



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA
SISTEMÁTICA

**RELACIONES FILOGENÉTICAS DE LA SUBTRIBU LEIBOLDIINAE H. ROB. (TRIBU
VERNONIEAE, FAMILIA ASTERACEAE) CON BASE EN CARACTERES MORFOLÓGICOS**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
DOCTORA EN CIENCIAS

PRESENTA:

MARÍA DEL ROSARIO LUCÍA REDONDA MARTÍNEZ

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

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

DRA. ROSAURA GREYER GONZÁLEZ
DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD, DEPARTAMENTO DE
BIOLOGÍA, UAM-I

MÉXICO, D.F.

ENERO, 2016



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

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

Me permito informar a usted que en la reunión del Subcomité por Campo de Conocimiento de Biología Evolutiva y Sistemática del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 21 de septiembre de 2015, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTORA EN CIENCIAS** de la alumna **REDONDA MARTÍNEZ MARÍA DEL ROSARIO LUCÍA** con número de cuenta **96015267** con la tesis titulada: "Relaciones filogenéticas de la subtribu *Leiboldiinae* H. Rob. (Tribu *Vernonieae*, Familia *Asteraceae*) con base en caracteres morfológicos", realizada bajo la dirección del **DR. JOSÉ LUIS VILLASEÑOR RÍOS:**

Presidente:	DR. FERNANDO CHIANG CABRERA
Vocal:	DRA. MARÍA DEL SOCORRO LOZANO GARCÍA
Secretario:	DRA. TERESA MARGARITA TERRAZAS SALGADO
Suplente:	DRA. MARTHA JUANA MARTÍNEZ GORDILLO
Suplente	DRA. MARIE STEPHANIE ELEONORE ANDREE SAMAIN

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a 3 de diciembre de 2015.

M. del Coro Arizmendi
DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA



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

Agradecimientos institucionales

Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México, gracias por ser parte fundamental de la formación académica que recibí durante los estudios de doctorado. De manera especial agradezco al Programa de Apoyo a los Estudios de Posgrado (PAEP) por el apoyo económico para asistir a congresos y una estancia de investigación.

Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (Conacyt) agradezco la beca de manutención (263523) para realizar estudios de posgrado.

Dr. José Luis Villaseñor Ríos, gracias por dirigir esta tesis, el apoyo incondicional durante la realización del proyecto y por ser un excelente guía académico en el vasto mundo de las asteráceas.

Dra. Teresa Terrazas Salgado, agradezco su disposición para formar parte del comité, los valiosos consejos metodológicos, las sugerencias para mejorar el proyecto y el apoyo logístico para realizar el trabajo anatómico, pero sobretodo la disposición y paciencia para aclarar mis dudas.

Dra. Rosaura Grether González, agradezco su disposición para formar parte del comité, los valiosos comentarios y sugerencias para desarrollar y mejorar el proyecto, así como la paciencia y disposición para aclarar mis dudas.

Agradecimientos a título personal

Agradezco a la gloriosa Universidad Nacional Autónoma de México por ser parte fundamental de mi formación académica y humana.

Dr. Fernando Chiang Cabrera, agradezco su disposición para formar parte del sínodo, el tiempo invertido en la revisión del manuscrito, los comentarios y sugerencias ayudaron a mejorarlo considerablemente.

Dra. María del Socorro Lozano García, gracias por el tiempo invertido en la revisión del manuscrito, sus observaciones mejoraron y enriquecieron considerablemente no solo el capítulo de palinología sino el resto del manuscrito.

Dra. Martha Martínez Gordillo, agradezco su apoyo para formar parte del jurado, el tiempo invertido en la revisión del manuscrito, así como los comentarios y observaciones que sugirió, los cuales contribuyeron mejorar su presentación.

Dra. Marie Stephanie Samain, agradezco que aceptara revisar el manuscrito, el tiempo invertido en la revisión del manuscrito, los comentarios que contribuyeron a mejorar su estructura y su disposición para aclarar las dudas surgidas durante el proceso de corrección.

Dr. Martín García Varela (coordinador del Posgrado en Ciencias Biológicas en el Instituto de Biología), agradezco su apoyo moral y los consejos brindados durante mis estudios de posgrado, los cuales fueron fundamentales para terminar este proyecto.

Rocío González Acosta (auxiliar de Posgrado en el Instituto de Biología), agradezco la paciencia y disposición para explicar detalladamente el proceso de cada trámite y el apoyo incondicional para realizarlos.

Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga, Lilia Espinosa, Erika Flores, Lilia Jiménez, Dr. Armando Rodríguez Reyes, agradezco su apoyo durante la realización de diversos trámites.

Angélica Téllez Garmendía (responsable de apoyos PAEP), agradezco el apoyo administrativo que brindó durante la realización de los trámites correspondientes del PAEP 2014.

Biól. Esteban Martínez Salas, gracias por ser un excelente profesor, guía y compañero en el campo. Asimismo, agradezco su disposición y ayuda para coleccionar ejemplares de Leiboldiinae, y la valiosa información ambiental que proporcionó, la cual fue fundamental para realizar colectas exitosas.

Biól. Rosalinda Medina Lemos, agradezco su confianza para invitarme a colaborar en el proyecto Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, enriqueciendo con ello mi conocimiento botánico más allá de las compuestas. Gracias por invitarme a sus salidas de campo, las aventuras ocurridas en todas y cada una de ellas, sin duda son memorables.

M. en C. Berenit Mendoza Garfias, responsable del microscopio electrónico del Instituto de Biología, agradezco sus sabios consejos para procesar el material analizado al MEB y en especial el tiempo dedicado a tomar las fotografías necesarias para ilustrar diversos trabajos.

Curadores de los herbarios CIB, CIIDIR, CTES, IEB, ENCB, FCME, MEXU, XAL y XALU, agradezco las facilidades otorgadas para consultar y curar el material en las colecciones que tienen a su cargo.

M. en C. María del Rosario García Peña gracias por gestionar los préstamos de ejemplares depositados en colecciones del extranjero (F, MO, TEX, US) y facilitar la consulta de los ejemplares tipo depositados en el Herbario Nacional de México (MEXU).

Dra. Angélica Ramírez Roa agradezco su apoyo para canalizar a monatje el material colectado en las salidas de campos.

A todo el personal de la biblioteca del IBUNAM, particularmente a Georgina Ortega Leite agradezco el apoyo brindado en la búsqueda de diversas referencias bibliográficas.

Dr. Pedro Mercado Ruaro, gracias por el apoyo y las facilidades otorgadas utilizar las instalaciones, equipo y algunos materiales del Laboratorio de Faneogamia, durante la preparación de material para el microscopio electrónico, el proceso de acetólisis y la revisión de laminillas.

Dra. Estela Sandoval Zapotitla, agradezco la asesoría y facilidades otorgadas para utilizar equipos y materiales en el Laboratorio de Anatomía del Jardín Botánico del IBUNAM. Asimismo, agradezco la asesoría de las biólogas Bárbara Estrada y Concepción Guzmán en el uso de equipo y consumibles del laboratorio antes mencionado.

M. en C. Clara Ramos Álvarez agradezco su apoyo en el trabajo de campo en Veracruz y la sugerencia de consultar los herbarios locales, que resultó ser por demás fructífera.

Biól. Mauricio Mora Jarvío, gracias por el apoyo en el trabajo de campo en Oaxaca y por tu ayuda para conseguir material de vernonias de otras zonas del país.

Familia Hernández Santiago agradezco su hospitalidad y las facilidades otorgadas para acceder a sus terrenos en Guadalupe Río Grande, Oaxaca, sin su apoyo los resultados del trabajo de campo no hubiesen sido exitosos.

Bióls. Joselin Cadena, Oscar Hinojosa y Enrique Ortíz, agradezco su apoyo el trabajo de campo en Chilpancingo, Guerrero.

Agradezco al personal técnico y académico de la Universidad de la Sierra de Juárez (UNSIJ), y a las autoridades ejidales del distrito de Ixtlán, Oaxaca; por el apoyo y las facilidades otorgadas para realizar trabajo de campo en la región, en especial a los profesores Gabriel González Adame y Arturo Casasola.

Dr. Rito Vega (UAS), Ing. Mario Véliz (BIGU), M. en C. Jorge Calónico Soto (MEXU), Biól. Jesús López Santiago (UNSIJ), agradezco su apoyo para recolectar y enviar material herborizado y/o fotografías de algunas especies de Leiboldiinae y otras vernonias que encontraron en sus regiones de estudio.

Dra. Alicia Rojas Leal, agradezco la ayuda brindada para procesar el material de cipselas en el laboratorio de botánica estructural, el intercambio de ideas en la interpretación e identificación de estructuras anatómicas y sus sabios consejos para sobrevivir al doctorado.

