARCHITECTURE IN SENECEONEAE (ASTERACEAE)

Abstract

The foliar architecture of 18 genera (*Barkleyanthus*, *Digitacalia*, *Erechtites*, *Nelsonianthus*, *Packera*, *Pentacalia*, *Pippenalia*, *Pittocaulon*, *Psacaliopsis*, *Psacalium*, *Pseudogynoxys*, *Robinsonecio*, *Roldana*, *Senecio*, *Telanthophora*, *Tetradymia*, *Villasenoria*, and *Werneria*) of the tribe Senecioneae (Asteraceae) is described. The aim of this research is to identify vegetative features potential to be used in the taxonomy and systematics of the tribe, as well as resources to identify the genera. More than 400 specimens belonging to different genera were reviewed, and several leaves were cleared to analyze the leaf venation patterns. Four patterns of primary venation (actinodromous suprabasal, paralelodromous, pinnate, and radiate-palmate) and five patterns of secondary venation (brochidodromous, weak-brochidodromous, craspedodromous, mixed-craspedodromous, and festooned-semi-craspedodromous) were identified. Terminal tracheids were observed only in veinlets of *Pentacalia*, *Pseudogynoxys*, and *Werneria*. In addition, in several genera, the occurrence of secretory canals and crystals was identified. Foliar architecture showed to be a useful tool for identification of genera and a key to the genera, based mostly on those characters, is provided.

INTRODUCTION

Foliar architecture has been widely used in the study of both extinct (Wolfe, 1972; Dilcher, 1974; Doyle & Hickey, 1976; Roth-Nebelsick & *al.*, 2001; Carpenter & *al.*, 2010; Velasco-de León & Ortiz-Martínez, 2010) and extant plants; in addition, it has demonstrated its usefulness in morphological and morphogenesis studies (Levin, 1986a, 1986b; Hershkovitz, 1991; Rodríguez & Romero, 2007) or in systematics at different hierarchical taxonomic levels (Dede, 1962; Hickey & Taylor, 1991; Hershkovitz, 1992; Fonsêca & *al.*, 2007; Cervantes & *al.*, 2009; Pacheco-Trejo & *al.*, 2009). Particularly in the Asteraceae, foliar architecture has been mostly used with taxonomic purposes (Banerjee & Deshpande, 1973; Banerjee, 1978; Ravindranath & Inamdar, 1985). Some people even have proposed the creation of catalogues that allow the identification of genera and species, not only with taxonomic purposes but to help for example in ecological surveys (Felippe & Alencastro, 1966; Paula, 1966). Carlquist

(1957, cited by Felipe & Alencastro, 1966) points out that foliar architecture can contribute to solve phylogenetic troubles in the Asteraceae.

The tribe Senecioneae is the largest tribe in the Asteraceae and world-level distributed; it includes about 150 genera and more than 3,000 species (Nordenstam & Pelsner, 2005; Pelsner & *al.*, 2007) commonly grouped in three subtribes (Bremer, 1994): Blennospermatinae, Senecioninae and Tussilaginatae. Its members can be annual or perennial herbs, less common shrubs and rarely trees or vines; generally synthesize eremophilane and furanoreemophilane sesquiterpenes or pyrrolizidine alkaloids of the macrocyclic senecionine type (Pelsner & *al.*, 2007); their leaves are alternate (sometimes all basal), rarely opposite, the heads are commonly radiated, rarely discoid or disciform, the involucre is formed by one or two series of prominent involucre bracts and the receptacle can be flat or convex. The disc florets are pentamerous (rarely tetramerous), perfect or sometimes functionally staminate, the corolla is tubular, generally with a conspicuous thinner tube, the anthers are sagittate at base, the style-branches are truncate and penicillate, the achenes are columnar or fusiform and the pappus is composed of capillary bristles (Cronquist & *al.*, 1978; Bremer, 1994).

The tribe Senecioneae includes 18 native genera, classified in two of the three subtribes (Senecioninae and Tussilaginatae): *Barkleyanthus* H. Rob. & Brettell, *Digitocalia* Pippen, *Erechtites* Raf., *Nelsonianthus* H. Rob. & Brettell, *Packera* A. Löve & D. Löve, *Pentacalia* Cass., *Pippenalia* McVaugh, *Pittocaulon* H. Rob. & Brettell, *Psacaliopsis* H. Rob. & Brettell, *Psacalium* Cass., *Pseudogynoxys* (Greenm.) Cabrera, *Robinsonecio* T. M. Barkley & Janovec, *Roldana* La Llave, *Senecio* L., *Telanthophora* H. Rob. & Brettell, *Tetradymia* DC., *Villasenoria* B. L. Clark, and *Werneria* Kunth. Six of these genera are endemic or nearly endemic to Mexico (*Digitocalia*, *Nelsonianthus*, *Pippenalia*, *Pittocaulon*, *Psacaliopsis*, and *Psacalium*) (Villaseñor, 1990).

The broad variation of leaf forms in the Senecioneae suggests that the foliar architecture can be an important source of systematic characters, other than those provided by traditional morphological studies. Accordingly, the aims of this research are to describe the foliar architecture of the members of the tribe, to identify features useful to the genera differentiation and to provide a key to the genera based mostly on foliar architectural characters.

MATERIALS AND METHODS

Description of the foliar architecture of 18 genera of Senecioneae was based on the study of more than 400 specimens housed at the National Herbarium (MEXU) of the Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Leaves of 38 species representing the all genera were cleared, attempting to describe all the morphological variability observed among genera; the clearing was carried out using a mixture of 10% Fuchsin-NaOH (Fuchs, 1963) and the leaves mounted with synthetic resin.

Foliar architecture was described using terminology proposed by Hickey (1979), Klucking (1995), and Ellis & *al.*, (2009). Teeth types were described using the terminology proposed by Hickey & Wolfe (1975), and their form following the chart of symmetrical figures published in Taxon (Anonymous, 1962). Tracheids in veinlets were classified following Tucker (1964) and Rao & Das (1979). In addition, characteristics of the middle vein sheath and the occurrence of secretory canals or crystals were documented. In the generic descriptions, length and width values of petioles and lamina represent minimum and maximum average and secondary veins angles, number of areoles and number of veinlets per area unit are expressed as minimum and maximum modes.

RESULTS

First, a general description of the tribe Senecione is provided based on the leaf architecture and venation patterns shown to be common to all genera and second the generic descriptions are given.

Petiole present or absent, not winged or winged towards the lamina, petiolar attachment marginal, rarely peltate eccentric. **Lamina** simple, not divided or pinnately lobed or palmately lobed, mostly chartaceous, generally elliptic, ovate, obovate or orbicular (Fig. 4.1), with **base** attenuate, subcordate or cleft, **apex** acute or obtuse, sometimes **asymmetric**, and **margin** entire, dentate or serrate (Fig. 4.5F-R). **Venation** of lamina craspedodromous, camptodromous, actinodromous, radiate palmate or rarely parallelodromous (Fig. 4.2). **Primary vein** straight, moderately thick or thick, prominent. **Secondary venation** commonly craspedodromous, actinodromous, brochidodromous to radiate-palmate, with 2-14 pairs of secondaries, angles decreasing uniformly or abruptly from base to apex; sometimes pectinal or forming secondary arcs. **Intersecondary veins** weak, simple or compound or absent. **Tertiary veins** alternate

percurrent, with sinuous course, or rarely random reticulate (Figs. 4.3A-T). **Quaternary veins** random reticulate, forming areoles (Figs. 4.4A-Q). **Areoles** 1-17/mm², perfect and irregular or imperfect and irregular. **Veinlets** 1-11/mm², simple, linear or curved, once or twice-branched or absent (Figs 4.4R-4.5E). **Teeth**, rosoid type, from first to third order, from triangular to very shallowly triangular shape. **Marginal ultimate venation** looped or incomplete. **Bundle sheath** lacking or present. **Secretory canals** absent or associated to veins (Figs. 4.4A and C, 4.5D and E). **Crystals** absent or rarely present. **Trichomes** absent or multicellular.

Barkleyanthus (shrubs; Mexico, Guatemala). **Petiole** 0.3-1.0 cm long, winged, petiolar attachment marginal. **Lamina** simple, not divided, chartaceous, 2.5-13.5 cm long and 3.0-10.0 mm wide, elliptic (Fig. 4.1A), with **base** cuneate and symmetric, **apex** acute, and **margin** serrate. **Venation** of lamina parallelodromous (Fig. 4.2H). **Primary veins** moderately thick, prominent. **Secondary veins** diverging from primary veins at acute or right **angles** of 17°-57°, angles increasing uniformly from base to apex joining in arcs between primary veins. **Intersecondary veins** weak. **Tertiary veins** random reticulate (Fig. 4.3A). **Quaternary veins** regular polygonal reticulate, forming areoles (Fig. 4.4A). **Areoles** 16/mm², well developed and irregular shape. **Veinlets** 10/mm², simple, curved, once or occasionally twice-branched. **Teeth** Rosoid type, one order, very shallowly triangular shape. **Marginal ultimate venation** looped (Fig. 4.5F). **Bundle sheath** lacking. **Secretory canals** associated with veins (Fig. 4.4A). **Crystals** absent. **Trichomes** multicellular.

Digitacalia (perennial herbs; Mexico). **Petiole** 1.0--17.5 cm long, not winged, petiolar attachment marginal. **Lamina** palmately parted or palmatisect, 3-9 lobed often deeply, chartaceous, 5.0-15.5 cm long and 5.0-18.0 cm wide, ovate-elliptic (Fig. 4.1I), with **base** subcordate, cuneate or obtuse and sometimes asymmetric, **apex** acute to acuminate, and **margin** dentate or toothed. **Venation** of lamina actinodromous-suprabasal (Fig. 4.2J). **Primary veins** straight, moderately thick, prominent. **Secondary venation** pectinal, with 1 pair of strong α -pectinal veins, well-developed, forming angles of 28°-54°; α -pectinal abmedial departing at 46°-51°; **superior secondary** diverging from midvein at angles of 34°-48°; **inferior secondary** with 0-1 pair of veins weak, straight, departing from midvein at angles of 80°. **Intersecondary veins** weak. **Tertiary veins** regular polygonal reticulate (Fig. 4.3P), with sinuous course, rarely right.

Quaternary veins regular polygonal reticulate, forming areoles (Fig. 4.4B). **Areoles** 2-7/mm², well developed and irregular shape. **Veinlets** 1-6/mm², simple, curved, once or occasionally twice-branched. **Teeth** Rosoid type, two orders, very shallowly triangular shape. **Marginal ultimate venation** looped (Fig. 4.5P). **Bundle sheath** lacking. **Secretory canals** associated with veins. **Crystals** absent. **Trichomes** multicellular (4-8 cells), thin-walled (1 µm), on lamina, primary and secondary veins, and margin.

Erechtites (annual or weakly perennial herbs; USA, Mexico, Central and South America, Old World). **Petiole** 1.2-3.5 cm long, winged towards the lamina, petiolar attachment marginal. **Lamina** not divided or pinnatisect, chartaceous, 8.6-17.7 cm long and 2.1-6.8 cm wide, elliptic (Fig. 4.1B) with decurrent **base**, acuminate to acute **apex**, and dentate **margin**. **Venation** of lamina pinnate. **Primary vein** straight, moderately thick, prominent. **Secondary venation** craspedodromous (Fig. 4.2A), with 9-12 pairs of secondaries diverging from primary vein at acute **angles** of 17°-46°, angles decreasing uniformly from base to apex. **Secondary veins** end at the margin, some secondary veins branching, one of the branches joining the superadjacent secondary, generally developing secondary order arcs. **Intersecondary veins** absent. **Tertiary veins** regular polygonal reticulate (Fig. 4.3Q), with sinuous course. **Quaternary veins** regular polygonal reticulate (Fig. 4.4C), forming areoles. **Areoles** 8/mm², well developed and irregular shape. **Veinlets** 5/mm², simple, curved, once or twice-branched. **Teeth** Rosoid type, three orders, from triangular to shallowly triangular shape. **Marginal ultimate venation** looped (Fig. 4.5G). **Bundle sheath** lacking. **Secretory canals** associated with veins. **Crystals** present, prismatic. **Trichomes** multicellular (5-8 cells), thin-walled (1 µm) on lamina, primary and secondary veins and margin.

Nelsonianthus (scandent herbs; Mexico, Central and South America). **Petiole** 1.0-5.5 cm long, petiolar attachment marginal. **Lamina** simple, not divided, chartaceous 3.7-8.8 cm long and 2.2-5.5 cm wide, elliptic-ovate (Fig. 4.1C), with rounded **base**, acute **apex**, and toothed to dentate margin (Fig. 5I). **Venation** of lamina actinodromous suprabasal (Fig. 4.2K). **Primary veins** straight, moderately thick, prominent. **Secondary venation** pectinal, with 1 pair of α -pectinal veins weak forming **angles** of 28°-43°; α -pectinal abmedial departing at 43°-73°; β -pectinal veins departing at 30°-80°; **superior secondary** diverging from midvein at angles of 33°- 64°; **inferior secondary** with 0-1 pair of weak veins, straight, departing midvein at angles of 40°-60°.

Intersecondary veins weak. **Tertiary veins** alternate percurrent (Fig. 4.3B), with sinuous course. **Quaternary veins** regular polygonal reticulate, forming areoles (Fig. 4.4D). **Areoles** 1/mm², well developed and irregular shape. **Veinlets** 1/mm², simple, curved, one branched. **Teeth** Rosoid type, two orders, from deltate to shallowly triangular shape, rarely absent. **Marginal ultimate venation** looped (Fig. 4.5I). **Bundle sheath** lacking. **Secretory canals** absent. **Crystals** absent. **Trichomes** absent.

Packera (perennial herbs; North America, Mexico). **Petiole** 1.0-12.0 cm long, simple or winged towards the lamina, petiolar attachment marginal. **Lamina** not divided or pinnatisect, chartaceous, 1.3-22.0 cm long and 0.5-12.0 cm wide, obovate-ovate (Fig. 4.1N), with decurrent **base** and sometimes asymmetric, obtuse **apex**, and dentate **margin** (Fig. 4.5Q). **Venation** of lamina pinnate. **Primary vein** straight, moderately thick, prominent. **Secondary venation** festooned semicraspedodromous (Fig. 4.2C), with 3-13 pairs of secondaries diverging from primary vein at acute or right angles of 20°-108°, angles abruptly increasing toward base or only in the lowest pair of secondary veins more acute than pairs above it. **Secondary veins** curved, joining at right angles and further developing one or more secondary order arcs, with one of their branches terminating at the margin. **Intersecondary veins** absent. **Tertiary veins** alternate percurrent (Fig. 4.3D), with sinuous or straight course, or rarely random reticulate. **Quaternary veins** regular polygonal reticulate, forming areoles (Fig. 4.4E-F). **Areoles** 1-14/mm², well developed and irregular shape. **Veinlets** 1-11/mm², simple, right-angled or curved, once or twice-branched. **Teeth** Rosoid type, two orders, from deltate to shallowly triangular shape. **Marginal ultimate venation** looped. **Bundle sheath** present or lacking. **Secretory canals** absent. **Crystals** absent. **Trichomes** multicellular (8 cells), thin-walled (1 µm), on primary and secondary veins, lamina and margin, or absent.

Pentacalia (scandent herbs or vines; Mexico, Central America, South America). **Petiole** 0.5-1.5 cm long, petiolar attachment marginal. **Lamina** simple, not divided, evergreen, coriaceous, 4.5-8.8 cm long and 1.6-3.8 cm wide, oblong-ovate (Fig. 4.1D), with acute **base**, sometimes asymmetric, acute-acuminate **apex**, and entire **margin**. **Venation** of lamina pinnate. **Primary vein** straight, moderately thick, prominent. **Secondary venation** festooned brochidodromous (Fig. 4.2F), with 4-6 pairs of secondaries diverging from primary vein at acute **angles** of 30°-70°, angles decreasing

uniformly. **Secondary veins** curved, joining and forming acute angles. **Intersecondary veins** rarely or absent. **Tertiary veins** random reticulate (Fig. 4.3E), with sinuous course. **Quaternary veins** regular polygonal reticulate (Fig. 4.4G), forming areoles. **Areoles** 1-3/mm², well developed and irregular shape. **Veinlets** 1/mm², simple (Fig. 4.5B), linear or curved, once or twice-branched; sometimes two or more per areole. **Teeth** absent. **Marginal ultimate venation** looped. **Bundle sheath** lacking. **Secretory canals** absent. **Crystals** absent. **Trichomes** absent.

Pippenalia (perennial herbs, Mexico). **Petiole** 14.0-27.0 cm long, petiolar attachment peltate central, rarely peltate excentric. **Lamina** simple, palmatisect, chartaceous or coriaceous, 4.28-13.96 cm long and 4.77-17.41 cm wide; orbicular (Fig. 4.1R), segments bi- or tri-sectate with acuminate **apex** and dentate **margin** (Fig. 4.5J). **Venation** of lamina radiate-palmate. **Primary veins** straight, moderately thick, prominent. **Secondary venation** with 1-2 pairs of secondaries diverging from primary vein at acute **angles** of 12°-32°, angles smoothly decreasing toward base. **Secondary veins** diverging from primary veins terminating at the margin. **Intersecondary veins** absent. **Tertiary veins** alternate percurrent (Fig. 4.3F), with straight course. **Quaternary veins** regular polygonal reticulate, forming areoles (Fig. 4.4H). **Areoles** 4/mm², well developed and irregular shape. **Veinlets** 2/mm², simple, curved or linear, one branched; sometimes two or more per areole. **Teeth** Rosoid type, two orders, from widely deltate to shallowly triangular shape. **Marginal ultimate venation** looped. **Bundle sheath** lacking. **Secretory canals** absent. **Crystals** absent. **Trichomes** multicellular (8-11 cells), thin-walled (1 µm) on primary and secondary veins and margins.

Pittocaulon (shrubs; Mexico, Guatemala). **Petiole** 1.5-13.8 cm long, petiolar attachment marginal. **Lamina** simple, palmately lobed, chartaceous, 2.0-19.9 cm long and 2.5-19.0 cm wide, ovate-elliptic (Fig. 4.1K), with lobate **base**, and sometimes asymmetric, odd-lobed acute **apex**, and entire **margin**. **Venation** of lamina actinodromous suprabasal (Fig. 4.2L). **Primary veins** straight, moderately thick, prominent. **Secondary venation** pectinal, with 1 pair of α -pectinal veins weak forming angles of 24°-60°; α -pectinal abmedial departing at 17°-67°; β -pectinal veins departing at 61°-104°; γ -pectinal veins departing at 59°-113°; δ -pectinal veins departing at 114°;

superior secondaries diverging from midvein at angles of 17°-48°. **Intersecondary veins** absent. **Tertiary veins** random reticulate (Fig. 4.3G), with sinuous course. **Quaternary veins** regular polygonal reticulate, forming areoles (Fig. 4.4I). **Areoles** 15-20/mm², well developed and irregular shape. **Veinlets** 11-16/mm², simple, right-angled or curved, once or twice-branched. **Teeth** absent. **Marginal ultimate venation** looped. **Bundle sheath** lacking. **Secretory canals** present. **Crystals** absent or druse shape. **Trichomes** absent or multicellular (undetermined number of cells, only 4 cells preserved), thin-walled (1 µm), on lamina, primary and secondary veins, and margin.

Psacaliopsis (perennial herbs; Mexico). **Petiole** 5.0-29.0 cm long, petiolar attachment peltate central, rarely peltate eccentric. **Lamina** simple, palmately lobed or palmately parted, chartaceous, 3.0-12.0 cm long and 2.0-12.0 cm wide, orbicular (Fig. 4.1S), with peltate **base**, lobes with acute to acuminate **apex**, and dentate or toothed **margin**. **Venation** of lamina radiate-palmate. **Primary veins** straight, moderately thick, prominent. **Secondary venation** with 2 pairs of secondaries diverging from primary vein at acute angles of 39°-68°, angles smoothly decreasing toward base. **Secondary veins** diverging from primary veins curved, joining and forming right angles. **Intersecondary veins** absent. **Tertiary veins** random reticulate (Fig. 4.3H), with straight **course**. **Quaternary veins** regular polygonal reticulate, forming areoles (Fig. 4.4J). **Areoles** 2-5/mm², well developed and irregular shape. **Veinlets** 2/mm², simple, linear or curved, once or twice-branched; sometimes two or more per areole. **Teeth** Rosoid type, two orders, from widely deltate to shallowly triangular shape. **Marginal ultimate venation** looped. **Bundle sheath** lacking. **Secretory canals** absent. **Crystals** absent. **Trichomes** multicellular (7-15 cells), thin-walled (1 µm) on lamina and primary and secondary veins and margins.

Psacalium (perennial herbs; Mexico, Arizona and Guatemala). **Petiole** 7.0-42.0 cm long, petiolar attachment marginal or peltate eccentric. **Lamina** simple, not divided, pinnately lobed, pinnatisect, palmately lobed or palmatisect, chartaceous, 6.2-46.0 cm long and 5.2-46.0 cm wide, elliptic (Fig. 4.1E and J), ovate or more or less orbicular, with acute, lobate or sagittate **base**, sometimes asymmetric, acute, obtuse or rounded **apex**, and dentate or toothed **margin** (Fig. 4.5J). **Venation** of lamina pinnate or radiate-palmate (Fig. 4.2N). **Primary veins** straight, moderately thick, prominent. **Secondary venation** craspedodromous or festooned semicraspedodromous, with 2-12 pairs of

secondaries diverging from primary vein at acute or right angles of 21°-89°, angles smoothly decreasing toward base in radiate-palmate, smoothly increasing toward base in craspedodromous, or abruptly increasing toward base in festooned semicraspedodromous. **Secondary veins** curved, joining and forming right angles, generally developing secondary order arcs or diverging from primary veins and terminating at the margin or curved, joining at right angles and further developing one or more secondary order arcs, with one of their branches terminating at the margin. **Intersecondary veins** simple or rarely compound or absent. **Tertiary veins** random reticulate (Fig. 4.3I), with straight course, or rarely alternate percurrent. **Quaternary veins** regular polygonal reticulate (Fig. 4.4K), forming areoles. **Areoles** 1-4/mm², well developed and irregular shape. **Veinlets** 1-3/mm², simple, curved or right, one branched; sometimes two or more per areole. **Teeth** Rosoid type, three orders, from deltate to very shallowly triangular shape. **Marginal ultimate venation** looped. **Bundle sheath** lacking or rarely present. **Secretory canals** associated with veins or absent. **Crystals** absent. **Trichomes** absent or multicellular (4-11 cells), thin-walled (1 µm) on lamina and primary and secondary veins and margins.

Pseudogynoxys (scandent herbs; Mexico, Central America, South America). **Petiole** 0.6-2.0 cm long, petiolar attachment marginal. **Lamina** simple, not divided, chartaceous, 2.8-10.0 cm long and 1.2-5.5 cm wide, ovate (Fig. 4.1L), with rounded, rarely decurrent base, sometimes asymmetric, acute-acuminate **apex**, and dentate **margin** (Fig. 4.5K). **Venation** of lamina pinnate. **Primary vein** straight, moderately thick, prominent. **Secondary venation** festooned semicraspedodromous (Fig. 4.2D), with 5 pairs of secondaries diverging from primary vein at acute or right angles of 28°-78°, angles smoothly increasing toward base. **Secondary veins** curved, joining at right angles and further developing one or more secondary order arcs, with one of their branches terminating at the margin. **Intersecondary veins** weak or absent. **Tertiary veins** alternate percurrent, with sinuous **course**, or rarely random reticulate (Fig. 4.3Q). **Quaternary veins** regular polygonal reticulate, forming areoles (Fig. 4.4L). **Areoles** 2-6/mm², perfect and irregular or imperfect and irregular. **Veinlets** 3-6/mm², two or more branched (Fig. 4.5C), sometimes two or more by areole; rarely simple, curved. **Teeth** Rosoid type, two orders, from shallowly deltate to very shallowly triangular shape. **Marginal ultimate venation** looped. **Bundle sheath** lacking. **Secretory canals**

present. **Crystals** absent. **Trichomes** absent or multicellular (8 cells), thin-walled (1 μm) on primary and secondary veins and margins.

Robinsonecio (perennial herbs; Mexico, Guatemala). **Petiole** 3.0-9.0 cm long, winged towards the lamina, petiolar attachment marginal. **Lamina** simple, not divided, coriaceous, 4.0-11.0 cm long and 1.0-2.5 cm wide, elliptic (Fig. 4.1F), obovate, with decurrent **base**, acute **apex**, and dentate **margin**, sometimes revolute. **Venation** of lamina actinodromous-suprabasal (Fig. 4.2M). **Primary veins** straight, moderately thick, prominent. **Secondary venation** brochidodromous, with 3 pairs of superiors secondaries diverging from primary vein at acute or right angles of 51° - 88° , angles decreasing uniformly from base to apex. **Secondary veins** curved, joining and forming right angles. **Intersecondary veins** rare or absent. **Tertiary veins** random reticulate (Fig. 4.3J), with straight course. **Quaternary veins** regular polygonal reticulate, forming areoles (Fig. 4.4M). **Areoles** 3-5/ mm^2 , well developed and irregular shape. **Veinlets** 1-3/ mm^2 , simple, linear or curved (Fig. 4.5A), once or twice-branched; sometimes two or more per areole. **Teeth** Rosoid type, one order, very shallowly triangular shape. **Marginal ultimate venation** looped. **Bundle sheath** lacking. **Secretory canals** associated with veins. **Crystals** absent. **Trichomes** multicellular (undetermined number of cells, only 5 cells preserved), thin-walled (1-2 μm) on lamina, primary and secondary veins and margins.

Roldana (perennial herbs, shrubs or small trees; Arizona, Mexico and Central America). **Petiole** 0.5-20.0 cm long, not winged towards the lamina, petiolar attachment marginal, rarely peltate eccentric. **Lamina** simple, not divided, pinnately lobed or palmately lobed, chartaceous, 2.0-32.0 cm long and 1.0-27.0 cm wide, elliptic (Fig. 4.1G), ovate or orbicular, with attenuate, subcordate or cleft **base**, sometimes **asymmetric**, acute or obtuse **apex**, and dentate (Fig. 4.5R) or serrate **margin**. **Venation** of lamina pinnate or actinodromous. **Primary vein** straight, moderately thick, prominent. **Secondary venation** mixed craspedodromous (Fig. 4.2B) or festooned semicraspedodromous or pectinal veins, with 5-11 pairs of secondaries diverging from primary vein at acute angles of 17° - 81° , angles decreasing uniformly to abruptly from base to apex. **Secondary veins** terminating at the margin and toward apex joining the superadjacent secondary in a series of arcs (mixed craspedodromous), curved, joining at right angles and further developing one or more secondary order arcs, with one of

their branches terminating at the margin (festooned semicraspedodromous), venation pectinal with 1 pair of α -pectinal veins forming angles of 23° - 87° ; β -pectinal veins departing at 26° - 81° ; γ -pectinal veins departing at 18° - 68° . **Intersecondary veins** rarely compound or absent. **Tertiary veins** alternate percurrent (Fig. 4.3S), with sinuous course, or rarely random reticulate. **Quaternary veins** regular polygonal reticulate, forming areoles (Fig. 4.4N). **Areoles** 1-3/mm², well developed and irregular shape. **Veinlets** 2/mm², simple, linear or curved, once or twice-branched. **Teeth** Rosoid type, three orders, from deltate to shallowly triangular shape. **Marginal ultimate venation** looped. **Bundle sheath** lacking or present. **Secretory canals** associated with veins or absent. **Crystals** absent. **Trichomes** multicellular (3-8 cells), thin-walled (1-2 μ m) on lamina and primary and secondary veins and margins.

Senecio (annual, biennial or perennial herbs, subshrubs, shrubs; cosmopolitan). **Petiole** 0.5-30.0 cm long, not winged or winged towards the lamina, petiolar attachment marginal or sessile. **Lamina** simple, not divided or pinnatisect, chartaceous, 1.7-40.0 cm long and 0.2-17.0 cm wide, elliptic-ovate (Fig. 4.1H), with decurrent or sessile **base**, sometimes **asymmetric**, acute **apex**, and dentate (Fig. 4.5M), entire or rarely serrate **margin**. **Venation** of lamina pinnate. **Primary vein** straight, moderately thick, prominent. **Secondary venation** craspedodromous, mixed craspedodromous, or festooned semicraspedodromous (Fig. 4.2E), with 3-14 pairs of secondaries diverging from primary vein at acute or right angles of 10° - 103° , angles smoothly decreasing toward base, decreasing uniformly to abruptly increasing toward base. **Secondary veins** terminating at the margin in craspedodromous, terminating at the margin and toward apex joining the superadjacent secondary in a series of arcs in mixed craspedodromous, curved, joining at right angles and further developing one or more secondary order arcs, with one of their branches terminating at the margin in festooned semicraspedodromous. **Intersecondary veins** compound or absent. **Tertiary veins** random reticulate (Fig. 4.3K) or rarely alternate percurrent. **Quaternary veins** regular polygonal reticulate (Fig. 4.4O), forming areoles. **Areoles** 1-5/mm², well developed and irregular shape. **Veinlets** 1-4/mm², simple, linear or curved, one branched; sometimes two or more by areole. **Teeth** Rosoid type, three orders, from triangular to shallowly triangular shape. **Marginal ultimate venation** looped. **Bundle sheath** lacking or present. **Secretory canals** associated with veins or absent. **Crystals** absent.

Trichomes absent or multicellular (3-15 cells), thin-walled (1-2 μm) on lamina, primary and secondary veins and margin.

Telanthophora (shrubs or small trees; Mexico, Central America). **Petiole** 1.0-20.5 cm long, petiolar attachment marginal. **Lamina** simple, not divided, pinnately lobed or pinnatifid, chartaceous, 3.3-53.0 cm long and 1.0-27.0 cm wide, elliptic, oblong or ovate (Fig. 4.1O), with acute, rounded or rarely cordate base, sometimes **asymmetric**, acute **apex**, and entire or dentate **margin** (Fig. 4.5M). **Venation** of lamina pinnate. **Primary vein** straight, thick, prominent. **Secondary venation** mixed craspedodromous or weak brochidodromous (Fig. 4.2G), with 6-18 pairs of secondaries diverging from primary vein at acute, right or obtuse angles of 20° - 107° , angles decreasing uniformly to abruptly increasing toward base. **Secondary veins** end at the margin and toward apex joining the superadjacent secondary in a series of arcs developing further secondary order arcs in mixed craspedodromous, or secondaries joined together in a series of inner arcs joined in their distal portion from a series of small arcs in weak brochidodromous. **Intersecondary veins** rarely compound or absent. **Tertiary veins** random reticulate, with straight course. **Quaternary veins** regular polygonal reticulate, forming areoles (Fig. 4.4P-Q). **Areoles** 1-3/ mm^2 , well developed and irregular shape. **Veinlets** 1-2/ mm^2 , simple, linear or curved, once or twice-branched; sometimes two or more by areole. **Teeth** Rosoid type, two orders, from triangular to very shallowly triangular shape. **Marginal ultimate venation** looped. **Bundle sheath** lacking or rarely present. **Secretory canals** associated with veins. **Crystals** absent. **Trichomes** absent or multicellular (undetermined number of cells, only 7 cells preserved), thin-walled (1 μm) on primary and secondary veins and margins.

Tetradymia (shrubs; SW USA, Mexico). **Petiole** absent. **Lamina** simple, not divided, coriaceous, 2.0-4.4 cm long and 2.0-4.0 mm wide, linear (Fig. 4.1Q), with sessile **base**, acute to acuminate **apex**, and entire and involute **margin**. **Venation** of lamina parallelodromous. **Primary veins** straight, moderately thick, prominent. **Secondary veins** diverging from primary veins joining with other secondary or tertiary veins to form a reticulum. **Intersecondary veins** absent. **Tertiary veins** random reticulate (Fig. 4.3M), forming areoles. **Areoles** 5-7/ mm^2 , well developed and irregular shape. **Veinlets** mostly absent, when present linear or curved. **Teeth** absent. **Marginal ultimate venation** looped. **Bundle sheath** present. **Secretory canals** absent. **Crystals**

present, druses. **Trichomes** multicellular (undetermined number of cells, only 5 cells preserved), thin-walled (1 μm) on lamina, primary veins and margin.

Villasenoria (shrubs; Mexico). **Petiole** 3.5-15.5 cm long, not winged, petiolar attachment marginal. **Lamina** pinnatisect, chartaceous, 22.5-43.0 cm long and 7.7-30.0 cm wide, elliptic-obovate (Fig. 1M), with hastate **base**, sometimes **asymmetric**, acute **apex**, and dentate **margin** (Fig. 4.5O). **Venation** of lamina pinnate. **Primary vein** straight, thick, prominent. **Secondary venation** craspedodromous, with 5-7 pairs of secondaries diverging from primary vein at acute or right angles of 51° - 103° , angles smoothly increasing toward base. **Secondary veins** terminating at the margin. **Intersecondary veins** absent. **Tertiary veins** diverging from secondary vein at acute angles and forming arcs, with sinuous course (Fig. 4.3T). **Quaternary veins** regular polygonal reticulate (Fig. 4.4R). **Quinternary veins** regular polygonal reticulate, forming areoles. **Areoles** 2-3/ mm^2 , well developed and irregular shape. **Veinlets** 0-1/ mm^2 , simple, linear or curved. **Teeth** Rosoid type, two orders, from deltate to shallowly triangular shape. **Marginal ultimate venation** looped. **Bundle sheath** lacking. **Secretory canals** absent. **Crystals** absent. **Trichomes** multicellular (4-8 cells), thin-walled (1-2 μm) on lamina and primary and secondary veins.

Werneria (perennial herbs; primarily South American, Mexico, Guatemala). **Petiole** 1.5-4.5 cm long, winged, chartaceous, petiolar attachment marginal. **Lamina** simple, not divided, chartaceous, 3.5-10.0 cm long and 6.0-11.0 mm wide, oblong (Fig. 4.1P), with decurrent **base**, acute to obtuse **apex**, and entire **margin**. **Venation** of lamina parallelodromous (Fig. 4.2I). **Primary veins** moderately thick. **Secondary veins** crossing between primary veins. **Intersecondary veins** absent. **Tertiary veins** alternate percurrent (Fig. 4.3N-O), forming areoles. **Areoles** 4-5/ mm^2 , moderately developed and irregular shape. **Veinlets** 3/ mm^2 , simple curved or branched, once, twice or more branched (Fig. 4.5E). **Teeth** absent. **Marginal ultimate venation** looped. **Bundle sheath** lacking. **Secretory canals** associated with veins. **Crystals** absent. **Trichomes** absent.

DISCUSSION

The foliar architecture characters can be useful to distinguish between genera. For example, *Werneria* is considered closely related to *Senecio* and the taxonomic

distinction between them has been difficult. The former is separated from the latter especially by the fusion of the involucre bracts although such a fusion is extremely variable (Funk, 1997). However, the study of foliar characters in these taxa reveals that both genera can be distinguished clearly; *Werneria* leaves show a parallelodromous venation pattern, with a high number of veinlets ending in vermiform tracheids (Rao & Das, 1979) and include conspicuous secretory canals with cellular contents, whereas *Senecio* species with leaves non-divided show a festooned-semi-craspedodromous venation pattern with non-thickened veinlets, and although they can show secretory canals associated with the vascular bundles, there is no evident any cellular content.

Pittocaulon and *Tetradymia*, as well as *Senecio roseus* are the only taxa that recorded crystals like druses. Although Nordenstam (1978) considered such occurrence of minor taxonomic importance, this character allows distinguishing such taxa from the other members of the tribe. Among them there are other features that also help into their distinction; for example, *Tetradymia* has sessile linear leaves with pungent apices, entire margins, and a parallelodromous venation pattern whereas *Pittocaulon* has ovate, elliptic or palmate-lobed leaves, also entire margins, and an actinodromous-suprabasal venation pattern. Finally, *Senecio roseus* shows an elliptic-lanceolate entire leaf blade, dentate margins and a festooned-semicraspedodromous venation pattern.

Several species of *Roldana* and *Senecio* can have divided leaves, with lobed leaf blades, dentate margins and a mixed-craspedodromous venation pattern. However, their species can be distinguished by the arrangement of the lobes; in *Roldana* they are evident all along the blade whereas in *Senecio* they are restricted to the basal half.

Blade's shape. The leaf shapes in the tribe Senecioneae are quite variable although the elliptic shape is the most common. However, also are observed ovate leaves (*Digitacalia*, *Pittocaulon*, *Psacalium*, *Pseudoxynoxys*, *Roldana*, *Telanthophora*), obovate (*Packera*, *Robinsonecio*, *Roldana*, *Villasenoria*), or more or less circular (*Pippenalia*, *Psacaliopsis*, and *Psacalium*). Several authors have found a constant pattern between leaf form and environmental conditions; for example, the three latter genera are perennial herbs with large and thin leaves being typical understory members of temperate forests. Givnish (1979) found that large and thin leaves are commoner under shady humid areas, our results agree with his findings. *Tetradymia* is a shrubby genus with linear leaves and revolute margins, growing mostly in arid zones of Northwestern Mexico (Baja California). Leaves as those found in this genus are considered more efficient in environments with high drought, temperature, and sunlight

levels (Ezcurra & Ruggiero, 1997). Nevertheless such amount of leaf forms variation observed in the tribe, several authors consider that leaf form is mostly ruled by hereditary factors (Parkhurst & Loucks, 1972).

Leaf division. In Senecioneae is common to observe both divided and non-divided leaves; genera with non-lobed leaves are *Barkleyanthus*, *Nelsonianthus*, *Pentacalia*, *Pseudogynoxys*, *Robinsonecio*, *Tetradymia*, and *Werneria*. Several genera include species with both divided and non-divided leaves, such as *Erechtites*, *Packera*, *Psacalium*, *Roldana*, *Senecio*, and *Telanthophora*. When divided, the lobes can extend since 25 to 75% or more the distance from margin to midvein. The arrangement of lobes can be pinnate (*Erechtites*, *Packera*, *Psacalium*, *Roldana*, *Senecio*, *Telanthophora*, and *Villasenoria*) or palmate (*Digitacalia*, *Pippenalia*, *Pittocaulon*, *Psacaliopsis*, *Psacalium*, and *Roldana*).

Several species with lobed blades show somewhat peculiar features; for example, species of *Psacalium* with pinnate-lobed leaves are described as bi-pinnate-lobed because the secondary blade division is caused by several elongated teeth that resemble secondary level leaf segments. *Pippenalia* shows palmate-lobes blades and their segments also show secondary divisions, likewise a result of teeth elongation. On the other hand, in several *Senecio* species with pinnate-lobed leaves two contrast conditions can be observed; those species with scarce and non-elongated teeth (*Senecio californicus*, *S. chihuahuensis*, and *S. durangensis*) and those species with numerous elongated teeth (*S. cedrosensis* and *S. polypodioides*).

Bailey & Sinnott (1916) and Parkhurst & Loucks (1972) have considered that leaf division, as well as type of margins, form and size are strongly controlled by hereditary factors. A possible advantage of having divided leaf blades is to reduce surface and so to avoid herbivory and to reduce the surface where insects can place their eggs, reducing in this way considerable damages to the plant as a whole (Brown & *al.*, 1991). Divided leaf blades (either pinnate- or palmate-lobed) occur in 11 out of 18 genera studied, a feature very common in the tribe that may support the above mentioned ecological ideas.

Psacalium and *Roldana* leaves show teeth mostly at the blade's base; this condition suggests a differential growth making them probably homologous to the lobes in other species. If so, this raises the question of how phenotypic differences between juvenile and mature leaves can help to understand alternative strategies to avoid herbivores attacks to mature plants in closely related species (Brown & *al.*, 1991).

Teeth. Non-entire margins are a common condition among members of Asteraceae (Bailey & Sinnott, 1916). This condition applies to the Senecioneae species, where toothed to lobed margins are frequently observed. However, entire margins can also occur, as is observed in the genera *Pentacalia*, *Tetradymia*, and *Werneria*. Baker-Brosh & Peet (1997) found that immature leaves of several woody species with lobed or toothed margins showed early photosynthetic activity on the lobes and teeth apices compared with other blade's parts; these authors postulate that this can be an advantage, when the light during the short growth season is abundant, favoring the photosynthates production in a younger step while leaves are still expanding. Most members of Senecioneae are members of the understory and probably the lobes and teeth also carry out this precocious photosynthesis activity during the short leaf growth season.

Senecioneae teeth show a midvein and two or three lateral veins, matching with the Rosoid type (Hickey & Wolfe, 1975) already reported in Asteraceae in *Sonchus arvensis* (Banerjee, 1978). In the genera *Barkleyanthus* and *Pseudogynoxys*, the midvein can extend beyond the apex but without being neither rigid or pungent as to be called a spine, as would be the Spinose type of the Hamamelidae (Hickey & Wolfe, 1975). In the members of the tribe the vascular bundles that reach the teeth originate from third order veinlets or from superior orders marginal veinlets; therefore, the veins orders found on teeth is superior to those found on blades. It is common that several basal teeth found on blades be similar to blade lobes due to leaf allometric expansion differences, as observed in several species of *Pittocaulon*, *Roldana*, and *Senecio* (Rojas *et al.*, 2014).

Teeth in the tribe Senecioneae frequently show the occurrence of hydathodes, formed by both epithem and vascular tissues (Lersten & Curtis, 1985), although it is not recorded that they exudate water. Field & *al.* (2005) showed that hydathodes' gutation precludes flooding of the mesophyl due to root's pressure, helping to avoid loss of the photosynthetic rate; therefore, lobes, teeth, and hydathodes in Senecioneae promote a faster growth and expansion of leaf blades, acting as an additional resource against herbivore attacks (Rodríguez & *al.*, 2008). These lobes and teeth adaptations surely are giving to the Senecioneae members advantages that may explain their wide altitudinal and geographical distribution.

Terminal tracheids. Species of Senecioneae here studied included tracheid elements at veinlet endings; they are generally solitary and not specialized. However,

two different types of terminal tracheids can be identified in veinlets of *Pentacalia*, *Pseudogynoxys*, and *Werneria*. The two former genera show three or more dilated tracheids (*sensu* Tucker, 1964; Fig. 5B, C), whereas in the latter abundant vermiform tracheids are observed on branched veinlets (*sensu* Rao & Das, 1979; Fig. 5E). Differences in shape, number, and kind of thickness of the terminal tracheid walls have shown diagnostic or systematic value in different angiosperm families (Tucker, 1964; Rao & Das, 1979; Lerstern, 1990; Lersten & Curtis, 1995, 1996; Luckow, 2002), as this paper also found in the Senecioneae.

Luckow (2002) suggests a potential relationship among the number and kind of terminal idioblasts and the ecological requirements of the habitat. Tucker (1964) found that tropical species tend to modify in a more sophisticated way the veinlets than temperate species. Although Luckow (2002) agrees with this assumption, other authors have recorded absence of terminal idioblasts in tropical species (Lersten & Curtis, 1995, 1996). Our results indicate that *Pentacalia* and *Pseudogynoxys*, two genera found either on temperate to warm environments, and *Werneria* on humid-temperate environments, showed no significant correlation among their idioblasts and the environments they occupy.

Secretory canals. Secretory canals allowed to distinguish the genera *Barkleyanthus*, *Erechtites*, and *Werneria* from the others members of the tribe. Such canals included contents that acquired a purple-red color when basic fuchsin was used as a dyeing solution. Fuchsin is a coloring substance acting on nuclear and mucin structures (Johansen, 1940; Ruzin, 1999). Nevertheless, mucin is not a common plant secretion, as revealed by literature search (Esau, 1977; Fahn, 1978; Metcalfe & Chalk, 1985). Probably the most common plant secretion substance is mucilage, although it is not common among Asteraceae members (Metcalfe & Chalk, 1985). Mucilage records in Asteraceae are mostly in seed studies (Huang & *al.*, 2008; Yang & *al.*, 2010). The secretory canals, as seen in transversal sections, are recorded in all the genera studied, either on primary or higher order veins; however, not all them preserve their contents.

Sack & *al.* (2008) mention that leaves can show as alternative protection mean the occurrence of laticifers or secondary metabolites in specialized cells, making the leaf blades, but particularly the midvein less palatable to herbivores. In the Asteraceae are common internal secretory structures full of oils, latex, or resins (Johnson & Hinman, 1980; Curtis & Lersten, 1986; Lersten & Curtis, 1986; Fahn, 1988; Russin & *al.*, 1988; Fonseca & *al.*, 2006); in addition, they can synthesize flavonoids in the

epidermal and parenchymatous tissues (La Duke, 1982). Such chemical contents surely help as herbivores repellents; for example, *Tagetes erecta* L. (tribe Tageteae) synthesizes essential oils in leaf secretory cavities, toxic to a suite of organisms (Russin & al., 1988); *Roldana barba-johannis* records in stems and leaves trocotrienols and hydroquinones that act as natural insecticides as well as growth inhibitors of certain insect larvae (Céspedes & al., 2004). Although it is unknown the chemical origin of the secretory canals contents in Senecioneae, surely they contribute to discourage the leaves palatability by herbivores, allowing their survival until maturity.

This paper demonstrates that architecture's foliar characters in the tribe Senecioneae are useful to the identification at genus level. Therefore, we suppose that such characters may be likewise useful to identify genera in the other tribes of the family, as well as source of characteristics of potential use in the search of phylogenetic relationships.

ACKNOWLEDGEMENTS

This research is part of Alicia Rojas-Leal's doctoral dissertation at the Instituto de Biología, UNAM. The senior author also thanks the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología for a scholarship to perform her graduate studies (194208). We thank the Botanical Garden of the Instituto de Biología, UNAM, and especially its Research's Laboratory all the support to carry out this study; to Julio César Monteros for digital art work.