Dr. Massimiliano Dematteis (IBONE) agradezco su interés en el proyecto, la paciencia y disposición para resolver dudas, el apoyo y asesoaría brindados antes, durante y después de realizar la estancia de investigación en su laboratorio.

Dr. Álvaro Vega (IBONE) gracias por compartir el conocimiento citogenético de las vernonias y enseñarme con lujo de detalle los pormenores para realizar conteos cromosómicos exitosos.

Dra. Silvia Ferrucci (IBONE) e Ing. Carlos Carrera, gracias por su apoyo logístico y todas las facilidades otorgadas durante mi estadía en Corrientes.

Dra. Elsa Lattar (IBONE) agradezco las amenas charlas, la grata compañía, el intercambio gastronómico, cultural, los sabios consejos, la hora del mate y los paseos culturales en Corrientes y Resistencia.

Agradezco al personal académico, técnico y estudiantes del Instituto de Botánica del Nordeste (IBONE), por el apoyo logístico, académico y por hacerme sentir como en casa durante el tiempo que mi estancia en esa institución. Especialmente a Guillermo Seijo, María Laura Pérez, Aveliano Fernández, Lidia Ferraro, Brigitte Marazzi, Germán Robledo, Ricardo Vanii, Gabriela López, Ricardo Medina, Carolina Peichoto, Sandra y Débora Olmedo, Susana Florentín, Laura Simón, Carmen Zamudio, Sergio Cáceres, Gelina Piesko, Jorge Gómez, Marcia Sottile, Gisela Via do Pico, Gabriela Farco, Celeste Silvestri, Betiana Angulo, Danilo Marques, Sergio Samoluk, Manuel Rogeiro, Esteban Meza Torres, Héctor Sato, Analía Pirondo, Sandra Martín, Valeria González y Adán Avalos.

Dr. Jorge Gabriel Sánchez Ken, agradezco su disposición para resolver dudas de diversa índole, los consejos académicos y sus estupendas clases, qué incrementaron considerablemente mi amor por la botánica y gracias a ellas se originó el H. Consejo Core Eudico o Sindicato del APG, como solía llamarlo.

H. Consejo Core Eudico (Ana Hernández, Itzi Fragoso, Miriam Reyes, Patricia Rivera), gracias por los amenos momentos de estudio, nemotecnias y manualidades, los cuales hicieron más entretenida y divertida mi vida en el IBUNAM. Agradezco su grata compañía y las aventuras en el laboratorio, el campo, y las reuniones académicas del centenario.

M. en C. Lorena Villanueva Almanza, agradezco tu amistad, los sabios consejos, la complicidad y buena vibra para hacer posible la mejor aventura de mi vida. Gracias por alentarme en los momentos de mayor duda y mantenerte cerca a pesar de la distancia.

Fernando Serrano†, Javier Cortés†, Ricardo Rivera, Francisco Galán, Rodrigo Estévez, Paola Santillán, Diana Saucedo, gracias por ser tan buenos consejeros y revisores de manuscritos, excelentes compañeros, amigos y un gran ejemplo académico. Les agradezco los amenos viernes académicos, los domingos de conciertos y la amistad que me han brindado.

Mónica Elías, Alexandra Valencia, Miguel Ángel Villanueva, Ángel Saldívar, Sergio Oviedo, Lucía Mociño, Martín Mociño, gracias por estar ahí en las buenas, en las malas y en las peores, por aguantar mis locuras, ser cómplices de una qué otra; por sus regaños y consejos, y ser mis amigos durante tantísimos años.

A mi mamá Rosario Martínez Alva por ser el mejor ejemplo de fortaleza, tenacidad y sabiduría que pueda tener, por impulsarme a alcanzar mis metas, apoyarme en este proyecto como en muchos otros y entender que dedicarse a la ciencia puede ser sinónimo de ausencia.

Finalmente, agradezco a La Fuerza por permitirme sobrevivir y terminar esta aventura llamada doctorado.

Dedicatoria

“Convendría tener menos curiosidad por las personas y más por las ideas” Marie Curie

Dedico este trabajo a mi mamá,
a los colegas y amigos que colaboraron
en diversos aspectos del proyecto ya que
sin su ayuda no hubiese sido posible terminarlo
y a quienes no pudieron verlo concluido.