LITERATURE CITED

- Bailey, I.W. & Sinnott, E.W. 1916. The climatic distribution of certain types of angiosperms leaves. *Amer. J. Bot.* 3(1): 24-39.
- Banerjee, G. 1978. Foliar venation of *Sonchus arvensis*. *Curr. Sci.* 47: 26-27.
- Banerjee, G. & Deshpande, B.D. 1973. Foliar venation and leaf histology of certain members of Compositae. *Flora* 162: 529-532.
- Baker-Brosh, K. & Peet, R.K. 1997. The ecological significance of lobed and toothed leaves in temperate forest trees. *Ecology* 78: 1250-1255.
- Bremer, K. 1994. *Asteraceae: Cladistic and Classification*. Portland: Timber Press.

- Brown, V.K., Lawton, J.H. & Grubb, P.J. 1991. Herbivory and the evolution of leaf size and shape. *Philos. Trans., Ser. B* 333: 265-272.
- Carpenter, R.J., Bannister, J.M., Jordan, G.J. & Lee, D.E. 2010. Leaf fossils of Proteaceae tribe Persoonieae from the Late Oligocene-Early Miocene of New Zealand. *Austral. Syst. Bot.* 23:1-15.
- Cervantes, A., Terrazas, T. & Hernández, H. 2009. Foliar architecture and anatomy of *Bernardia* and other genera of Acalyphoideae (Euphorbiaceae). *Brittonia* 61: 375-391.
- Céspedes, C.L., Torres, P., Marín, J.C., Arciniegas, A., Romo de Vivar, A., Pérez-Castorena, A.L. & Aranda, E. 2004. Insect growth inhibition by tocotrienols and hydroquinones from *Roldana barba-johannis*. *Phytochemistry* 65: 1963-1975.
- Cronquist, A., Barkley, T.M., Morton, G., Ediger, R.I., Pippen, R.W. & Strother, J.L. 1978. Senecioneae. *N. Amer. Flor.* 10: 14-179.
- Curtis, J. D. & Lersten, N.R. 1986. Development of bicellular foliar secretory cavities in white snakeroot, *Eupatorium rugosum* (Asteraceae). *Amer. J. Bot.* 73: 79-86.
- Dede, R.A. 1962. Foliar patterns in the Rutaceae. *Amer. J. Bot.* 49: 490-497.
- Dilcher, D.L. 1974. Approaches to the identification of Angiosperm leaf remains. *Bot. Rev.* 40: 1-157.
- Doyle, J.A. & Hickey, L.J. 1976. Pollen and leaves from the mid-cretaceous Potomac group and their bearing on early angiosperm evolution. Pp. 139-206 in: Beck, C.B. (ed.), *Origin and early evolution of angiosperms*. New York: Columbia Univ. Press.
- Ellis, B., D.C. Daly, J. Hickey, K.R. Johnson, J.D. Mitchell, P. Wilf & S.L. Wing. 2009. *Manual of Leaf Architecture*. New York Botanical Garden, New York. 65 pp.
- Esau, K. 1977. *Anatomy of seed plants*. New York: John Wiley and Sons.
- Ezcurra, C. & Ruggiero, A. 1997. Phylogeny of *Chuquiraga* sect. *Acanthophyllae* (Asteraceae-Bernadesioideae), and the evolution of its morphology in relation to climate. *Syst. Bot.* 22: 151-163.
- Fahn, A. 1978. *Anatomía vegetal*. España. H. Blume Ediciones.
- Fahn, A. 1988. Secretory tissue en vascular plants. *New Phytol.* 108: 229-257.
- Field, T.S., Sage, T.L., Czerniak, C. & Iles, W.J.D. 2005. Hydathodal leaf teeth of *Chloranthus japonicus* (Chloranthaceae) prevent guttation-induced flooding of the mesophyll. *Pl. Cell Environ.* 28: 1179-1190.

- Felippe, G.M. & Alencastro de, F.M.M.R. 1966. Contribuição ao estudo da nervação foliar das Compositae dos Cerrados: I- Tribus Helenieae, Heliantheae, Inuleae, Mutisieae e Senecionae. *Anais Acad. Brasil. Ci.* 38: 125-156.
- Fonseca, M.C.M., Meira, R.M.S.A. & Casali, V.W.D. 2006. Anatomia dos órgãos vegetativos e histolocalização de compostos fenólicos e lipídicos em *Porophyllum ruderale* (Asteraceae). *Planta Daninha* 24: 707-713.
- Fonsêca, L.C., Proença, C.E. & Gonçalves, E.G. 2007. Descrição do padrão de venação foliar em *Spathicarpa* Hook. (Araceae). *Acta Bot. Bras.* 21: 213-221.
- Fuchs, C. 1963. Fuchsin staining with NaOH clearing for lignified elements of whole plants or plants organs. *Stain Technol.* 38:141-144.
- Funk, V.A. 1997. *Misbrookea*, a new monotypic genus removed from *Werneria* s.l. (Compositae: Senecioneae). *Brittonia* 49:110-117.
- Givnish, T. 1979. On the adaptive significance of leaf form. Pp. 375--407 in: Solbring, O.T., Raven, P.H., Jain, S. & Johnson, G.B. (eds.), *Topics in plant population biology*. New York: Columbia Univ. Press.
- Hanson, H.C. 1917. Leaf-structure as related to environment. *Amer. J. Bot.* 4: 533-560.
- Herskovitz, M.A. 1991. Leaf morphology of *Cistanthe* Spach (Portulacaceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 78: 1022-1060.
- Herskovitz, M.A. 1992. Leaf morphology and taxonomic analysis of *Cistanthe tweedyi* (nee *Lewisia tweedyi*; Portulacaceae). *Syst. Bot.* 17: 220-238.
- Hickey, L.J. 1979. A revised classification of the architecture of dicotyledonous leaves. Pp. 25-39 in: Metcalfe, C.R. & Chalk, L. (eds.), *Anatomy of the dicotyledons*. Oxford: Clarendon Press.
- Hickey, L.J. & Taylor, D.W. 1991. The leaf architecture of *Ticodendron* and the application of foliar characters in discerning its relationship. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 78: 105-130.
- Hickey, L.J. & Wolfe, J.A. 1975. The bases of angiosperm phylogeny: vegetative morphology. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 62: 538-589.
- Huang, Z., Boubriak, I., Osborne, D.J., Dong, M. & Gutterman, Y. 2008. Possible role of pectin-containing mucilage and dew in repairing embryo DNA of seeds adapted to desert conditions. *Ann. Bot.* 101: 277-283.
- Johansen, D.A. 1940. *Plant microtechnique*. New York: MacGraw-Hill Book Company.
- Johnson, J.D. & Hinman, C.W. 1980. Oils and rubber from arid land plants. *Science* 208: 460-464.

- Klucking, E. 1995. *Leaf venation patterns. Volume 7*. Berlin: J. Cramer.
- La Duke, J.C. 1982. Flavonoid chemistry and systematic of *Thitonia* (Compositae). *Amer. J. Bot.* 69: 784-792.
- Lersten, N.R. 1990. Sieve tubes in foliar veins endings: review and quantitative survey of *Rudbeckia laciniata* (Asteraceae). *Amer. J. Bot.* 77: 1132-1141.
- Lersten, N.R. & Curtis, J.D. 1985. Distribution and anatomy of hydathodes in Asteraceae. *Bot. Gaz.* 146: 106-114.
- Lersten, N.R. & Curtis, J.D. 1986. Tubular cavities in white snakeroot, *Eupatorium rugosum* (Asteraceae). *Amer. J. Bot.* 73: 1016-1021.
- Lersten, N.R. & Curtis, J.D. 1995. Two foliar idioblasts of taxonomic significance in *Cercidium* and *Parkinsonia* (Leguminosae: Caesalpinioideae). *Amer. J. Bot.* 82: 565-570.
- Lersten, N.R. & Curtis, J.D. 1996. Survey of leaf anatomy, especially secretory structures, of tribe Caesalpinioideae (Leguminosae, Caesalpinioideae). *Pl. Syst. Evol.* 22: 189-198.
- Levin, G.A. 1986a. Systematic foliar morphology of Phyllanthoideae (Euphorbiaceae). I. Conspectus. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 73: 29-85.
- Levin, G.A. 1986b. Systematic foliar morphology of Phyllanthoideae (Euphorbiaceae). II. Phenetic analysis. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 73: 86-98.
- Luckow, M. 2002. Anatomical features of the leaves in the *Dichrostachys* group (Leguminosae: Mimosoideae) and their utility for phylogenetic studies. *Syst. Bot.* 27: 29-40.
- Metcalf, C.R. & Chalk, L. 1985. *Anatomy of the dicotyledons*. Volume II. Oxford. Clarendon Press.
- Nordenstam, B. 1978. Taxonomic studies in the tribe Senecioneae (Compositae). *Opera Bot.* 44: 1-84.
- Nordenstam, B. & Pelsner, P.B. 2005. *Dauresia* and *Mesogramma*, two monotypic genera of the Asteraceae-Senecioneae from Southern Africa. *Compositae Newslett.* 42: 74-88.
- Pacheco-Trejo, J., Terrazas, T. & Ochoterena, H. 2009. Leaf architecture of the genus *Didymaea* Hook. f. (Rubiaceae). *Pl. Syst. Evol.* 281: 137-149.
- Parkhurst, D.F. & Loucks, O.L. 1972. Optimal leaf size in relation to environment. *J. Ecol.* 60: 505-537.

- Paula de, J.E. 1966. Contribuição ao estudo da nervação foliar das Compostas dos Cerrados. III-Tribo Astereae. *Bol. Mus. Paraense Emilio Goeldi, n. s., Bot.* 23: 1-13.
- Pelser, P.B., Nordenstam, B., Kadereit, J.W. & Watson, L.E. 2007. An ITS phylogeny of tribe Senecioneae (Asteraceae) and a new delimitation of *Senecio* L. *Taxon* 56: 1077-1104.
- Radford, A.E, Dickinson, W.C., Massey, J.R. & Bell, D.R. 1974. *Vascular plant systematics*. New York: Harper and Row, Publishers.
- Rao, T.A. & Das, S. 1979. Typology of foliar tracheoids in angiosperms. *Proc. Indian Acad. Sci.* 88: 331-345.
- Ravindranath, K.& Inamdar, J.A. 1985. Leaf architectural studies in the Asteraceae-II. *Korean J. Bot.* 28: 57-67.
- Rodríguez, I.S. & Romero, S. 2007. Arquitectura foliar de encino (*Quercus*, Fagaceae) de México. *Acta Bot. Mex.* 81: 9-34.
- Rodríguez, G.J., Calle, R.D. & Montoya-Lerma, J. 2008. Herbivoría de *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Myrmicinae) sobre tres sustratos vegetales. *Rev. Colomb. Entomol.* 34: 156-162.
- Roth-Nebelsick, A., Uhl, D., Mosbrugger, V. & Kerp, H. 2001. Evolution and function of leaf venation architecture: a review. *Ann. Bot.* 87: 553-566.
- Russin, W.A., Uchtyl, T.F., Feistner, G. & Durbin, R.D. 1988. Developmental changes in content of foliar secretory cavities of *Tagetes erecta* (Asteraceae). *Amer. J. Bot.* 75: 1787-1793.
- Ruzin, S.E. 1999. *Plant microtechnique and microscopy*. Oxford: Oxford Univ. Press.
- Sack, L., Dietrich, E.M., Streeter, C.M., Sánchez-Gómez, D. & Holbrook, M. 2008. Leaf palmate venation and vascular redundancy confer tolerance of hydraulic disruption. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 105: 1567-1572.
- Systematics Association Committee for Descriptive Biological Terminology. 1962. II. Terminology of simple symmetrical plane shapes. *Taxon*: 145-156.
- Talbert, C.M. & Holch, A.E. 1957. A study of the lobing of sun and shade leaves. *Ecology* 38: 655-658.
- Tucker, S.C. 1964. The terminal idioblasts in Magnoliaceous leaves. *Amer. J. Bot.* 51: 1051-1062.
- Velasco-de-León, M.P. & Ortiz-Martínez, E.L. 2010. Nuevas especies de *Quercus* (Fagaceae) en el Plioceno de Santa María Amajac, Hidalgo, México. *Revista*

- Mexicana de Ciencias Geológicas 27: 264-277.
- Villaseñor, J.L. 1990. The genera of Asteraceae endemic to México and adjacent regions. *Aliso* 12: 685--692.
- Wolfe, J.A. 1972. Significance of comparative foliar morphology to Paleobotany and Neobotany. *Amer. J. Bot.* 59: 664 [Abstract].
- Yang, S., Dong, M. & Huang, Z. 2010. Role of mucilage in the germination of *Artemisia sphaerocephala* (Asteraceae) achenes exposed to osmotic stress and salinity. *Pl. Physiol. Biochem.* 48:131-135.

Appendix I. Identification key to the genera of Senecioneae, based mostly on foliar architecture characters.

1. Pinnate venation (a single primary vein serving as origin of secondary order veins).
2. Leaf blade simple, not divided.
3. Secondary veins not forming arcs; secondary veins ending at leaf margin (craspedodromous venation). *Erechtites*
3. Secondary veins forming arcs; higher order veins ending at leaf margin (festooned semi-craspedodromous, weak brochidodromous and festooned brochidodromous venations).
4. Secondary order veins joining with superjacent ones and forming a series of inner arcs but joining at their most distal portion by a series of small arcs (weak brochidodromous venation). *Telanthophora*
4. Secondary order veins joining with superjacent ones and forming a series of inner arcs and joining with one or more series of external arcs (festooned brochidodromous and festooned semicraspedodromous venations).
5. Scandent plants; leaves ovate to oblong; veinlets ending in one or two tracheoblasts, rarely more.
6. Veinlets with one or two tracheoblasts; margins entire; pattern of venation festooned-brochidodromous. *Pentacalia*
6. Veinlets with more than two tracheoblasts; margins dentate; pattern of venation festooned-semicraspedodromous. *Pseudogynoxys*
5. Not scandent plants; leaves variable; veinlets ending in one or two tracheoblasts.
7. Leaves ovate to widely ovate, forming a basal rosette; scapiferous plants. *Psacalium*
7. Leaves elliptic or spatulate to ovate, not forming a basal rosette; plants non-scapiferous.
8. Petioles well defined, rarely winged; leaf margins dentate. *Roldana*
8. Petioles winged or poorly defined; leaf margins dentate or serrate.
9. Leaves elliptic to ovate. *Senecio*

9. Leaves obovate to spatulate. *Packera*
2. Leaf blade pinnate- or palmate-lobed, the lobes reaching a quarter or more the distance from the margin to the midvein.
10. Leaves bipinnate-lobed, forming a basal rosette; scapiferous plants.
..... *Psacalium*
10. Leaves once pinnate-lobed, distributed along the stem; non-scapiferous plants.
11. Secondary veins forming a series of internal arcs with two or more series of external arcs (festooned semi-craspedodromous venation).
..... *Packera*
11. Secondary veins not forming arcs or them present only at the apical third portion of leaf.
12. Secondary veins ending at the margin, all along the primary vein (craspedodromous venation).
13. Blade lobes narrow; margins with scarce teeth; marginal florets pistillate with filiform corollae. *Erechtites*
13. Blade lobes wide; margins with numerous teeth; marginal florets pistillate absent or with ligulate corollae. *Senecio*
12. Secondary veins ending at the margin only in the two third parts of the blade and forming arcs at the third apical portion (mixed semi-craspedodromous venation).
14. Blade lobes reaching half to three quarters or more the distance from margin to midvein.
15. Blade lobes reaching half to three quarters the distance from margin to midvein. *Telanthophora*
15. Blade lobes reaching three quarters to all the extension from margin to midvein. *Villasenoria*
14. Blade lobes without reaching half the distance from the margin to midvein.
16. Blade lobes distributed all along the blade length. *Roldana*
16. Blade lobes restricted to the basal half of the blade... *Senecio*
1. Palmate or parallel venation (two or more primary veins serving as the origin of secondary order veins).
17. Parallel venation.

- 18. Perennial scapiferous herbs. *Werneria*
- 18. Non-scapiferous shrubs.
 - 19. Blades oblong, glabrous, with dentate margins. *Barkleyanthus*
 - 19. Blades elliptic, pubescent, with entire margins. *Tetradymia*
- 17. Palmate venation.
 - 20. Primary veins radially diverging from a single point just at the blade base (radiate-palmate venation); outline of leaves more or less circular.
 - 21. Leaf blade deeply lobed, the segments narrow. *Pippenalia*
 - 21. Leaf blade not deeply lobed, the segments wide.
 - 22. Florets white; heads homogamous, discoid. *Psacalium*
 - 22. Florets yellow; heads heterogamous, radiate. *Psacaliopsis*
 - 20. Primary veins diverging from a single point some above from the blade base (actinodromous-suprabasal venation); outline of leaves ovate to elliptic.
 - 23. Epiphytic or scandent plants. *Nelsonianthus*
 - 23. Terrestrial plants.
 - 24. Perennial herbs, 10--25 cm tall; texture of leaves coriaceous, tomentose abaxially. *Robinsonecio*
 - 24. Shrubs or perennial herbs 50 cm or more tall; texture of leaves herbaceous or chartaceous, rarely coriaceous but then not tomentose abaxially.
 - 25. Leaves 3--5(--7) lobed; perennial herbs with white florets.
 - 26. Leaves forming a basal rosette; plants scapiferous. *Psacalium*
 - 26. Leaves distributed along the stems; plants non-scapiferous. *Digitacalia*
 - 25. Leaves (3--5--9) lobed; perennial herbs or shrubs with yellow florets.
 - 27. Leaves forming a basal rosette, plants scapiferous; margins dentate *Psacaliopsis*
 - 27. Leaves not forming a basal rosette, plants non-scapiferous.
 - 28. Leaves distributed along the branches; margins dentate. *Roldana*

28. Leaves restricted to branch apices; margins entire.

29. Leaves seasonally deciduous (absent in flowering); actinodromous venation pattern.

..... *Pittocaulon*

29. Leaves not seasonally deciduous (present in flowering); margins entire to toothed; mixed-craspedodromous venation pattern.

..... *Telanthophora*

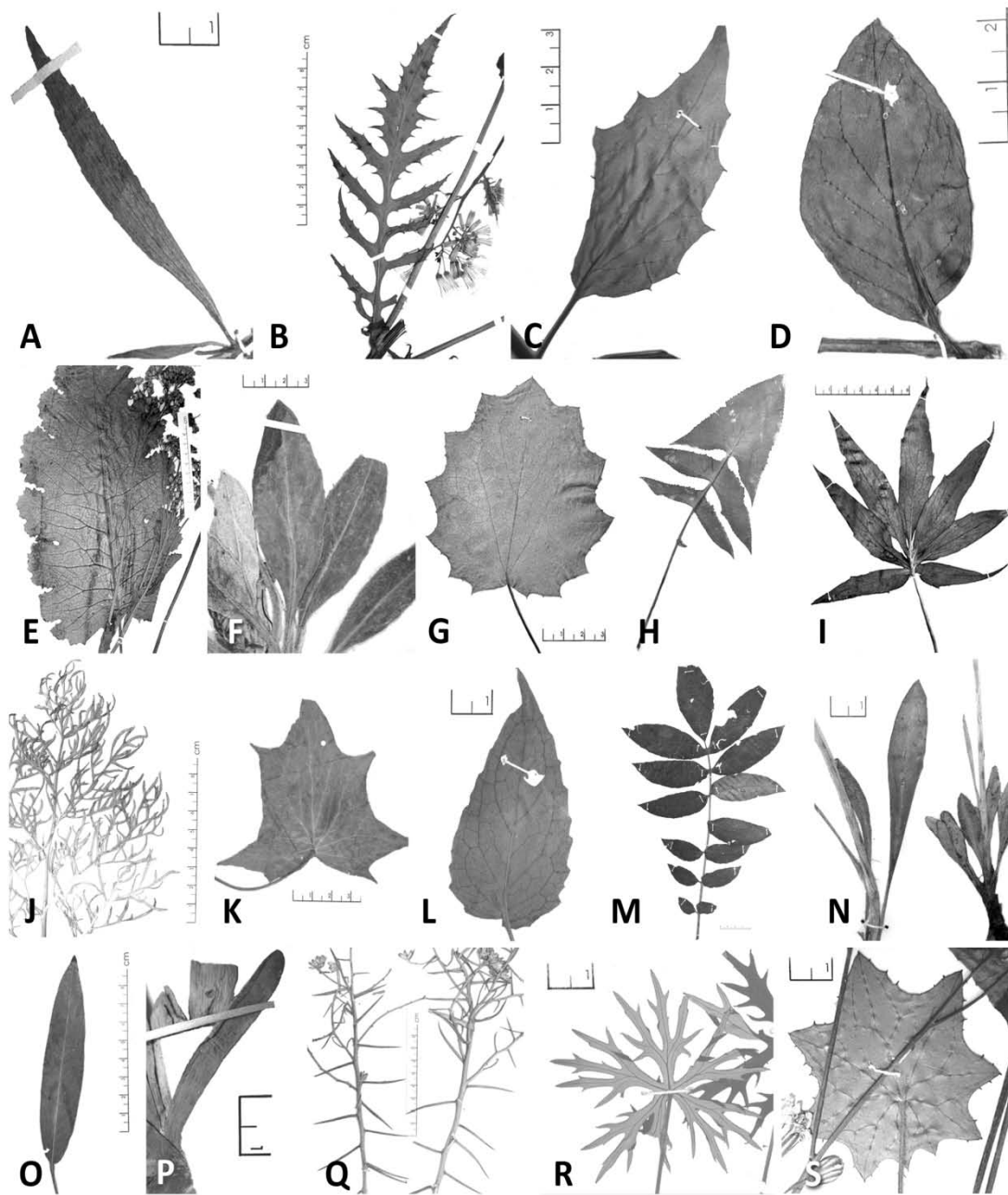


Figure 4.1. Blade shapes in Mexican Senecioneae. Elliptic: A, *Barkleyanthus salicifolius*; B, *Erechtites valerianifolia*; C, *Nelsonianthus epiphyticus*; D, *Pentacalia venturae*; E, *Psacalium amplifolium*; F, *Robinsonecio gerberifolius*; G, *Roldana hartwegii*; H, *Senecio callosus*. Ovate: I, *Digitacalia jatrophoides*; J, *Psacalium decompositum*; K, *Pittocaulon praecox*; L, *Pseudogynoxys haenkei*. Obovate: M, *Villasenoria orcuttii*; N, *Packera bellidifolia*. Oblong: O, *Telanthophora andrieuxii*; P, *Werneria nubigena*. Linear: Q, *Tetradymia comosa*. Circular: R, *Pippenalia delphinifolia*; S, *Psacaliopsis paneroi*.

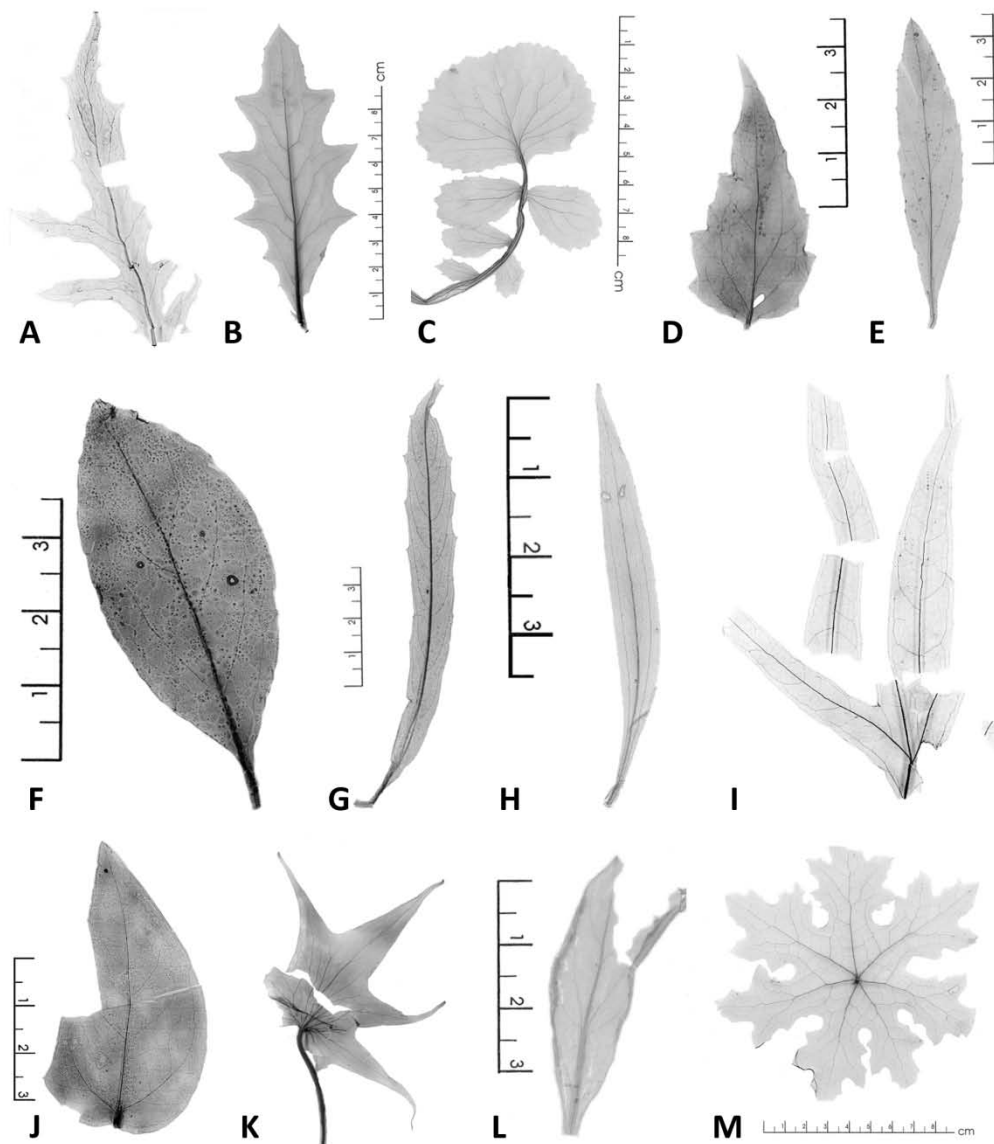


Figure 4.2. Primary and secondary vein patterns in Mexican Senecioneae. Craspedodromous: A, *Erechites valerianifolia*. Mixed craspedodromous: B, *Roldana lineolata*. Festooned semicraspedodromous: C, *Packera sanguisorbae*; D, *Pseudogynoxys chenopodioides*; E, *Senecio argutus*. Broquidodromous: F, *Pentacalia parasitica*; Weak broquidodromous: G, *Telanthophora liebmanii*. Paralelodromous: H, *Barkleyanthus salicifolius*; I, *Werneria nubigena*. Suprabasal actinodromous: J, *Digitacalia crypta*; K, *Nelsonianthus tapianus*; L, *Pittocaulon praecox*; M, *Robinsonecio gerberifolius*. Radiate-palmate: N, *Psacalium peltatum*.

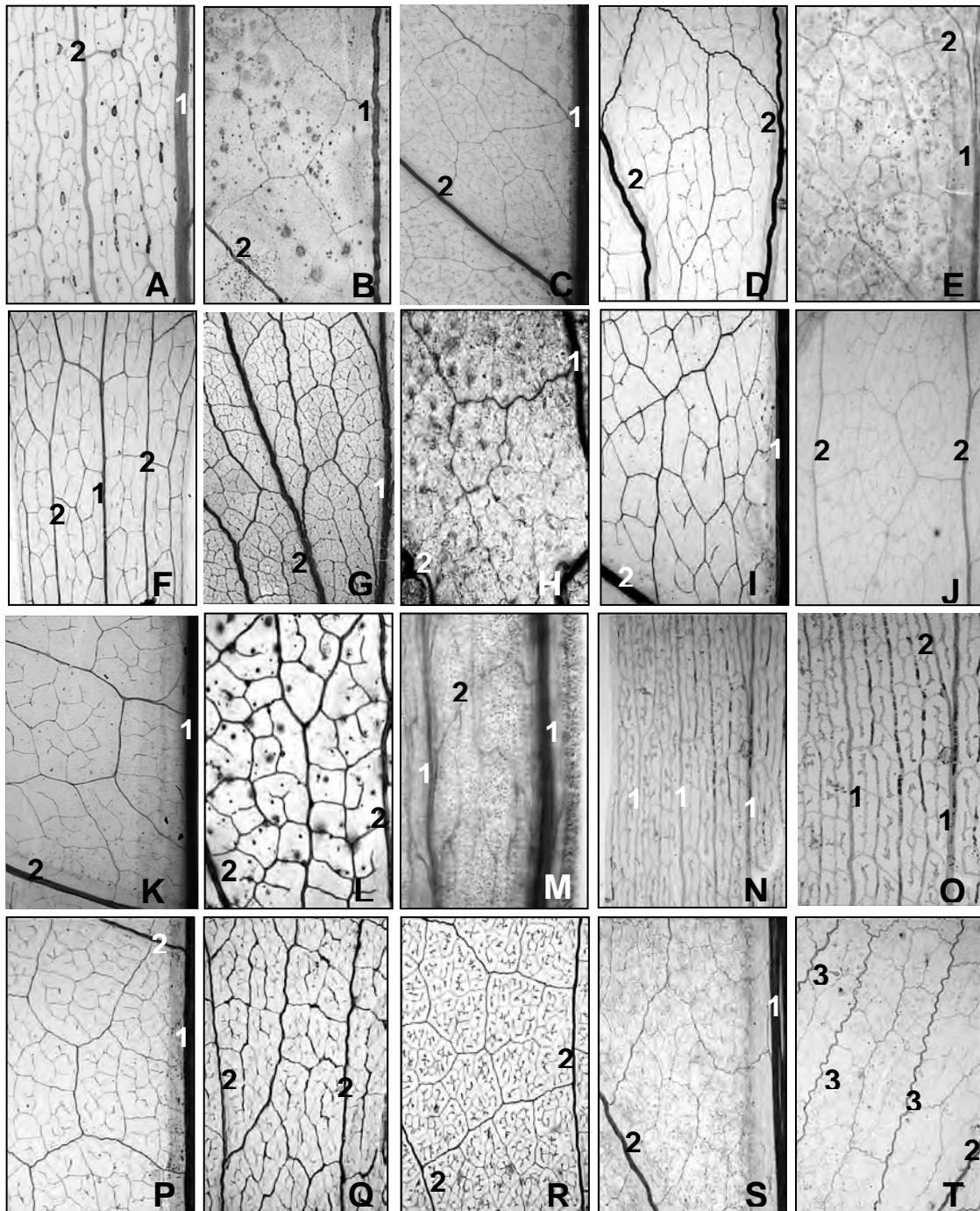


Figure 4.3. Orientation of intercostal venation in Mexican Senecioneae. Random reticulate: A, *Barkleyanthus salicifolius*; B, *Nelsonianthus tapianus*; C, *Telanthophora grandifolia*; D, *Packera sanguisorbae*; E, *Pentacalia guerrerensis*; F, *Pippenalia delphinifolia*; G, *Pittocaulon paecox*; H, *Psacaliopsis paneroi*; I, *Psacalium purpusii*; J, *Robinsonecio gerberifolius*; K, *Senecio mulgediifolius*; L, *Telanthophora liebmanii*; M, *Tetradymia comosa*. Opposite percurrent: N, O, *Werneria nubigena*. Regular polygonal reticulate: P, *Digitacalia crypta*; Q, *Erechtites valerianifolia*; R, *Pseudogynoxys haenkei*; S, *Roldana lineolata*; T, *Villasenoria orcuttii*.

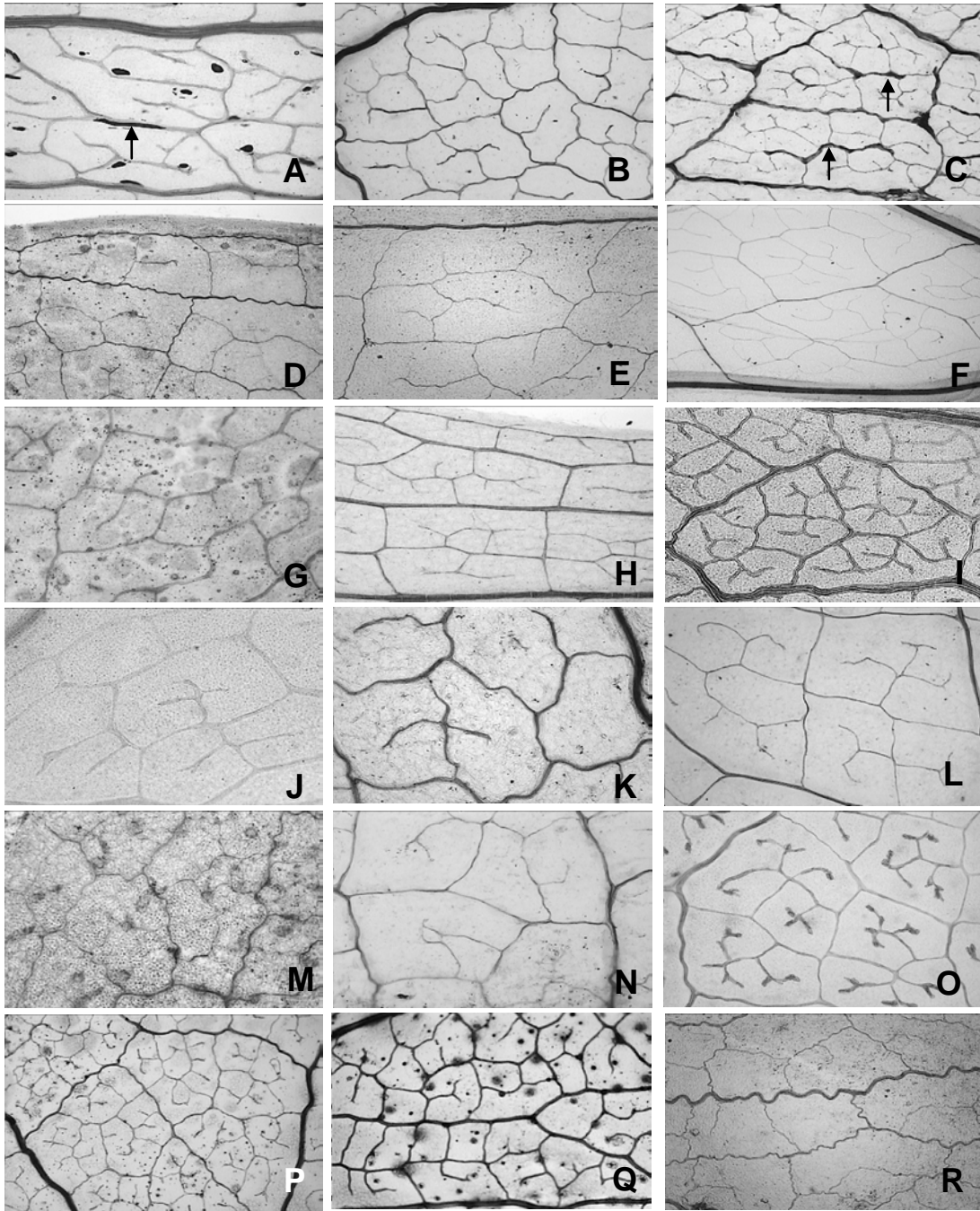


Figure 4.4. Quaternary vein patterns in Mexican Senecioneae. Random reticulate: A, *Barkleyanthus salicifolius*, conspicuous secretory canals (arrow); B, *Digitacalia jatrophoides*; C, *Erechtites valerianifolia*, conspicuous secretory canals (arrow); D, *Nelsonianthus tapianus*; E, *Packera coahuilensis*; F, *Packera sanguisorbae*; G, *Pentacalia guerrerensis*; H, *Pippenalia delphinifolia*; I, *Pittocaulon praecox*; J, *Psacaliopsis paneroi*; K, *Psacalium peltigerum*; L, *Pseudogynoxys haenkei*; M, *Robinsonecio gerberifolius*; N, *Roldana michoacana*; O, *Senecio mulgediifolius*; P, *Telanthophora grandifolia*; Q, *Telanthophora liebmanii*. Regular polygonal reticulate: R, *Villasenoria orcuttii*.

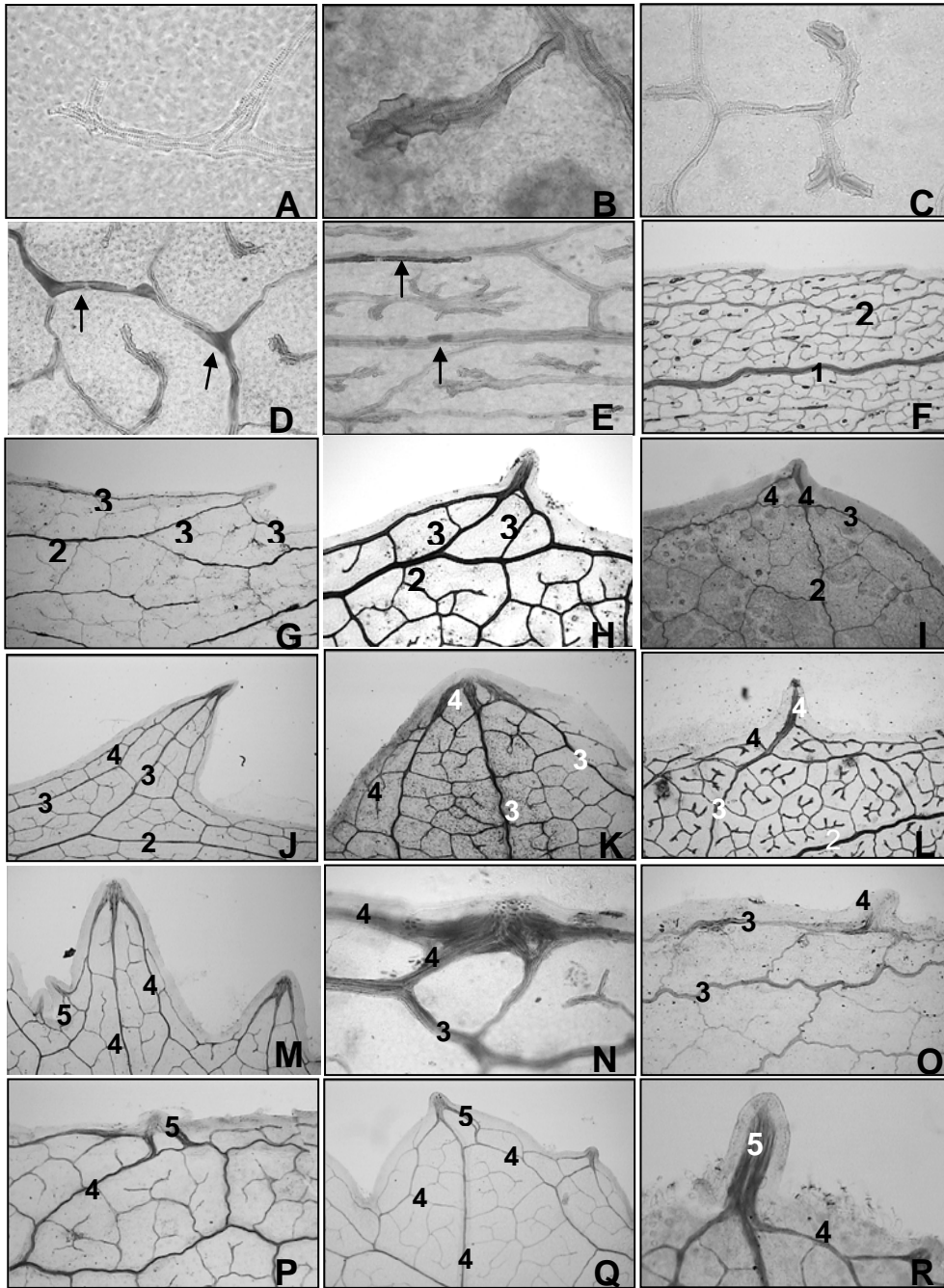


Figure 5.5. Veinlet endings and margin dentate in cleared Senecioneae leaves. A, *Robinsonecio gerberifolius*, non-ramified veinlet ending in common tracheids; B, *Pentacalia parasitica*, non-ramified veinlet ending in dilated tracheids; C, *Pseudogynoxys haenkei*, once-ramified veinlet ending in dilated tracheids; D, *Pseudogynoxys chenopodioides*, conspicuous secretory canals (arrows); E, *Werneria nubigena*, once-ramified veinlet ending in vermiform tracheids, secretory canals evident (arrows). Teeth: teeth with tertiary venation: F, *Barkleyanthus salicifolius*; G, *Erechtites valerianifolia*; H, *Telanthophora liebmanii*. Teeth with quaternary venation: I, *Nelsonianthus tapianus*; J, *Pippenalia delphinifolia*; K, *Psacalium purpusii*; L, *Pseudogynoxys haenkei*; M, *Senecio mulgediifolius*; N, *Telanthophora grandifolia*; O, *Villasenoria orcuttii*. Teeth with five-order venation: P, *Digitacalia jatrophoides*; Q, *Packera sanguisorbae*; R, *Roldana angulifolia*.

CAPÍTULO 5

Relaciones filogenéticas y evolución de caracteres estructurales
en Senecioneae (Asteraceae) de México

RELACIONES FILOGENÉTICAS Y EVOLUCIÓN DE CARACTERES ESTRUCTURALES EN SENECTIONEAE (ASTERACEAE) DE MÉXICO

Resumen

Se realizó un análisis cladístico empleando caracteres morfológicos (foliares y florales) y de arquitectura foliar; se realizaron aclaramientos. Se emplearon 38 caracteres foliares y florales. El grupo interno incluyó 22 taxones de la tribu Senecioneae y el grupo externo incluyó los taxones *Ageratina glabrata* y *Pluchea carolinensis*. Se presenta una hipótesis sobre las tendencias evolutivas de caracteres como grado de división de la lámina, organización de las divisiones de la lámina, forma del margen, patrón de venación, número de altos órdenes de venas y terminación de las vénulas. Se discuten las posibles ventajas adaptativas de estos caracteres para los distintos taxones de la tribu. Se concluye que la tendencia general de evolución en la tribu Senecioneae es hacia una lámina dividida, un patrón de venación palmado y una mayor redundancia de venas.

INTRODUCCIÓN

Por su número de especies, la tribu Senecioneae es la más grande de las Asteraceae con más de 3,000 especies y cerca de 150 géneros (Funk *et al.*, 2005; Pelsner *et al.*, 2007). La tribu se caracteriza por la forma y posición de las brácteas involucrales que rodean a la cabezuela; estas brácteas se organizan usualmente en una sola hilera, iguales entre sí en tamaño y forma (Nordenstam *et al.*, 2009). Sin embargo, la tribu muestra gran variación en cuanto a formas de vida y morfología (Pelsner *et al.*, 2007; Nordenstam *et al.*, 2009). Muchas especies son hierbas anuales o perennes; otras son arbustos, lianas o árboles. Los miembros de la tribu muestran una notable variación en caracteres morfológicos, tales como forma de la hoja, indumento, tipo de inflorescencia y color de las flores (Barkley 1978, citado en Pelsner *et al.*, 2007). La tribu se desarrolla en muchos hábitats, desde lagos y pantanos, hasta desiertos, cimas de montañas y bosques (Nordenstam *et al.*, 2009).

En México la tribu Senecioneae está representada por 18 géneros nativos (Villaseñor *et al.*, 2005), siendo los géneros *Digitocalia*, *Pippenalia* y *Villasenoria* endémicos. Al nivel de especie, el número de endemismos en México es alto (Villaseñor, 1994); entre las especies endémicas se encuentran *Nelsonianthus tapianus* (B.L. Turner) C. Jeffrey, *Packera sanguisorbae* (DC.) C. Jeffrey, *Pentacalia*

guerrerensis (T.M. Barkley) C. Jeffrey, *Psacaliopsis paneroi* (B.L. Turner) C. Jeffrey, *Senecio durangensis* Greenm., *S. mulgediifolius* S. Schauer, *S. prionoapterus* B.L. Rob. & Greenm. y *S. toluccanus* DC. (Villaseñor *et al.* 2005). Las especies de Senecioneae se distribuyen en casi todo México; sin embargo, se concentran principalmente en el centro y sureste del país (Villaseñor, 1994). De acuerdo con Rzedowski (1972) el clima húmedo y caliente es el menos favorable para el desarrollo de la familia Asteraceae; pero alcanza su máxima representación en sitios secos y lugares más frescos, como son las regiones montañosas.

La considerable variación morfológica de la tribu Senecioneae es motivo de estudio desde diversos puntos de vista, los cuales abarcan desde aspectos descriptivos, de clasificación, morfológicos (considerando macro y microcaracteres, Wetter, 1983; Bremer, 1994; Torrecilla y Lapp, 2010), hasta filogenéticos (con caracteres morfológicos, florales, estructura del polen, número cromosómico, hábitat o moleculares; Karis, 1993; Bremer, 1994; Bain y Golden, 2000; Funk *et al.*, 2005; Pelsner *et al.*, 2007).

A pesar de la gran cantidad de información sobre la tribu, aún falta una visión global de sus relaciones evolutivas (Pelsner *et al.*, 2007). Pelsner *et al.* (2007) propone una hipótesis filogenética de la tribu utilizando secuencias de ITS considerando 114 géneros de los cerca de 150 que conforman a la tribu Senecioneae; hasta el momento es una de las filogenias más completas para la tribu. De los 18 géneros de Senecioneae en México, trece fueron incluidos en dicha hipótesis filogenética (*Barkleyanthus*, *Erechtites*, *Packera*, *Pentacalia*, *Pittocaulon*, *Psacalium*, *Pseudogynoxys*, *Robinsonecio*, *Roldana*, *Senecio*, *Telanthophora*, *Tetradymia* y *Werneria*). Sin embargo, no contempla los géneros y especies endémicos de México (*Digitacalia*, *Nelsonianthus tapianus*, *Pippenalia*, *Psacaliopsis paneroi* y *Villasenoria*). Por lo tanto, los objetivos de este trabajo fueron: (1) proponer una hipótesis filogenética inferida a partir de datos morfológicos y de arquitectura foliar para los géneros mexicanos de Senecioneae y (2) evaluar la evolución de algunos caracteres de arquitectura foliar entre sus miembros.

MATERIALES Y MÉTODOS

Selección de los taxones. El grupo interno incluye 18 especies de la tribu Senecioneae de México. Se consideró una especie representante de cada género, excepto para *Senecio* donde se incluyeron cinco especies que representan las

diferentes secciones que conforman al género con distribución en México (Apéndice A). Las especies se seleccionaron con base en los patrones de venación más frecuentes en los género, los cuales se obtuvieron a partir del análisis de la arquitectura foliar realizado (ver capítulo 3, cuadro 1). Los dos taxones que constituyen el grupo externo (*Ageratina glabrata* (Kunth) R. M. King & H. Rob. y *Pluchea carolinensis* (Jacq.) G. Don) fueron seleccionados con base en la filogenia molecular realizada por Funk *et al.* (2005).

Estudios morfológicos y anatómicos. El análisis de los caracteres morfológicos (foliares, 1-8, 11-12, 20-26; florales, 9-10, 13-19, 27-38; Apéndice B) se basó en la observación de ejemplares del Herbario Nacional de México (MEXU), del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México. Para el análisis de los caracteres anatómicos foliares y morfológicos florales (Apéndice B) se tomaron muestras tanto de hojas como de flores de ejemplares de herbario. Se realizaron aclaramientos foliares con el método de Fuchs (1963; capítulo tres de este trabajo). Las secciones paradermales se obtuvieron siguiendo el método descrito en Sandoval *et al.* (2005), se tiñeron con safranina-verde rápido y se montaron en Entellán. El aclaramiento de las flores consistió primero en su rehidratación en agua hirviendo y posteriormente se disectaron para exponer las estructuras reproductivas. En este punto algunas fueron montadas en gelatina glicerizada y otras se colocaron en una solución de KOH al 50% durante 30 minutos; posteriormente se colocaron en una solución de cloro comercial (hipoclorito de sodio) diluído al 50%, hasta que las flores adquirieron un color blanco, se enjuagaron con agua destilada y se montaron en gelatina glicerizada. Los caracteres foliares y florales se observaron con un microscopio Axioskope y con una cámara de video Exwave HAD (Sony) se tomaron fotomicrografías para el análisis.

Análisis cladístico. El grupo interno incluyó 22 taxones (*Barkleyanthus salicifolius*, *Digitocalia jatrophoides*, *Erechtites valerianifolia*, *Nelsonianthus tapianus*, *Packera sanguisorbae*, *Pentacalia guerrerensis*, *Pippenalia delphinifolia*, *Pittocaulon praecox*, *Psacalium peltatum*, *Psacaliopsis paneroi*, *Pseudogynoxys chenopodioides*, *Robinsonecio gerberifolius*, *Roldana angulifolia*, *Senecio californicus*, *S. durangensis*, *S. mulgediifolius*, *S. prionopterus*, *S. toluccanus*, *Telanthophora grandifolia*, *Tetradymia comosa*, *Villasenoria orcuttii* y *Werneria nubigena*) y el grupo externo incluyó los taxones *Ageratina glabrata* y *Pluchea carolinensis* (Apéndice A). La reconstrucción filogenética se basó en 38 caracteres estructurales derivados de cuatro atributos morfológicos, 16 de arquitectura foliar y 18 florales; (Apéndice B). La polaridad de los

caracteres fue asignada por la comparación con el grupo externo (Watrous y Wheeler, 1981; Humphries y Funk, 1984; Maddison et al., 1984, citados en Urtubey, 2001). Los estados del carácter fueron no ordenados e incluyen caracteres binarios y multiestado por lo que se utilizó Parsimonia Fitch. La matriz de datos (Apéndice C) fue analizada utilizando el programa NONA ver. 1.00.08 (Nixon, 2002). Se realizó una búsqueda Heurística con 100,000 árboles retenidos, 10,000 réplicas e intercambio de ramas del árbol por bisección-reconexión (Múltiple TBR + TBR). El soporte de ramas se realizó con un análisis bootstrap de 2,000 réplicas, con 10 repeticiones por réplica.

Evolución de los caracteres estructurales. El análisis evolutivo de 12 caracteres de arquitectura foliar se realizó bajo las optimizaciones ACTRAN y DELTRAN de acuerdo al algoritmo implementado en WinClada ver. 1.00.08 (Nixon, 2002) sobre uno de los árboles más parsimoniosos.

RESULTADOS

Análisis cladístico. De los 38 caracteres analizados cinco fueron no informativos. El análisis cladístico produjo diecinueve árboles más parsimoniosos, con una longitud de 197 pasos y un índice de consistencia (CI) de 0.32 y un índice de retención (RI) de 0.49. El árbol de consenso estricto sólo recupera el clado *Senecio californicus* y *S. durangensis* con un soporte de bootstrap de 67% (Figura 5.1). Uno de los árboles más parsimoniosos fue seleccionado al azar.

Los resultados indican que Senecioneae es un grupo monofilético, apoyado por un valor de bootstrap del 58% (Figura 5.1) y por cinco sinapomorfías: vénulas terminando en uno o dos traqueoblastos (16); presencia de una o dos series de brácteas involucrales (22); margen herbáceo o verdoso de las mismas (23); ausencia de cristales en las tecas de las anteras (34) y la porción distal de las ramas del estilo con papilas y pelos barredores laterales (37; Figura 5.2).

En el árbol seleccionado al azar (Figura 5.2) se identifican dos clados principales. El clado 1 incluye a *Pseudogynoxys chenopodioides*, *Villasenoria orcuttii*, *Erechtites valerianifolia*, *Packera sanguisorbae*, *Senecio californicus*, *S. durangensis*, *Psacaliopsis paneroi*, *Pippenalia delphinifolia* y *Psacalium peltatum*. En este clado un subclado es reconocido (Subclado A), soportado por una sinapomorfía: patrón de venación radiado palmado (13), el subclado a su vez contiene dos grupos. El grupo I formado por *Senecio californicus* y *S. durangensis* que comparten la presencia de un margen denticulado (7), un patrón de venación craspedódromo mixto (13) y un sólo

orden de dientes (17), con un soporte de bootstrap de 67%. El grupo II formado por *Psacaliopsis paneroi*, *Pippenalia delphinifolia* y *Psacalium peltatum*, soportado por una sinapomorfía: pecíolo peltado central (12) y hojas divididas en forma palmada (6).

El clado 2 incluye a *Robinsonecio gerberifolius*, *Werneria nubigena*, *Pentacalia guerrerensis*, *Pittocaulon praecox*, *Barkleyanthus salicifolius*, *Tetradymia comosa*, *Nelsonianthus tapianus*, *Telanthophora grandifolia*, *Digitacalia jatrochoides* y *Roldana angulifolia*. Este clado está soportado por una sinapomorfía que es un patrón de venación paralelodromo (carácter 13). En este clado se reconocen dos subclados: el Subclado B que incluye a *Pittocaulon praecox*, *Pentacalia guerrerensis* y *Werneria nubigena* quienes comparten la ausencia de tricomas (9) y dientes ausentes (17), y el Subclado C que está formado por *Barkleyanthus salicifolius*, *Tetradymia comosa*, *Nelsonianthus tapianus*, *Telanthophora grandifolia*, *Digitacalia jatrochoides* y *Roldana angulifolia*, quienes comparten la distribución de las hojas a lo largo del tallo (3) y presencia de cristales en el filamento de la antera (33).

Las especies *Senecio prionoapterus*, *S. mulgediifolius* y *S. toluccanus* están aisladas de los dos clados principales y no forman un grupo entre ellos, por lo tanto y de acuerdo con los caracteres morfológicos y de arquitectura foliar empleados en este estudio, el género *Senecio* es parafilético.

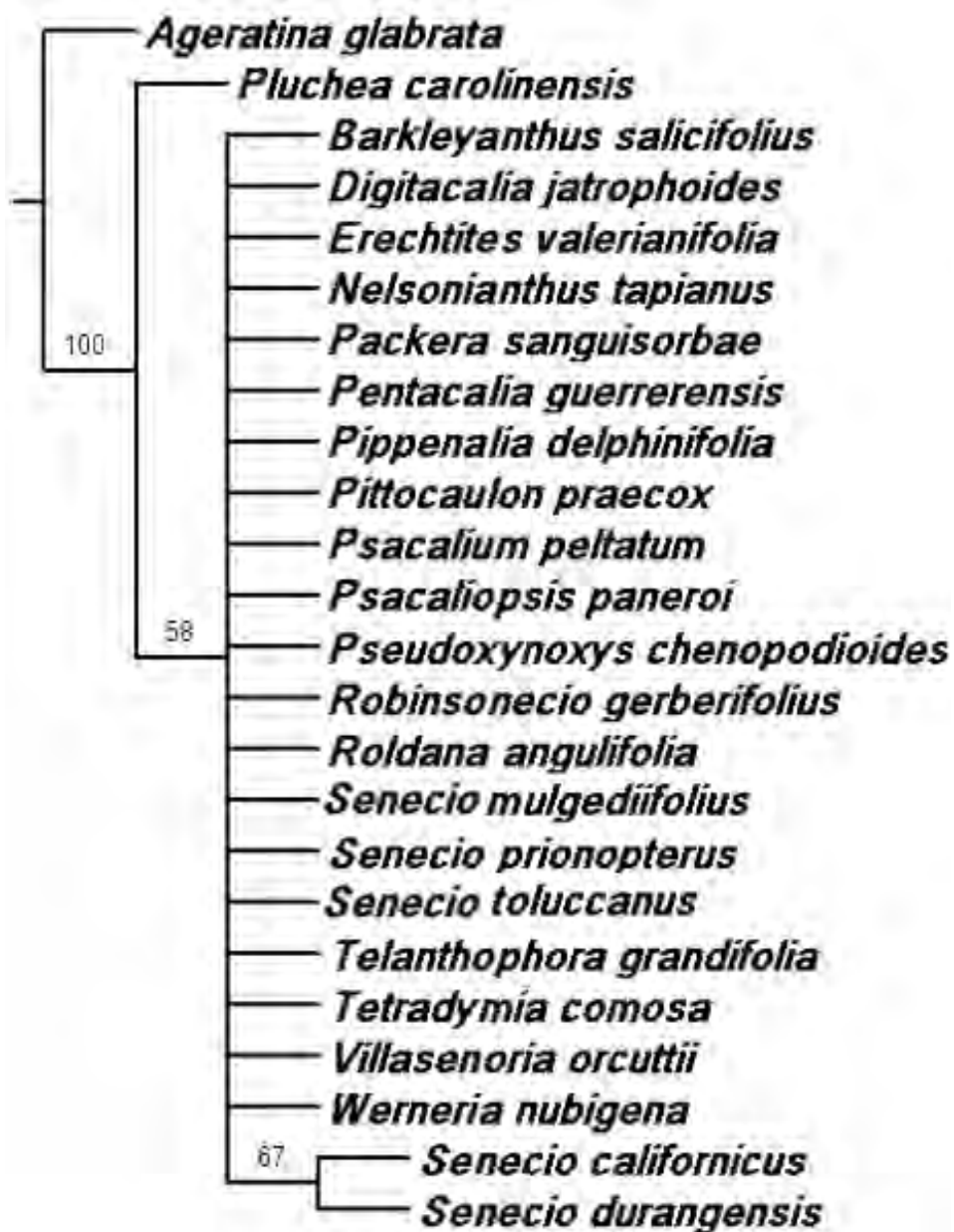


Figura 5.1. Árbol de consenso estricto de la tribu Senecioneae basado en caracteres morfológicos y de arquitectura foliar con *Ageratina glabrata* y *Pluchea carolinensis* como grupo externo. El número por encima de los nodos corresponde al valor de soporte bootstrap mayor al 50%.

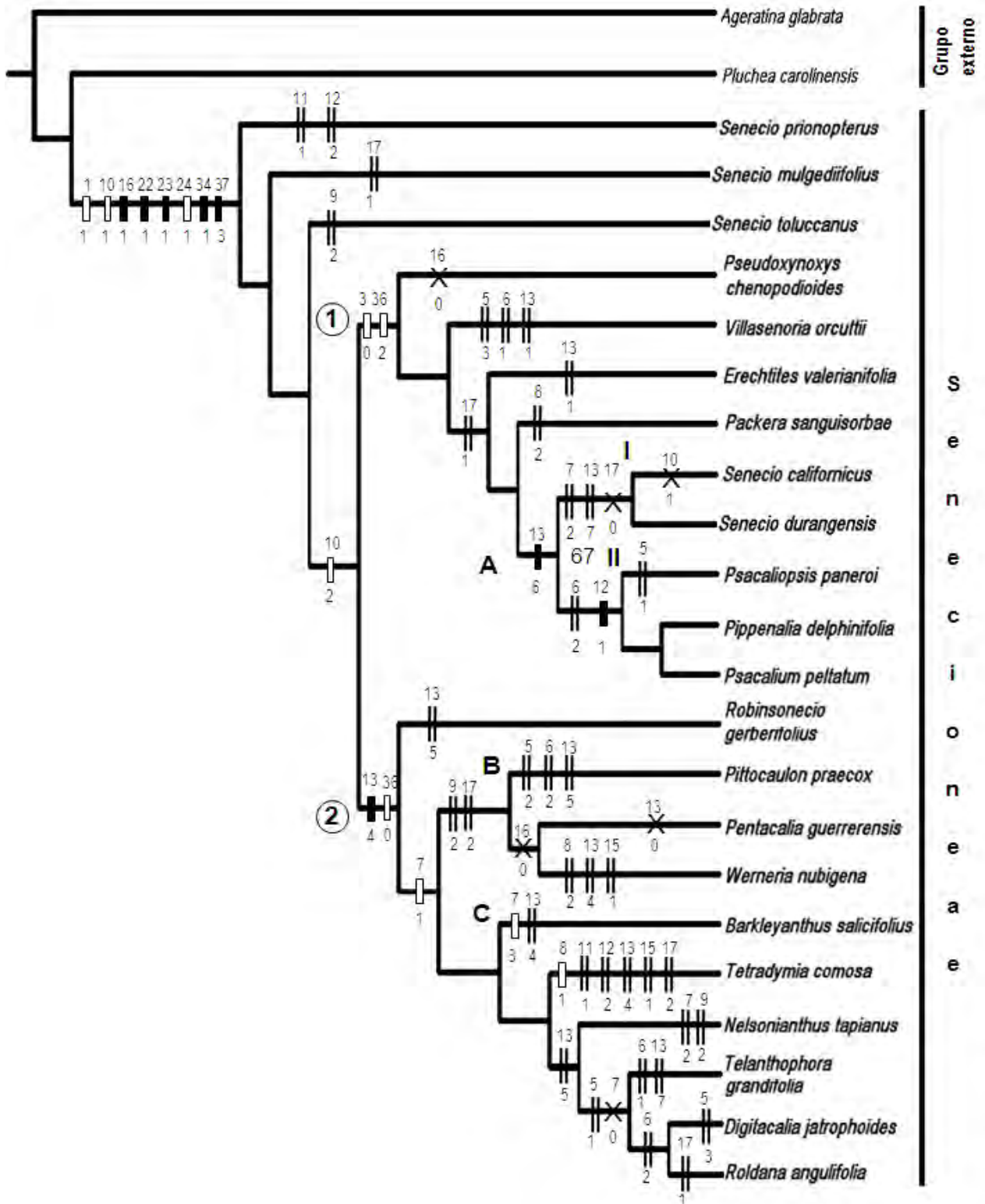


Figura 5.2. Se muestra uno de los diecinueve árboles igualmente parsimoniosos obtenidos ($L = 197$, $CI=0.32$, $RI=0.49$). Los números arriba de los símbolos indican los números de carácter y los números por debajo de los símbolos indican el estado de carácter de acuerdo con el Apéndice B. El número por debajo de las ramas corresponde al valor de soporte bootstrap mayor al 50%. \blacksquare = sinapomorfías, \square = homoplasias, \parallel = paralelismos, X = reversiones.

Evolución de los caracteres. Se discute a continuación el posible patrón de evolución de los caracteres de arquitectura foliar analizados de acuerdo a un criterio de optimización ACTRAN o DELTRAN, según sea el caso. Los caracteres están numerados de acuerdo con el Apéndice B.

5. *Grado de división de la lámina con respecto a la vena central o punto donde radian las venas de primer orden:* La condición plesiomórfica es la presencia de una lámina no dividida (Fig. 5.3A); a partir de ésta se originan tres estados: lámina sectada en el clado 1 y *Digitocalia jatrophioides*; lámina lobulada en *Psacaliopsis paneroi*, *Telanthophora grandifolia* y *Roldana angulifolia*; lámina partida como autapomorfía en *Pittocaulon praecox*.

6. *Organización de las divisiones de la lámina y su relación con las venas.* La condición plesiomórfica es la ausencia de divisiones de la lámina (Fig. 5.3B), de este estado se derivan dos estados: primero, las divisiones de la lámina se organizan en forma pinnada y se origina en la parte basal del clado 1 (*Villasenoria orcuttii*, *Erechtites valerianifolia*, *Packera sanguisorbae*, *Senecio californicus*, *S. durangensis*) y en la parte apical del subclado C (*Telanthophora grandifolia*). Segundo, las divisiones de la lámina se organizan en forma palmada y se origina en la parte apical del subclado A (*Psacaliopsis paneroi*, *Pippenalia delphinifolia* y *Psacalium peltatum*), en la parte apical del subclado C (*Digitocalia jatrophioides* y *Roldana angulifolia*) y como autapomorfía en *Pittocaulon praecox*.

7. *Forma del margen de la lámina.* La condición plesiomórfica es la presencia de un margen dentado (Fig. 5.3C), a partir de éste se originan tres estados: margen denticulado en el subclado A (*Senecio californicus* y *S. durangensis*) y en la parte media del subclado C (*Nelsonianthus tapianus*); margen entero en el subclado B y en la parte media del subclado C (*Tetradymia comosa*); margen serrado en *Barkleyanthus salicifolius* como autapomorfía.

8. *Forma del ápice de la lámina.* La condición plesiomórfica en Senecioneae es un ápice agudo (Fig. 5.3D), a partir de este estado, se derivan dos estados: ápice redondeado que se origina de forma independiente en el clado 1 (*Packera sanguisorbae*) y en el subclado B (*Werneria nubigena*); ápice acuminado en *Tetradymia comosa* como autapomorfía.

9. *Presencia de tricomas multicelulares en la lámina.* La condición plesiomórfica en Senecioneae es la presencia de tricomas y la condición derivada es la ausencia de tricomas (Fig. 5.4A), que de forma independiente se origina en *Senecio toluccanus*, en

todos los miembros del subclado B y en la parte media del subclado C (*Nelsonianthus tapianus*).

10. *Tricomas glandulares en la lámina*. La condición plesiomórfica es la presencia de tricomas glandulares biseriados (Fig. 5.4B). Temprano en la evolución de la tribu hay un cambio hacia tricomas glandulares uniseriados en *Senecio prionoapterus* y *S. mulgediifolius*. Un nuevo cambio, como una condición derivada se origina la pérdida de tricomas glandulares. De manera independiente se presenta una reversión a la condición de tricomas glandulares uniseriados en *S. californicus*.

11. *Presencia de pecíolo*. La condición plesiomórfica en Senecioneae es la lámina unida al tallo a partir de un pecíolo (Fig. 5.4C) y la condición derivada es una lámina sésil, que de forma independiente se presenta en *Senecio prionoapterus* y *Tetradymia comosa*.

12. *Posición de la unión del pecíolo a la lámina*. La condición plesiomórfica es un pecíolo en posición marginal (Fig. 5.4D). A partir de este estado se deriva como pecíolo en posición peltado central, como sinapomorfía en el grupo II del subclado A.

13. *Patrón de venación considerando las venas primarias y secundarias*. La condición plesiomórfica en Senecioneae es la presencia de un patrón de venación broquidódromo festoneado (Fig. 5.5A). A partir de este estado, se derivan seis estados: un patrón semicraspedódromo festoneado; un patrón craspedódromo simple en la parte media del clado 1 (*Erechtites valerianifolia* y *Villasenoria orcuttii*); un patrón craspedódromo mixto en el grupo I del subclado A (*Senecio californicus* y *S. durangensis*) y hacia el ápice del subclado C (*Telanthophora grandifolia*); un patrón radiado palmado como sinapomorfía en el grupo II del subclado A; un patrón actinódromo suprabasal que aparece varias veces de manera independiente a lo largo del clado 2; un patrón paralelódromo en el subclado B (*Werneria nubigena*) y en el subclado C (*Barkleyanthus salicifolius* y *Tetradymia comosa*); en *Pentacalia guerrerensis* se da una reversión a la condición plesiomórfica.

15. *Número de altos órdenes de venas en el tercio medio de la lámina*. La condición plesiomórfica de la tribu Senecioneae es la presencia de venas de cuarto orden en adelante (Fig. 5.5B) y la condición derivada es la presencia de venas de segundo a tercer orden, la cual se origina de forma independiente en *Werneria nubigena* y *Tetradymia comosa*.

16. *Terminación de las vénulas del tercio medio de la lámina*. La condición plesiomórfica en Senecioneae es la presencia de vénulas terminando en más de dos

traqueoblastos (Fig. 5.5C) y la condición derivada es vénulas terminando en uno o dos traqueoblastos, la cual se presenta de manera independiente en la base del clado 1 (*Pseudogynoxys chenopodioides*) y en el subclado B (*Pentacalia guerrerensis* y *Werneria nubigena*).

17. *Órdenes de dientes de la lámina o de los lóbulos*. La condición plesiomórfica en la tribu Senecioneae es la presencia de dientes de un sólo orden en la lámina (Fig. 5.5D) y la condición derivada es la presencia de dientes de dos o más órdenes, la cual se origina de forma independiente en *Senecio mulgediifolius*, en el clado 1 (*Erechtites valerianifolia*, *Packera sanguisorbae*), en el subclado A y en la parte terminal del subclado C (*Roldana angulifolia*).

Patrones de evolución de los caracteres de arquitectura foliar de Senecioneae. De los doce caracteres de arquitectura foliar analizados, uno tiene un patrón de evolución alto dentro de la tribu Senecioneae y es el patrón de venación (11 cambios). Los restantes diez caracteres considerados tienen un patrón de evolución relativamente lento en la tribu (dos a seis cambios). Por lo tanto, en Senecioneae hay un proceso con alta inercia filogenética debido al reducido número de cambios y a su constancia dentro de la tribu.

DISCUSIÓN

Evolución de la división de las hojas y patrones de venación. Dos caracteres morfológicos importantes que mostraron una amplia variación dentro de la tribu merecen una mención especial: el grado de división de la lámina y el patrón de venación. Con base en la topología mostrada en la figura 5.2 se propone que la condición plesiomórfica de una lámina no dividida derivó en la tendencia evolutiva a formar láminas divididas, estas últimas han evolucionado en tres ocasiones de manera independiente dentro de la tribu Senecioneae (Fig. 5.3A). Las láminas lobuladas evolucionaron de forma paralela al menos dos veces dentro de la tribu, una en el subclado A en *Psacaliopsis paneroi*, y la segunda en el subclado C en *Telanthophora grandifolia* y *Roldana angulifolia*. La lámina partida aparece una vez en el subclado B en *Pittocaulon praecox* y la lámina sectada surge de manera paralela al menos dos veces en la tribu, una en el clado 1 y la segunda en el subclado C en *Digitacalia jatrophoides*.

Las divisiones de la lámina se pueden organizar en forma pinnada o palmada. Divisiones en forma pinnada evolucionaron de forma paralela al menos dos veces en la

tribu, una en *Villasenoria orcuttii*, *Erechtites valerianifolia*, *Packera sanguisorbae*, *Senecio californicus* y *S. durangensis*, y otra en *Telanthophora grandifolia* (Fig. 5.3B). Por otra parte las divisiones organizadas en forma palmada se originaron de manera independiente al menos otras tres veces dentro de la tribu, una en *Psacaliopsis paneroi*, *Pippenalia delphinifolia* y *Psacalium peltatum* miembros del subclado B; otra en *Pittocaulon praecox* y la tercera en *Digitacalia jatrophoides* y *Roldana angulifolia* (Fig. 5.3B). Como un carácter ancestral para la familia Asteraceae se observa la presencia de hojas enteras, condición que se ha mantenido en muchos miembros de la tribu Senecioneae. En consecuencia, la condición derivada es hacia hojas divididas.

Mucho se ha hablado sobre la plasticidad de las hojas en cuanto a su forma y grado de lobulación en relación con el ambiente. Bailey y Sinnott (1916) encontraron que en las plantas herbáceas son comunes las hojas pinnatífidas o profundamente divididas, tipo de hojas frecuentes en hábitats secos. Algunos autores han encontrado que hojas lobuladas a profundamente divididas son más frecuentes cuando las plantas están más expuestas al sol (Hanson, 1917; Talbert y Holch, 1957). Sin embargo, Semchenko y Zobel (2007) al analizar especies herbáceas con hojas pinnatífidas encontraron que no hay plasticidad en el número de lóbulos en respuesta a los parámetros de disponibilidad de luz. Estos autores además apoyan los resultados de Jones (1995) y Kerstetter y Poethig (1998) de que la forma de la hoja, incluyendo el número de lóbulos, se determina en etapas tempranas del desarrollo foliar. Resultados similares fueron hallados en cuatro especies de la tribu Senecioneae en México (ver capítulo 3 de este trabajo). La ventaja que puede ofrecer la presencia de hojas lobuladas ha sido ampliamente discutida. Por ejemplo, las plantas herbáceas, al ser parte del sotobosque requieren asegurar un rápido crecimiento vertical y para ello emplean una estrategia que implica un gasto mínimo de carbono (Reich, 2001; Westoby *et al.*, 2002). En términos de inversión en biomasa, sería menos costoso alargar la distancia entre los lóbulos de la hoja que en producir una lámina foliar continua a la largo de la vena media (Semchenko y Zobel, 2007). Sisó *et al.* (2001) han sugerido que la baja resistencia hidráulica en hojas profundamente lobuladas puede constituir un mecanismo para mejorar el equilibrio de agua bajo condiciones atmosféricas secas. Valladares *et al.*, (2004) mencionan que en distintas especies de encinos, el mayor grado de lobulación de las hojas implica que hidráulicamente son más eficaces, pero disponen de menor superficie de captación de luz. Sin embargo, las hojas lobuladas permiten una mejor transmisión de la radiación hacia capas inferiores,

con lo que la fotosíntesis se hace más eficiente (Zúñiga *et al.*, 2009). Brown *et al.* (1991) proponen que la división de la lámina puede ser una posible respuesta evolutiva de las plantas a la herbivoría, ya que al reducir su superficie se disminuye la eficiencia del forrajeo de los herbívoros. Temprano en la evolución de Senecioneae se originaron hojas con láminas divididas en los distintos miembros del clado 1, con excepción de *Pseudogynoxys chenopodioides*. Pero esta misma estrategia se originó de manera independiente en el clado 2 en *Pittocaulon praecox*, *Telanthophora grandifolia*, *Digitacalia jatrophioides* y *Roldana angulifolia*, siendo los tres últimos taxones los más derivados. Hojas divididas no sólo están presentes en ambientes templados, sino también en climas secos como el caso de *Pittocaulon praecox* y *Senecio californicus*.

Aunado a la división de la lámina está la situación del margen foliar. Márgenes lobulados y dentados, de acuerdo a Baker-Brosh y Peet (1997), son características avanzadas en la evolución de las angiospermas. Entre los miembros de Asteraceae los márgenes no enteros son una condición común (Bailey y Sinnott, 1916). Para Senecioneae la condición plesiomórfica es la presencia de un margen dentado y como novedad evolutiva es la ausencia de dientes en los miembros del subclado B y *Tetradymia comosa*. Los márgenes dentados son fisiológicamente más activos en la temporada de crecimiento y también están asociados a una mayor tasa fotosintética en etapas tempranas del crecimiento de la hoja (Baker-Brosh y Peet, 1997; Royer y Wilf, 2006). Varios autores (Bailey y Sinnott, 1916; Royer y Wilf, 2006) han reportado que los márgenes dentados son más comunes en climas templados fríos, mientras que especies con márgenes enteros son más comunes en bosques tropicales húmedos, perennifolios (Bailey y Sinnott, 1916); en Senecioneae no es tan clara esta distinción. La presencia de dientes en la hoja ha recibido diferentes explicaciones. El predominio de los dientes en los climas más fríos es probablemente una adaptación para aumentar la asimilación de carbono de toda la planta al inicio de la temporada de crecimiento (Royer *et al.*, 2009). La presencia de hidátodos en los dientes previenen la inundación de los espacios intercelulares del mesofilo por presión de raíz, evitando así la inhibición de la fotosíntesis (Feild *et al.*, 2005). Feild *et al.* (2005) opinan que los dientes marginales incrementan la transpiración foliar y el calor de convección. Una de las razones para sospechar de los dientes como sitios de transpiración activa es que parecen estar abastecidos hidráulicamente. Una de las ventajas de una mayor transpiración es la disminución en la probabilidad de sobrecalentamiento de las hojas en condiciones de plena luz y aire inmóvil (Schuepp, 1993 citado en Feild *et al.*, 2005).

El significado funcional de la ausencia de dientes no es claro; este rasgo morfológico parecería estar más relacionado con ambientes secos, en contraposición con márgenes dentados. Por ejemplo, en *Pittocaulon praecox* sus hojas son deciduas y están presentes sólo en la época favorable del año. El tallo es el que presenta tejidos especializados para almacenamiento de agua; la construcción del tallo le permite responder ante un clima tropical seco (Olson, 2005). Sin embargo, de acuerdo con lo observado en el desarrollo de las hojas de algunas especies de Senecioneae (ver capítulo 3 de este trabajo), es muy probable que sí se hayan desarrollado dientes primarios en las hojas de *Pittocaulon praecox* pero en etapas tempranas de su desarrollo; conforme la hoja se fue expandiendo los dientes primarios originaron los lóbulos de la hoja madura. *Tetradymia comosa* se distribuye en matorrales xerófilos, tiene el ancho de la lámina reducido y la hoja es conduplicada, lo que le da una apariencia acicular; además, por la fusión de los haces vasculares su ápice es pungente; debido a estas características Bremer (1994) considera a *Tetradymia* como espinosa. En este taxón en particular, la ausencia de dientes parece estar asociada a la persistencia de la hoja sobre la planta, por dos o tres años, situación excepcional dentro del género (Strother, 1974). Otra situación excepcional para este taxón es el desarrollo de hojas dispuestas en fascículos en las axilas de las hojas primarias (Strother, 1974). En el tallo de *Tetradymia* los elementos de vaso y las traqueidas son células especializadas para almacenamiento de agua; los vasos al ser particularmente estrechos se interpretan como adaptaciones a hábitats xéricos (Carlquist 1962, citado en Strother, 1974). Sin embargo, hojas no dentadas también se presenta en ambientes templados y húmedos, como es el caso de *Werneria nubigena* que se desarrolla en bosque de *Pinus*, en altitudes de 3,600 a 4,000 msnm y donde se presenta una estacionalidad con 6 a 7 meses de lluvia (Rzedowski, 1988); *Pentacalia guerrerensis* crece en bosque húmedo de montaña y bosque de *Pinus-Quercus* entre 2,450 a 2,700 msnm, existiendo para estos ambientes amplios límites de humedad relativa (Rzedowski, 1988). La ausencia de dientes en Senecioneae ha evolucionado independientemente tanto en plantas herbáceas (*Pentacalia* y *Werneria*) como arbustivas (*Pittocaulon* y *Tetradymia*) y parece ser una característica recién adquirida en la evolución de la tribu (Fig. 5.3C). En algunos ejemplares de *Telanthophora grandifolia*, con lámina pinnatipartida, los dientes son escasos y diminutos, por esta razón no sobresalen del margen; éstos sólo fueron evidentes a partir del aclaramiento foliar (Fig. 4.5N). En dicha figura es evidente la unión de dos a tres haces vasculares

irrigando el diente, sin embargo, no se incrementa la longitud de los elementos traqueales que permita que sobresalgan del margen como en todas aquellas especies donde los dientes son evidentes. Esto lleva a plantear la hipótesis de que en el taxón en particular probablemente la tendencia evolutiva es hacia la pérdida de los dientes.

El patrón de venación es el que mayor número de cambios ha presentado en la evolución de Senecioneae. El estado plesiomórfico al parecer es broquidódromo festoneado (Fig. 5.4A); como novedad en la evolución de la tribu se deriva el patrón semicraspedódromo festoneado. Temprano en la evolución de la tribu se deriva el patrón craspedódromo en *Erechtithes valerianifolia* y *Villasenoria orcuttii*. De igual manera el patrón craspedódromo mixto surge al menos dos veces de manera paralela en la evolución de la tribu, una en el clado *Senecio californicus* y *S. durangensis* y la otra en *Telanthophora grandifolia*. De acuerdo con los resultados, el patrón de venación parece ser un proceso muy cambiante seguramente producto de las presiones ambientales del hábitat en el que se desarrollan las plantas, por eso dentro del clado 1 se origina otro cambio hacia el patrón radiado palmado en *Pippenalia delphinifolia*, *Psacalium peltatum* y *Psacaliopsis paneroi*. El patrón actinódromo suprabasal se origina de forma paralela al menos cuatro veces en la tribu, la primera en *Robinsonecio gerberifolius*, la segunda en *Pittocaulon praecox*, la tercera en *Nelsonianthus tapianus* y la cuarta en el clado *Digitocalia jatrophoides* y *Roldana angulifolia*. El patrón paralelódromo se origina de manera paralela al menos tres veces en la evolución de la tribu, una en *Werneria nubigena*, otra en *Barkleyanthus salicifolius* y la tercera en *Tetradymia comosa*. En *Pentacalia guerrerensis* se presenta una reversión hacia la condición ancestral. Una de las principales funciones de la venación es el reparto de agua. Sack *et al.* (2008) han señalado que hojas con una venación foliar palmada y la abundancia vascular contribuyen fuertemente a la tolerancia del daño en las venas primarias y altos órdenes de venas y por lo tanto evitan la interrupción hidráulica en el caso de que la lámina sufra daño en regiones cercanas a la base de la hoja, que bien puede ser causado por insectos. En Senecioneae los taxones más derivados de los clados 1 y 2 presentan una venación foliar palmada (correspondiendo a los patrones radiado-palmado y actinódromo respectivamente) que bien podría ser la estrategia a seguir para hacer eficiente el transporte de agua. Otra de las funciones que tienen las venas primarias y secundarias es asegurar que la hoja pueda soportarse por sí misma y proveer resistencia a la carga mecánica. Esto asegura que las hojas puedan presentar una mayor superficie de área sin combarse o deformarse (Niklas, 1999,

citado en Blonder *et al.*, 2011) lo cual asegura una mayor captación de la energía solar. Aunado al patrón de venación se encuentra la densidad de venas de altos órdenes. La estructura física del retículo de venas influye en el flujo del agua así como en las tasas de asimilación de carbono (Brodrigg *et al.* 2007, citado en Blonder *et al.*, 2011). En la tribu Senecioneae, con excepción de *Tetradymia comosa* y *Werneria nubigena*, se desarrollan venas de cuarto hasta séptimo orden. En los dos anteriores taxones se originaron de manera independiente la presencia de venas de primero a tercer orden, por lo tanto la reducción en el número de venas es la novedad evolutiva. Algunos autores han mostrado que tasas altas en el flujo del agua son mejor realizadas en las venas más finas (de altos órdenes) y que la distancia de las venas terminales puede influir en las tasas de difusión del agua (MacKown *et al.*, 2010, Noblin *et al.*, 2008, citados en Blonder *et al.*, 2011). Redundantes vías de flujo de la venación foliar (mayor reticulación) asegura que el daño a una sección de tejido de la lámina foliar no afecte la función en otras secciones de la hoja (Katifori *et al.*, 2010, citado en Blonder *et al.*, 2011). Por lo tanto, una mayor reticulación en la lámina parece ser exitosa para la tribu ya que es el estado del carácter que se ha conservado a lo largo de la evolución de Senecioneae. Esta puede ser una de las razones que ha influido en la amplia distribución de los taxones a lo largo del territorio mexicano.

Las vénulas en algunos taxones de Senecioneae presentan traqueidas terminales con un arreglo particular. Algunos autores han propuesto que las traqueidas de las venas terminales en Magnoliaceae y otras familias de dicotiledóneas, probablemente funcionen como elementos almacenadores de agua (Tucker, 1964; Rao y Das, 1979), por lo tanto es probable que la función de estas células se relacione al estrés hídrico. En las Asteraceae han sido reportados elementos traqueales dispuestos como cortos botones o procesos en *Centaurea* (tribu Cardueae; Tucker, 1964), y en *Rudbeckia laciniata* (tribu Heliantheae; Lersten, 1990), ambos casos correspondiendo a las traqueidas dilatadas sensu Tucker (1964). En Senecioneae este tipo de traqueidas se presentan en *Pseudogynoxys chenopodioides*, *Pentacalia guerrerensis* y *Werneria nubigena*. Sin embargo, en *Werneria nubigena* también se presenta otro tipo de vénulas, las traqueidas vermiformes (Rao y Das, 1979; ver figura 4.5E de este trabajo), las cuales representan una autapomorfía para este taxón. Tucker (1964) observó que hojas de taxones de altas elevaciones en los trópicos exhiben más elaboradas modificaciones en las vénulas que las de las especies templadas. En Senecioneae este aspecto es inverso, por ejemplo, *Werneria nubigena* se distribuye en el bioma bosque

templado y tiene las vénulas más elaboradas, mientras que traqueidas dilatadas se presentan en *Pseudogynoxys chenopodioides* que se distribuye en los biomas bosque tropical estacionalmente seco y bosque tropical húmedo y *Pentacalia guerrerensis* que se distribuye en el bioma bosque húmedo de montaña. Probablemente estos taxones crecen bajo un ambiente fisiológicamente seco.

La presencia de tricomas es un carácter plesiomórfico para la tribu Senecioneae y se ha conservado a lo largo de su evolución (Fig. 5.4A). La condición derivada es hacia la ausencia de tricomas. Los tricomas presentan diferentes morfologías y los más frecuentes son los multicelulares uniseriados; los del tipo glandular también son apéndices multicelulares uniseriados pero con dos células apicales; estos tricomas son de baja densidad en la lámina foliar y se entremezclan con los otros tipos. Los tricomas glandulares uniseriados se restringen al género *Senecio*; este tipo de tricoma también ha sido reportado por Drury y Watson (1965) en *Senecio*. Los tricomas glandulares se originaron temprano en la evolución de la tribu Senecioneae al menos dos veces, una en *Senecio prionoapterus* y la otra en *S. mulgediifolius*; posteriormente se da una reversión hacia la condición plesiomórfica en *S. californicus*. En el caso de *Calycadenia* (tribu Heliantheae) más de un tipo de tricoma glandular está presente; la degeneración de tricomas biseriados está relacionada con la formación de una cubierta resinosa sobre las hojas (Carlquist, 1959). Los tricomas glandulares han sido considerados principalmente como defensivos (Smith y Kreitner, 1983). Sin embargo, en Senecioneae se desconoce la función y tipo de compuestos que los tricomas glandulares puedan tener y si estos le confieren alguna ventaja adaptativa. Los tricomas no secretores han sido relacionados con el balance de agua y también como posible función defensiva (Smith y Kreitner, 1983). En *Leptorhynchos squamatus* (tribu Gnaphalieae) Flann *et al.* (2002) encontraron que las plantas alpinas tienen una densidad de tricomas bastante alta y en *Metrosideros polymorpha* (Myrtaceae, Cordell *et al.*, 1998) se propone que la pubescencia foliar puede ayudar en la resistencia a la congelación en altas altitudes por disminución de la humectabilidad de la superficie de la hoja, sin embargo en el taxón *Werneria nubigena* que se distribuye en altas altitudes los tricomas están ausentes.

Implicaciones biogeográficas. Diferentes eventos geológicos en México pueden haber jugado un importante papel en la evolución de la biota de su área, incluyendo a los miembros de la tribu Senecioneae, entre ellos la formación de las Serranías y la formación de la Península de Baja California. La Sierra Madre Oriental,

al este de México, surgió a finales del Cretácico y principios del Terciario; la Sierra Madre del Sur a mediados del Terciario; a finales de Oligoceno y durante el Mioceno se levantó la Sierra Madre Occidental. A finales del Mioceno se formó el Golfo de California, separando la Península del mismo nombre del continente; en el Plioceno se originó el Eje Volcánico Transversal en el centro de México y la elevación de la Península de Yucatán (Villaseñor, 1990). En el Mioceno superior, datos paleoclimáticos sugieren que prevalecía en México un clima caliente; tierras bajas fueron dominadas principalmente por vegetación tropical o subtropical (Rzedowski, 1972); bosques templados de *Pinus-Quercus* se establecieron en elevaciones medias y altas y un clima semiárido ya estaba presente en el noroeste de México (Axelrod 1958, citado en Villaseñor, 1990). Los eventos glaciares en el Cuaternario permitieron a los bosques boreales alcanzar una distribución más amplia (Villaseñor, 1990). Si se considera la actual propuesta de Villaseñor y Ortiz (2013) de agrupar los tipos de vegetación en grandes regiones biogeográficas o biomas, en Senecioneae la tendencia que se observa en su distribución es del bosque tropical estacionalmente seco hacia el bosque templado. Por lo tanto existe la posibilidad de que la tribu radió de tierras bajas con clima tropical hacia tierras altas con clima templado-frío (Apéndice A). Similar apreciación ha sido manifestada por otros autores para otras regiones; por ejemplo, Flann *et al.* (2002) sugirieron la posibilidad de que gran parte de la flora alpina Australiana se derivó de formas de crecimiento de tierras bajas. Si los eventos glaciares fueron más recientes en el tiempo geológico, esto explica por qué la tribu Senecioneae tiene un amplio rango de distribución hacia elevaciones altas (Apéndice A). Barkley (1990) indica que las especies de *Senecio* s. l. están restringidas a elevaciones altas en México y Centro América, por arriba de 1,800 ms.n.m.; estas mismas regiones han sido ocupadas también por asentamientos humanos desde tiempos prehistóricos. Esto ha ocasionado que muchas especies de *Senecio* se distribuyan en hábitats perturbados o semiperturbados. La revisión de herbario indica que otros géneros de la tribu Senecioneae también se distribuyen en ambientes perturbados como plantas ruderales, arvenses y en vegetación secundaria. Esto ha contribuido a que la tribu sea de amplia distribución a lo largo del territorio nacional. La percepción general de esta familia como “malas hierbas” no es correcta. Ciertamente hay miembros que prosperan en hábitats perturbados o semiperturbados, pero muchas especies tienen una distribución restringida (Funk *et al.*, 2005). Por ejemplo, *Digitacalia* y *Psacalium* están restringidas principalmente a las zonas de pino-encino, las cuales

están extensivamente desarrolladas en las altas montañas de México (Pippen, 1968). Las especies de *Villasenoria* sólo son conocidas en afloramientos de piedra caliza cárstica, en bosque lluvioso desde 100 a casi 2,000 m de elevación en Chiapas, Oaxaca y Veracruz. Las especies de *Pittocaulon* existen en matorrales secos estacionales del centro y sur de México, desde 300 a 3,250 m, mientras que las especies de *Telanthophora* existen en bosques de neblina o bosques mixtos, desde el centro de México hacia el sur de Honduras, desde 600 a 5,000 m (Clark, 1999). *Pentacalia guerrerensis* y *Werneria nubigena* tienen una distribución restringida al sur (Guerrero y Chiapas, respectivamente). Mientras el primer taxón es una hierba trepadora y existe en el bioma bosque húmedo de montaña, el segundo también es una hierba pero con sus hojas dispuestas en una roseta basal y se encuentra en el bioma bosque templado, propio de las zonas montañosas de México. En el estado de Baja California se distribuyen en matorral xerófilo *Senecio californicus* con una distribución altitudinal de 10-765 ms.n.m. y *Tetradymia comosa* a una altitud de 725 a 1,200 ms.n.m., quien a diferencia de la anterior especie es un arbusto. En ambos casos sus hojas son de tamaño reducido y se distribuyen a lo largo del tallo, sin embargo, han desarrollado distintas estrategias respecto a la morfología de sus hojas; mientras en *S. californicus* son pinnatisectas en *T. comosa* son simples. Blonder *et al.* (2011) propusieron que la densidad en la venación puede resistir desgarres causados por herbívoros o factores ambientales como el viento o el frío y la venación reticulada puede ser importante para prolongar el tiempo de vida de las hojas. En el caso de *Tetradymia comosa* la redundancia de venas es baja al tener un patrón de venación paralelógrado (se presentan venas de hasta tercer orden), sin embargo, sus hojas permanecen en la planta por mayor tiempo a diferencia del resto de los taxones de la tribu. La estrategia que este taxón desarrolló es similar a la presentada por otro representante de la familia Asteraceae: *Chuquiraga* (Barnadesioideae), género cuyas especies son arbustos perennes xeromórficos de hojas aciculares con distribución en América del Sur (Ezcurra *et al.*, 1997); además en este género se encontró que una reducción en el ancho de la hoja y un incremento en la involuación o enrollamiento de la lámina pueden ser adaptaciones a un ambiente árido y *Tetradymia comosa* es el único taxón en la tribu que presenta hojas conduplicadas, similar respuesta a la presentada en *Chuquiraga* para este tipo de ambiente. *Tetradymia* es el taxón que más cambios evolutivos presenta (Fig. 5.2), esto puede indicar que su presencia en un matorral xerófilo es más reciente.

La tendencia evolutiva en Senecioneae respecto al hábito de vida es hacia plantas herbáceas. A pesar de que las especies herbáceas parecen más exitosas por su amplia distribución tanto en tierras bajas como en tierras altas, es una especie arbustiva *Barkleyanthus salicifolius*, el taxón que se distribuye más ampliamente tanto en altitud (110 a 3,900 ms.n.m.) como geográficamente en los distintos biomas en los cuales se establece Senecioneae (Apéndice A), incluso como planta arvense y ruderal. A pesar de presentar un patrón de venación paralelo hay una mayor redundancia de venas respecto a los demás taxones de venación paralela, esto puede conferirle la ventaja de tener mayor flujo de agua y altas tasas de asimilación de carbono (Brodrigg *et al.*, 2007, citado en Blonder *et al.*, 2011). En este taxón además está la presencia de canales secretores con contenidos; aún cuando se desconoce la naturaleza química de dichos contenidos si éstos fueran mucílagos, como lo reportado en semillas de algunas Asteraceae (Huang *et al.*, 2008; Yang *et al.*, 2010) o en tricomas de aquenios (Nordenstam *et al.*, 2009), probablemente el mucílago tendría la función de absorber agua y los canales podrían funcionar como almacenes lo cual le permitiría a este taxón desarrollarse en ambientes fisiológicamente secos. La presencia de dientes en la lámina le permitirían realizar las funciones previamente descritas y por lo tanto estas estructuras seguramente han permitido que pueda desarrollarse también en ambientes húmedos.

En especies arbustivas de los Andes los ambientes de altas elevaciones pueden ser vistos como islas, donde se restringen las migraciones y flujo de genes (Simpson, 1974, citado en Diemer, 1998). Esto puede ser también aplicable a Senecioneae y explicaría el alto número de endemismos en México. Se asume que similares presiones ecológicas han llevado a las plantas a la convergencia evolutiva en cuanto a la forma de la hoja, grado de división de la lámina y patrones de venación.

Los análisis filogenéticos moleculares en los últimos 20 años han generado discusiones sobre la circunscripción y clasificación de los altos niveles taxonómicos en Asteraceae. Si bien los análisis filogenéticos moleculares han provocado importantes discusiones acerca de las relaciones en Asteraceae este tipo de análisis no son infalibles y la morfología tiene mayor sentido a la luz de la filogenia (Roque y Funk, 2013). Recientemente en Asteraceae los caracteres morfológicos están siendo empleados en la interpretación de relaciones filogenéticas así como de evolución de caracteres (Karis, 1993; Ezcurra *et al.*, 1997; Ortiz, 2000; Uturbey y Stuessy, 2001; Roque y Funk, 2013). En Senecioneae, otros estudios relacionados con anatomía y

fisiología así como estudios de genética de poblaciones son necesarios para comprender cómo la selección natural actúa sobre los taxones.

LITERATURA CITADA

- Barkley, T.M. 1990. A geo-historical perspective on the distribution and variation in *Senecio* s. l. (Asteraceae, Senecioneae) in Mexico and C. America. *Plant Systematics and Evolution* [Suppl. 4]: 113-119.
- Bremer, K. 1994. Cladistic and classification. Timber Press. Portland, Oregon. 752 pp.
- Bailey, I.W. y Sinnot, E.W. 1916. The climatic distribution of certain types of angiosperm leaves. *American Journal of Botany* **3**: 24-39.
- Bain, J.F. y Golden, J.L. 2000. A phylogeny of *Packera* (Senecioneae; Asteraceae) based on internal transcribed spacer region sequence data and a broad sampling of outgroups. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **16**: 331-338.
- Baker-Brosh, K., Peet, R.K. 1997. The ecological significance of lobed and toothed leaves in temperate forest trees. *Ecology* **78**: 1250-1255.
- Blonder, B, Violle C., Bentley L.P. y Enquist B.J. 2011. Venation networks and the origin of the leaf economics spectrum. *Ecology Letters* **14**: 91-100.
- Brown, V.K., Lawton, J.H. y Grubb, P.J. 1991. Herbivory and the evolution of leaf size and shape. *Philosophical Transactions: Biological Sciences* **333**: 265-272.
- Carlquist, S. 1959. The leaf of *Calycadenia* and its glandular appendages. *American Journal of Botany* **46**: 70-80.
- Clark, B. L. 1999. *Villasenoria* (Asteraceae: Senecioneae) a new genus and combination from Mexico. *Sida* **18**: 631-634.
- Cordell, S., Goldstein G., Mueller-Dombois D., Webb D. y Vitousek P.M. 1998. Physiological and morphological variation in *Metrosideros polymorpha*, a dominant Hawaiian tree species, along an altitudinal gradient: the role of phenotypic plasticity. *Oecología* **113**: 188-196.
- Diemer, M. 1998. Leaf lifespans of high-elevation, aseasonal Andean shrub species in relation to leaf traits and leaf habit. *Global Ecology and Biogeography Letters* **7**: 457-465
- Drury, D.G. y Watson, L. 1965. Anatomy and the taxonomy significance of gross vegetative morphology in *Senecio*. *New Phytologist* **64**: 307-314.

- Ezcurra, C., Ruggiero, A. y Crisci, J.V. 1997. Phylogeny of *Chuquiraga* sect. *Acanthophyllae* (Asteraceae-Barnadesioideae), and the evolution of its leaf morphology in relation to climate. *Systematic Botany* **22**: 151-163.
- Feild, T., Sage, T.L., Czerniak, C. y Iles, W.J. D. 2005. Hydathodal leaf teeth of *Cloranthus japonicus* (Chloranthaceae) prevent gutation-induced flooding of the mesophyll. *Plant, Cell and Environment* **28**: 1179-1190.
- Flann, C., Ladiges, P.Y. y Walsh, N.G. 2002. Morphological variation in *Leptorhynchos squamatus* (Gnaphalieae: Asteraceae). *Australian Systematic Botany* **15**: 205-219.
- Funk, V.A., Bayer, R.J., Keeley, S., Chan, R., Watson, L., Gemeinholzer, B., Schilling, E., Panero J.L., Baldwin, B.G., Garcia-Jacas, N., Susanna, A.y Jansen, R.K. 2005. Everywhere but Antarctica: using a supertree to understand the diversity and distribution of the Compositae. *Biologiske Skrifter* **55**: 343-374.
- Hanson, H.C. 1917. Leaf-structure as related to environment. *American Journal of Botany*. **4**: 533-560.
- Jones, C.S. 1995. Does shade prolong juvenile development? A morphological analysis of leaf shape changes in *Cucurbita argyrosperma* subsp. *sororia* (Cucurbitaceae). *American Journal of Botany* **82**: 346-359.
- Karis, P.O. 1993. Morphological phylogenetics of the Asteraceae-Asteroideae, with notes on character evolution. *Plant Systematics and Evolution* **186**: 69-93.
- Kerstetter, R.A. y Poethig, R.S. 1998. The specification of leaf identity during shoot development. *Annual Review of Cell and Developmental Biology* **14**: 373-398.
- Lersten, N.R. 1990. Sieve tubes in foliar veins endings: review and quantitative survey of *Rudbeckia laciniata* (Asteraceae). *American Journal of Botany* **77**: 1132-1141.
- Nixon, K.C. 2002. WinClada ver. 1.00.08. Ithaca, NY.
- Nordenstam, B., Pelsner, P.B., Kadereit, J.W. y Watson, L.E. 2009. Senecioneae. En: Funk, V. A., Susanna, A. Stuessy T. y Bayer R. (Eds.) *Systematics, evolution, and biogeography of Compositae*. Viena: IAPT, 503-525.
- Olson, M.E. 2005. Wood, bark, and pith anatomy in *Pittocaulon* (*Senecio*, Asteraceae): water storage and systematic. *Journal of the Torrey Botanical Society* **132**: 173-186.

- Pelser, P.B., Nordenstam, B., Kadereit, J.W. y Watson, L.E. 2007. An ITS phylogeny of tribe Senecioneae (Asteraceae) and a new delimitation of *Senecio* L. *Taxon* **56**: 1077-1104.
- Pippen, R.W. 1968. Mexican "Cacalioid" genera allied to *Senecio* (Compositae). Contributions from the United States National Herbarium **34**: 365-442.
- Rao, T.A. y Das, S. 1979. Topology of foliar tracheoids in angiosperms. *Proceedings of the Indian Academy of Science* **88 B**: 331-345.
- Reich, P.B. 2001. Body size, geometry, longevity and metabolism: do plant leaves behave like animal bodies? *Trends in Ecology and Evolution* **16**: 674-680.
- Roque, N. y Funk, V.A. 2013. Morphological characters add support for some members of the basal grade of Asteraceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* **171**: 568-586.
- Royer, D.L. y Wilf, P. 2006. Why do toothed leaves correlate with cold climates? Gas exchange at leaf margins provides new insights into a classic paleotemperature proxy. *International Journal of Plant Sciences* **167**:11-18.
- Royer, D.L., Meyerson, L.A., Robertson K.M. y Adams, J.M. 2009. Phenotypic plasticity of leaf shape along a temperature gradient in *Acer rubrum*. PloS ONE 4(10): e7653. doi:10.1371/journal.pone.0007653.
- Rzedowsky, J. 1972. Contribuciones a la Fitogeografía florística e histórica de México III. Algunas tendencias en la distribución geográfica y ecológica de las Compositae mexicanas. *Ciencia (México)* **27**: 123-132.
- Rzedowsky, J. 1988. *Vegetación de México*. Ed. Limusa, México. 432 pp.
- Sack, L., Dietrich, E.M., Streeter, C.M., Sanchez-Gomez, D. y Holbrook, N.M. 2008. Leaf palmate venation and vascular redundancy confer tolerance of hydraulic disruption. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **105**: 1567-1572.
- Sandoval, E., Rojas, A., Guzmán, C., Carmona, L., Ponce, R., León, C., Loyola, C., Vallejo, M. y Medina, A. 2005. *Técnicas aplicadas al estudio de la anatomía vegetal*. Cuadernos 38. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 278 p.
- Semchenko, M. y Zobel K. 2007. The role of lobation in elongation responses to shade in the rosette-forming forb *Serratula tinctoria* (Asteraceae). *Annals of Botany* **100**: 83-90.

- Smith, S.G.F., Kreitner, G.L. 1983. Trichomes in *Artemisia ludoviciana* Nutt. (Asteraceae) and their ingestion by *Hypochlora alba* (Dodge) (Orthoptera: Acrididae). *American Midland Naturalist* **110**: 118-123.
- Sisó, S., Camarero, J.J. y Gil-Pelegrín, E. 2001. Relationship between hydraulic resistance and leaf morphology in broadleaf *Quercus* species: a new interpretation of leaf lobation. *Trees* **15**: 341-345.
- Strother, J.L. 1974. Taxonomy of *Tetradymia* (Compositae: Senecioneae). *Brittonia* **26**: 177-202.
- Tucker, S.C. 1964. The terminal idioblasts in Magnoliaceous leaves. *American Journal of Botany*. **51**: 1051-1062.
- Talbert, C.M. y Holch, A.E. 1957. A study of the lobing of sun and shade leaves. *Ecology* **38**: 655-658.
- Torrecilla, P. y Lapp, M. 2010. Patrones de engrosamiento de la pared endotelial en géneros de Senecioneae (Asteroideae-Asteraceae) de Venezuela. *Ernstia* **20**: 141-157.
- Urtubey, E. y Stuessy, T.F. 2001. New hypotheses of phylogenetic relationship in Barnadesioideae (Asteraceae) based on morphology. *Taxon* **50**: 1013-1066.
- Valladares, F., Vilagrosa, J., Peñuelas, R.O., Camarero, J.J., Corcuera, L., Sisó, S. y Gil-Pelegrín, E. 2004. Estrés hídrico: ecofisiología y escalas de la sequía. En: Valladares, F. (Ed.). *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S. A., Madrid. pp. 163-190.
- Villaseñor Ríos, J.L. 1990. The genera of Asteraceae endemic to Mexico and adjacent regions. *Aliso* **12**: 685-692.
- Villaseñor Ríos, J.L., Ortiz, E. y Segura, G. 2005. Catálogo taxonómico-geográfico de las Senecioneae mexicanas. Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Biología. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. CE031. México, D. F.
- Villaseñor, J.L. y Ortiz, E. 2013. Biodiversidad de las plantas con flores (División Magnoliophyta) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*: 905-928.
- Watrous, L.E. y Wheeler, Q.D. 1981. The out-group comparison method of character analysis. *Systematic Zoology* **30**: 1-11.
- Westoby, M., Falster, D.S., Moles, A.T., Vesk, P.A. y Wright, I.J. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics* **33**: 125-159.

Wetter M.A. 1983. Micromorphological characters and generic delimitation of some new world Senecioneae (Asteraceae). *Brittonia* **35**: 1-22.

Zúñiga, E.A., Sánchez-González, A. y Granados, D. 2009. Análisis de la variación morfológica foliar en *Quercus laeta* Liebm. en el Parque Nacional los Mármoles, Hidalgo, México. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* **15**: 87-93.

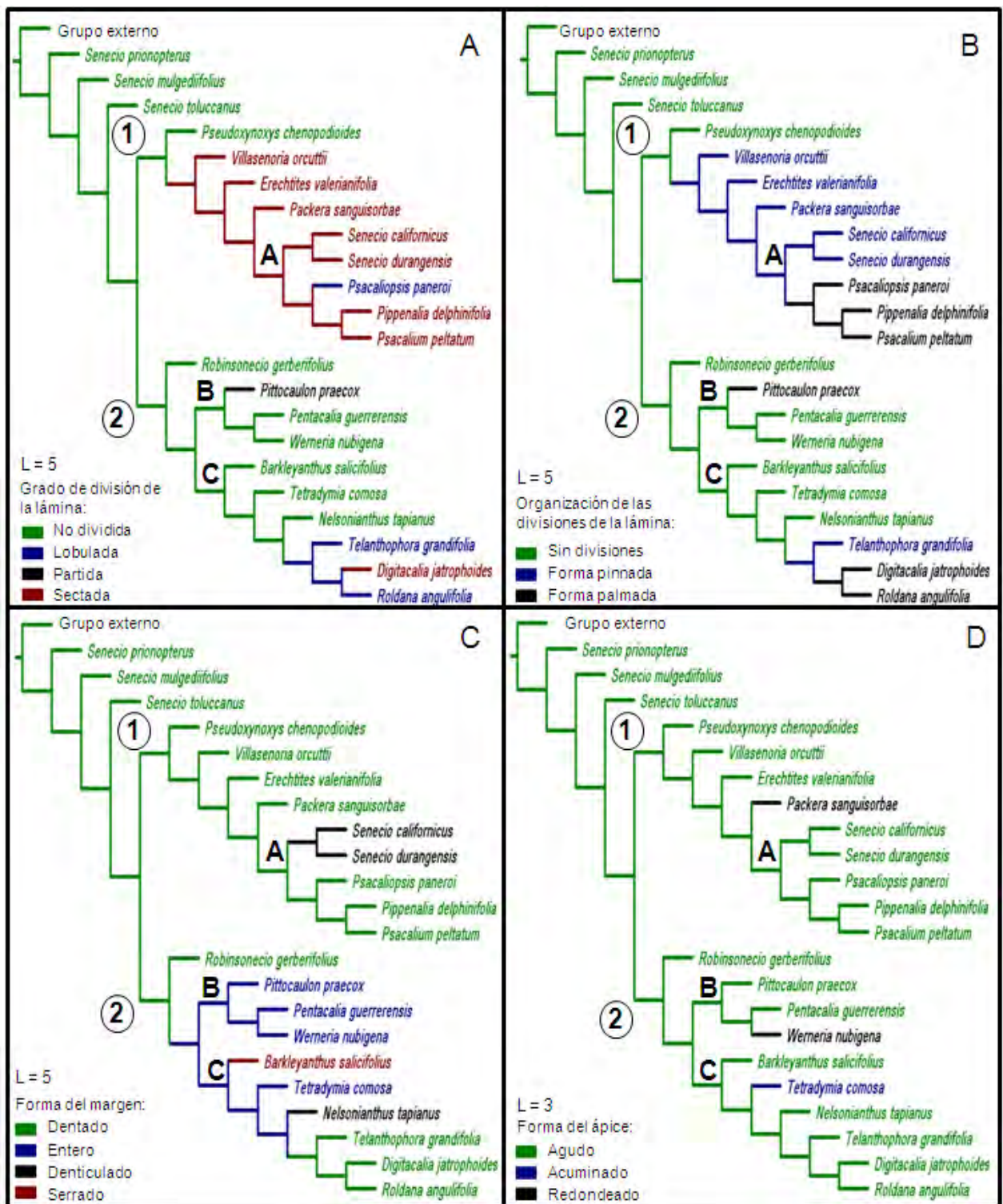


Figura 5.3. Evolución de caracteres morfológicos en Senecioneae usando el criterio de máxima parsimonia. Inferencias obtenidas sobre uno de los 19 árboles más parsimoniosos. L = número de cambios del carácter. A. Grado de división de la lámina. B. Organización de las divisiones de la lámina y su relación con las venas. C. Forma del margen de la lámina. D. Forma del ápice de la lámina.

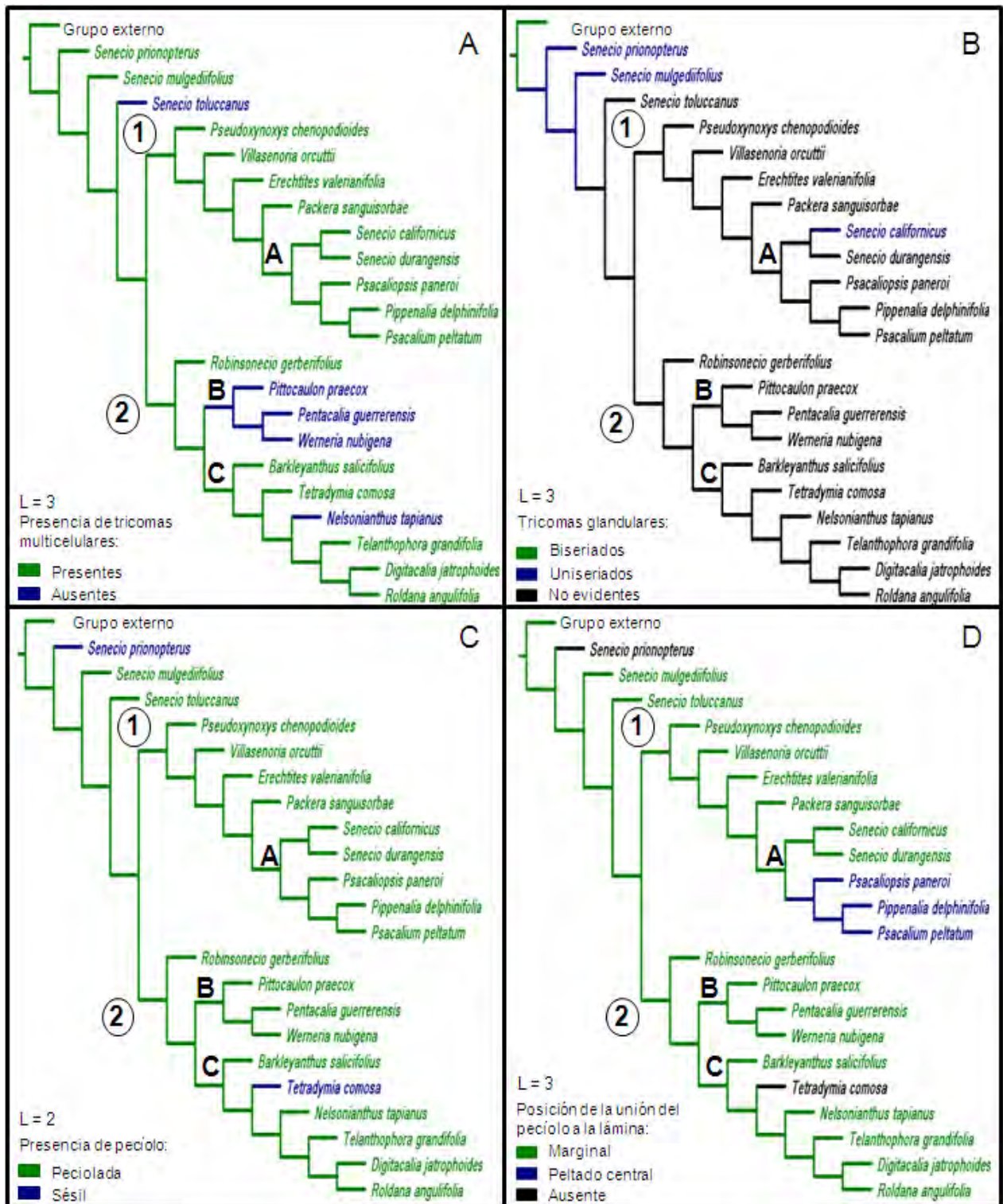


Figura 5.4. Evolución de caracteres morfológicos en Senecioneae usando el criterio de máxima parsimonia. Inferencias obtenidas sobre uno de los 19 árboles más parsimoniosos. L = número de cambios del carácter. A. Presencia de tricomas. B. Presencia de tricomas glandulares. C. Presencia de pecíolo. D. Posición de la unión del pecíolo a la lámina.

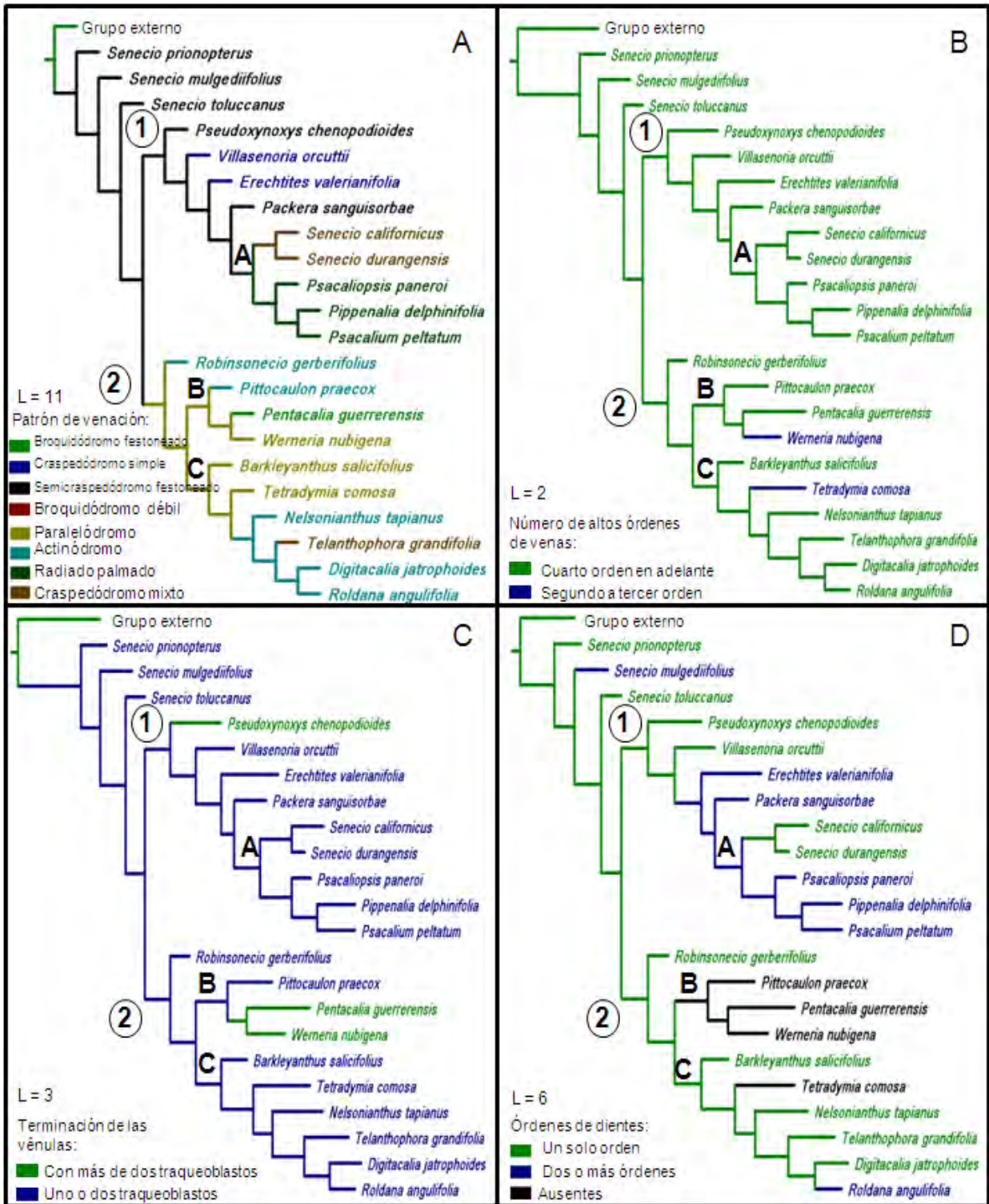


Figura 5.5. Evolución de caracteres morfológicos en Senecioneae usando el criterio de máxima parsimonia. Inferencias obtenidas sobre uno de los 19 árboles más parsimoniosos. L = número de cambios del carácter. A. Patrón de venación. B. Número de altos órdenes de venas. C. Terminación de las vénulas. D. Órdenes de dientes.

Apéndice A. Especies de Senecioneae incluidas en el análisis filogenético y grupo externo (en negritas).

Distribución de los taxones de Senecioneae de acuerdo al tipo de bioma: BTES = bosque tropical estacionalmente seco; BTE = bosque templado; BTH = bosque tropical húmedo; MXE = matorral xerófilo y BHM = bosque húmedo de montaña. Los taxones están citados en el orden en que aparecen en el cladograma.

Especies	Tribu	Bioma	Intervalo altitudinal (m snm)
<i>Ageratina glabrata</i> (Kunth) R.M. King & H. Rob.	Eupatorieae		
<i>Pluchea carolinensis</i> (Jacq.) G. Don	Inuleae		
<i>Senecio prionoapterus</i> B.L. Rob. & Greenm.	Senecioneae	BTES, MXE	890 – 2600
<i>S. mulgediifolius</i> S. Schauer	Senecioneae	BTE	2500 – 3150
<i>S. toluccanus</i> DC.	Senecioneae	BTE	1420 – 3950
<i>Pseudogynoxys chenopodioides</i> (Kunth) Cabrera	Senecioneae	BTES, BTH	0 – 1600
<i>Villasenoria orcuttii</i> (Greenm.) B.L. Clark	Senecioneae	BTH	70 – 1400
<i>Erechtites valerianifolia</i> (Wolf) DC.	Senecioneae	BTE	120 – 2900
<i>Packera sanguisorbae</i> (DC.) C. Jeffrey	Senecioneae	BTE	1300 – 3650
<i>Senecio californicus</i> DC.	Senecioneae	MXE	10 – 765
<i>S. durangensis</i> Greenm.	Senecioneae	MXE, BTE	1510 – 2750
<i>Psacaliopsis paneroi</i> (B.L. Turner) C. Jeffrey	Senecioneae	BTE	1900 – 2810
<i>Pippenalia delphinifolia</i> (Rydb.) McVaugh	Senecioneae	BTE, BTES	1570 – 2700
<i>Psacalium peltatum</i> (Kunth) Cass.	Senecioneae	BTE	600 – 3650
<i>Robinsonecio gerberifolius</i> (Sch. Bip.) T.M. Barkley & J.P. Janovec	Senecioneae	BTE	3000 – 4000
<i>Pittocaulon praecox</i> (Cav.) H. Rob. & Brettell	Senecioneae	BTES, MXE	1650 – 2850

<i>Pentacalia guerrerensis</i> (T.M. Barkley) C. Jeffrey	Senecioneae	BHM	2450 – 2700
<i>Werneria nubigena</i> Kunth	Senecioneae	BTE	3600 – 4000
<i>Barkleyanthus salicifolius</i> (Kunth) H. Rob. & Brettell	Senecioneae	BTES, BHM, BTE, BTH, MXE	110 – 3900
<i>Tetradymia comosa</i> A. Gray	Senecioneae	MXE	725 – 1200
<i>Nelsonianthus tapianus</i> (B.L. Turner) C. Jeffrey	Senecioneae	BHM	2050 – 2600
<i>Telanthophora grandifolia</i> (Less.) H. Rob. & Brettell	Senecioneae	BHM, BTH	600 – 2450
<i>Digitacalia jatrophioides</i> (Kunth) Pippen	Senecioneae	BTE, MXE	900 – 2650
<i>Roldana angulifolia</i> (DC.) H. Rob. & Brettell	Senecioneae	BTE	1200 – 4100

Apéndice B. Caracteres y estado de carácter utilizados en el análisis cladístico.

1. *Hábito de crecimiento*: 0, arbustos; 1, hierbas.
2. *Forma de crecimiento*: 0, erecta; 1, trepadora o voluble.
3. *Distribución de las hojas en el tallo*: 0, hojas distribuidas a lo largo del tallo; 1, hojas todas basales; 2, hojas restringidas a los ápices de las ramas.
4. *Filotaxia*: 0, hojas opuestas; 1, hojas alternas.
5. *Grado de división de la lámina con respecto a la vena central o punto donde radian las venas de primer orden*: 0, lámina no dividida, 1, lámina lobulada (divisiones grandes y redondeadas, llegando hasta $\frac{1}{4}$ de la distancia del margen a la vena central); 2, lámina partida (divisiones que llegan de $\frac{1}{2}$ - $\frac{3}{4}$ de la distancia del margen a la vena central); 3, lámina sectada (divisiones profundas que llegan de $\frac{3}{4}$ a casi toda la distancia del margen a la vena central).
6. *Organización de las divisiones de la lámina y su relación con las venas*: 0, sin divisiones (enteras); 1, divisiones organizadas en forma pinnada; 2, divisiones organizadas en forma palmada.
7. *Forma del margen de la lámina*: 0, dentado; 1, entero; 2, denticulado; 3, serrado.
8. *Forma del ápice de la lámina*: 0, agudo; 1, acuminado; 2, obtuso.
9. *Presencia de tricomas multicelulares en la lámina*: 0, presentes; 1, ausentes.
10. *Tricomas glandulares en la lámina*: 0, biseriados; 1, uniseriados; 2, ausentes.
11. *Presencia de pecíolo*: 0, presente 1, ausente.
12. *Posición de la unión del pecíolo a la lámina*: 0, marginal; 1, peltado central; 2, no aplica.
13. *Patrón de venación considerando las venas primarias y secundarias*: 0, broquidódromo festoneado; 1, craspedódromo simple; 2, semicraspedódromo festoneado; 3, broquidódromo débil; 4, paralelodromo; 5, actinódromo suprabasal; 6, radiado-palmado; 7, craspedódromo mixto.
14. *Forma de la venación final del margen de la lámina o de los lóbulos*: 0, venas marginales formando arcos completos; 1, venas marginales formando arcos incompletos.
15. *Número de altos órdenes de venas en el tercio medio de la lámina*: 0, de cuarto orden en adelante; 1, de segundo a tercer orden.
16. *Terminación de las vénulas del tercio medio de la lámina*: 0, terminando en más de dos traqueoblastos; 1, terminando en uno o dos traqueoblastos.

17. *Ordenes de dientes de la lámina o de los lóbulos*: 0, un sólo orden; 1, dos o más ordenes; 2, no evidentes.
18. *Forma del sinus del diente*: 0, angular; 1, redondeado; 2, no evidente.
19. *Ubicación de las estructuras secretoras en la lámina foliar*: 0, asociadas a los haces vasculares y en el mesofilo; 1, asociadas a los haces vasculares, 2, no evidentes.
20. *Forma de las estructuras secretoras en la lámina foliar en vista superficial*: 0, ovaladas y redondeadas; 1, caniculada; 2, no evidentes.
21. *Tipo de cabezuela*: 0, discoide; 1, radiada; 2, disciforme.
22. *Número de series de brácteas involucrales*: 0, tres o más; 1, una o dos.
23. *Consistencia del margen de las brácteas involucrales*: 0, cartáceas o papiráceas; 1, verdosas o herbáceas.
24. *Presencia de brácteas caliculares*: 0, ausentes; 1, presentes.
25. *Condición de las brácteas involucrales*: 0, completamente libres; 1, fusionadas hasta la mitad de su longitud.
26. *Expresión del sexo en las distintas flores que conforman las cabezuelas*: 0, todas las flores tubulares hermafroditas; 1, flores liguladas femeninas y flores tubulares hermafroditas; 2, flores filiformes femeninas y flores tubulares hermafroditas.
27. *Pálea en el receptáculo*: 0, ausentes; 1, presentes.
28. *Forma de la proyección de la base de la teca de las anteras en las flores bisexuales*: 0, sagitada; 1, obtusa; 2, caudada.
29. *Número de hileras celulares del collar del filamento en su parte central*: 0, menor a 10; 1, mayor a 10.
30. *Longitud del collar del filamento*: 0, 301 a 500 μm ; 1, 100 a 300 μm ; 2, 501 μm en adelante.
31. *Posición de la ornamentación de la pared de las células del tejido de la teca entre el tejido vascular y el margen de la misma*: 0, células polares y radiales; 1, células estrictamente polarizadas; 2, células estrictamente radiales.
32. *Cristales en el tejido vascular de la antera*: 0, presentes; 1, ausentes.
33. *Cristales en el filamento de la antera*: 0, ausentes; 1, presentes.
34. *Cristales en las tecas de la antera*: 0, presentes; 1, ausentes.
35. *Pubescencia debajo de la bifurcación de las ramas del estilo de las flores bisexuales*: 0, ausente; 1, presente.
36. *Forma de los ápices de las ramas del estilo de las flores bisexuales*: 0, redondeados; 1, truncados; 2, convexos; 3, rectos.

37. *Ornamentación del ápice de las ramas del estilo de las flores bisexuales:* 0, densamente papiloso; 1, densamente piloso pero con los pelos centrales más largos que el resto; 2, peniciliado, los pelos barredores de similar longitud; 3, papilas y pelos barredores laterales.

38. *Cristales en el estilo de las flores bisexuales:* 0, presentes; 1, ausentes.

Apéndice C. Matriz de datos utilizados en el análisis cladístico.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	1	1	1	1	1	1	1
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6
<i>Ageratina glabrata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Barkleyanthus salicifolius</i>	0	0	0	1	0	0	3	0	0	2	0	0	4	0	0	1
<i>Digitacalia jatrophoides</i>	1	0	0	1	3	2	0	0	0	2	0	0	5	0	0	1
<i>Erechtites valerianifolia</i>	1	0	0	1	3	1	0	0	0	2	0	0	1	0	0	1
<i>Nelsonianthus tapianus</i>	1	1	0	1	0	0	2	0	1	2	0	0	5	0	0	1
<i>Packera sanguisorbae</i>	1	0	1	1	3	1	0	2	0	2	0	0	2	0	0	1
<i>Pentacalia guerrerensis</i>	1	1	0	1	0	0	1	0	1	2	0	0	0	0	0	0
<i>Pippenalia delphinifolia</i>	1	0	1	1	3	2	0	0	0	2	0	1	6	0	0	1
<i>Pittocaulon praecox</i>	0	0	2	1	2	2	1	0	1	2	0	0	5	0	0	1
<i>Pluchea carolinensis</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0
<i>Psacalium peltatum</i>	1	0	1	1	3	2	0	0	0	2	0	1	6	0	0	1
<i>Psacaliopsis paneroi</i>	1	0	1	1	1	2	0	0	0	2	0	1	6	0	0	1
<i>Pseudogynoxys chenopodioides</i>	1	1	0	1	0	0	0	0	0	2	0	0	2	0	0	0
<i>Robinsonecio gerberifolius</i>	1	0	1	1	0	0	0	0	0	2	0	0	5	0	0	1
<i>Roldana angulifolia</i>	0	0	0	1	1	2	0	0	0	2	0	0	5	0	0	1
<i>Senecio californicus</i>	1	0	0	1	3	1	2	0	0	1	0	0	7	0	0	1
<i>S. durangensis</i>	1	0	0	1	3	1	2	0	0	2	0	0	7	0	0	1
<i>S. mulgediifolius</i>	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	2	0	0	1
<i>S. prionoapterus</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	2	2	0	0	1
<i>S. toluccanus</i>	1	0	1	1	0	0	0	0	1	2	0	0	2	0	0	1
<i>Telanthophora grandifolia</i>	0	0	2	1	1	1	0	0	0	2	0	0	7	0	0	1
<i>Tetradymia comosa</i>	0	0	0	1	0	0	1	1	0	2	1	2	4	0	1	1
<i>Villasenoria orcuttii</i>	0	0	0	1	3	1	0	0	0	2	0	0	1	0	0	1
<i>Werneria nubigena</i>	1	0	1	1	0	0	1	2	1	2	0	0	4	0	1	0

Continuación...

1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	3	3	3	3	3	3	3	3	3
7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	2	1	1	0	0	0	3	1	
0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	3	0	
1	1	1	1	2	1	1	1	0	2	0	0	0	2	0	1	0	1	0	3	3	0	
0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	3	0	
1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	2	1	0	1	0	2	1	1	
2	2	2	2	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	1	0	0	3	1	
1	1	2	2	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	2	1	0	1	0	0	3	0	
2	2	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	2	1	0	1	0	0	3	1	
0	1	2	2	2	0	0	0	0	2	0	2	0	2	1	1	1	0	1	3	0	1	
1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	3	0	
1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	2	1	0	1	0	0	3	1	
0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	2	1	0	1	0	3	2	1	
0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	3	1	
1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	2	3	0	
0	1	2	2	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	2	1	0	1	0	1	3	1	
0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	2	1	0	1	0	0	3	1	
1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	3	1	
0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	3	1		
0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	3	1	
0	1	2	2	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	3	0	
2	2	1	1	0	1	1	0	0	0	0	2	1	1	1	1	1	1	0	0	3	0	
0	1	2	2	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	2	1	0	1	0	2	3	1	
2	2	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	2	2	1	0	1	0	0	3	1	

CAPÍTULO 6

Conclusiones generales

CONCLUSIONES GENERALES

Se ha reportado que Asteraceae es una de las más grandes familias de las plantas con flores. Para la familia, muchos caracteres morfológicos tienen un alto valor taxonómico, principalmente los de las flores. Sin embargo esto no sucede con las estructuras vegetativas como las hojas, las cuales han sido poco consideradas debido a que tienen la reputación de ser altamente plásticas y poco confiables para la delimitación taxonómica. En este trabajo se consideró que las hojas pueden proveer de suficientes caracteres con valor taxonómico que permitieran la identificación de los distintos géneros que conforman a la tribu, así como proveer también información desde un punto de vista adaptativo y/o evolutivo.

La literatura reporta que factores ecológicos (temperatura, radiación, disponibilidad de agua, altitud) influyen en la variación de la forma y grado de división de la lámina. El primer aspecto abordado en este trabajo fue determinar si la altitud influía en la expresión de la forma y margen en las hojas de *Telanthophora*. Las especies del género que se distribuyeron en altitudes cercanas o mayores a 2,000 msnm se caracterizaron por presentar hojas oblongas, oblanceoladas o elípticas, con un margen entero y lámina no dividida. Sin embargo, *T. grandifolia* se distribuyó en altitudes menores a 2,000 msnm y se caracterizó por presentar hojas de forma ovada y obovada, con un margen dentado o lobado y láminas pinnatilobadas o pinnatisectas. Al contrastar los resultados obtenidos en *Telanthophora* con la altitud promedio a la cual se distribuyen los otros géneros de la tribu (ver capítulo 5, apéndice A) se aprecia que a altitudes menores a 2,000 metros hojas ovadas-obovadas, pinnatisectas y un margen dentado (ver capítulo 3, cuadro 1) también se encuentran en especies como *Erechtites valerianifolia*, *Villasenoria* y *Senecio californicus*, sin embargo, sólo *Villasenoria* presenta una forma obovada mientras que en las otras especies es elíptica. Hojas de forma oblonga, no divididas y con un margen entero presentes en *Telanthophora* en altitudes mayores a 2,000 m snm se presentan también en *Pentacalia* y *Werneria*. Sin embargo, hay otros géneros que a estas mismas altitudes presentan hojas que cumplen con la forma y tipo de división pero el margen es dentado, como fue el caso de *Barkleyanthus*, *Nelsonianthus*, *Robinsonecio* y *Senecio toluccanus*. Esto nos inclina a pensar que la altitud no es el único factor que está influyendo en la forma, grado de división de la lámina y tipo de margen, quizás deben considerarse además factores como distribución, tipo de vegetación, entre otros.

Con respecto al patrón de venación éste es el primer trabajo que documenta el desarrollo del patrón de venación durante la expansión de la hoja en la tribu Senecioneae. La forma de la hoja se puede modificar debido a la expansión diferencial de la lámina, sin embargo, el patrón de venación es fijo. Se encontró que en primer lugar se origina la(s) vena(s) primaria(s), en segundo lugar las venas secundarias y las venas de orden superior se van desarrollando progresivamente en un proceso ordenado de diferenciación. También se observó que el grado de división de la lámina se establece temprano en el desarrollo de las hojas y que éste se mantiene hasta terminar su desarrollo. Interesante resultó el proceso de formación de los lóbulos los cuales pueden producirse por dos vías: durante el desarrollo de la hoja se origina una protuberancia la cual se encuentra irrigada por venas primarias o secundarias y se expande conforme la lámina también lo hace. La segunda vía es a partir de dientes primarios que debido a las longitudes que alcanzan durante la expansión de la lámina pueden ser morfológicamente similares a los lóbulos, sin embargo, se consigue identificarlos porque se encuentran irrigados por venas de órdenes iguales o superiores a las venas terciarias. Se encontró que a través de la forma de la hoja se puede predecir el patrón de venación. Por ejemplo, en una hoja circular el patrón de venación es radiado palmado, en hojas ovadas predomina un patrón de venación actinódromo suprabasal y en las hojas de forma elíptica, dependiendo del margen, tendrán una venación pinnada o craspedódroma. Este trabajo mostró que el patrón de venación, el tipo de división y el tipo de margen son atributos que se establecen en etapas tempranas del desarrollo de la hoja en especies de la tribu Senecioneae.

Bajo la premisa de que el patrón de venación, el grado de división de la lámina y el tipo de margen se establecen en etapas tempranas del desarrollo debido a factores genéticos y no sólo por la influencia de factores ambientales, se procedió a describir la arquitectura foliar de la tribu generando una clave de identificación de los distintos géneros que la conforman mostrando ser estos caracteres de potencial importancia taxonómica en la tribu Senecioneae.

Caracteres morfológicos y de arquitectura foliar fueron empleados para generar una hipótesis filogenética de la tribu Senecioneae. A pesar de que el análisis cladístico de Senecioneae produjo un árbol de consenso estricto pobremente resuelto, es posible discutir ejemplos de evolución y adaptación de los caracteres. Se seleccionó un árbol al azar para proponer una hipótesis sobre las posibles tendencias evolutivas de caracteres de arquitectura foliar tales como el grado de división de la lámina,

organización de las divisiones de la lámina, forma del margen, patrón de venación, número de altos órdenes de venas y terminación de las vénulas. Se propone que la forma elíptica de la hoja, con lámina no dividida y con margen dentado fueron algunas de las condiciones plesiomórficas para la tribu Senecioneae; la principal tendencia evolutiva en la tribu fue hacia láminas foliares divididas en mayor o menor grado con respecto a la vena central o venas primarias. Láminas divididas se presentaron al menos dos veces de manera independiente dentro de la tribu; en el clado 1 derivaron hacia láminas sectadas y en el clado 2 hacia láminas lobuladas. Las hojas con forma elíptica son las que presentaron la mayor diversidad de patrones de venación. El patrón de venación semicraspedódromo festoneado es el carácter plesiomórfico y temprano en la evolución de la tribu surgieron otros patrones. Sólo los miembros del subclado B evolucionaron hacia hojas con un patrón primario radiado palmado, lámina de forma circular y un pecíolo en posición peltado central. Bain y Golden (2000) en su hipótesis filogenética para *Packera*, encontraron que los géneros *Barkleyanthus*, *Pittocaulon*, *Psacalium* y *Robinsonecio* forman un grupo monofilético. A partir de los caracteres morfológicos, micromorfológicos florales y de arquitectura foliar empleados en este trabajo no se soporta la monofilia de dicho grupo. Sin embargo, *Barkleyanthus*, *Pittocaulon* y *Robinsonecio* se encuentran formando parte del clado 2. Se propone llevar a cabo la inclusión de más especies y combinar con caracteres anatómicos foliares y moleculares para definir las relaciones filogenéticas entre géneros.

Con este trabajo se contribuye al conocimiento de la morfología foliar de la tribu en México y se evidencia que los caracteres estructurales pueden ser de importancia taxonómica y filogenética.