“Un científico en su laboratorio no es solo un técnico, es también un niño colocado ante
fenómenos naturales que le impresionan como un cuento de hadas” Marie Curie

Índice

Resumen	1
Abstract	2
Introducción general.	3
Capítulo I. Macro y micromorfología.	10
Capítulo I.1. Trichomes diversity in the subtribe Leiboldiinae (Vernonieae, Asteraceae).	11
Capítulo I.2. Morfología floral de la subtribu Leiboldiinae (Vernonieae, Asteraceae) y otros taxones neotropicales.	30
Capítulo I.3. Morfoanatomía de las cipselas de la subtribu Leiboldiinae (Vernonieae, Asteraceae) y taxones relacionados.	69
Capítulo II. Palinología.	101
Pollen diversity of subtribe Leiboldiinae (Vernonieae, Asteraceae) and some related taxa. ...	102
Capítulo III. Análisis filogenético.	129
Análisis filogenético de la subtribu Leiboldiinae (Vernonieae, Asteraceae) con base en caracteres morfológicos.	130
Capítulo IV. Tratamiento taxonómico.	170
Capítulo IV.1. Dos nuevas combinaciones en Vernonieae (Asteraceae) de México.	171
Capítulo IV.2. <i>Stramentopappus congestiflorus</i> (Asteraceae: Vernonieae: Leiboldiinae) a new species from Oaxaca, Mexico.	173
Capítulo IV.3. <i>Lepidonia alba</i> (Asteraceae: Vernonieae: Leiboldiinae) a New Species from the State of Chiapas, Mexico.	181
Capítulo IV.4. Tratamiento taxonómico de la subtribu Leiboldiinae H. Rob. (Vernonieae, Asteraceae).	190
Discusión general y conclusiones.	230
Literatura citada.	232
Recursos electrónicos.	236

Índice de figuras y tablas

FIGURAS

Introducción general

Figura 1. Géneros segregados de <i>Vernonia s.l.</i> y especies mexicanas representativas de cada uno de ellos.	5
--	---

Capítulo I.1

Figure 1. Eglandular unicellular trichomes.	27
Figure 2. Eglandular multicellular trichomes.	28
Figure 3. Eglandular and glandular multicellular trichomes.	29

Capítulo I.2

Figura 1. Algunos tipos de inflorescencias en especies neotropicales de Vernoniaceae.	59
Figura 2. Características del receptáculo y los filarios.	60
Figura 3. Características del vilano y los elementos que lo conforman.	61
Figura 4. Diversidad de tricomas en las flores.	62
Figura 5. Características de la superficie de los pétalos.	63
Figura 6. Características del androceo.	64
Figura 7. Características del gineceo.	65
Figura 8. Uno de los 14 cladogramas igualmente parsimoniosos.	66
Figura 9. Cladograma de consenso estricto.	67
Figura 10. Cladograma con valores de soporte de <i>jackknife</i> y <i>bootstrap</i>	68

Capítulo I.3

Figura 1. Forma de las cipselas.	96
Figura 2. Carpopodio e indumento de las cipselas.	97
Figura 3. Diversidad de tricomas e idioblastos en las cipselas.	98
Figura 4. Escultura de la superficie de las cipselas.	99
Figura 5. Características anatómicas del pericarpo de las cipselas.	100
Figura 6. Uno de los 100 cladogramas más parsimoniosos.	101
Figura 7. Cladograma de consenso estricto.	102

Capítulo II

Plate 1. Type AI pollen in <i>Centratherum punctatum</i>	121
Plate 2. Type AII pollen in Leiboldiinae and Vernoniinae, highlighting the differences in endoaperture shape.	122
Plate 3. Type AIII pollen in <i>Lepidonia wendtiana</i>	123
Plate 4. Type C pollen in Lepidaploinae.	124
Plate 5. Type F pollen in Elephantopinae and Rolandrinae.	125
Plate 6. Type H pollen in <i>Harleya oxylepis</i>	126
Plate 7. Scatter plot of Principal Components Analysis (PCA).	127
Plate 8. Distribution maps of Neotropical taxa of Vernoniaceae.	128

Capítulo III

Figura 1. Cladograma más parsimonioso.	135
Figura 2. Detalle del cladograma más parsimonioso mostrando las relaciones filogenéticas de <i>Leiboldiinae</i>	136
Figura 3. Cladograma con valores de soporte <i>bootstrap</i> y <i>jackknife</i>	137
Figura 4. Análisis del carácter 3. Tipo de indumento en las ramas.	138
Figura 5. Análisis del carácter 10. Tipo de indumento en la superficie adaxial de las hojas.	139
Figura 6. Análisis del carácter 19. Número de flores por cabezuela.	140
Figura 7. Análisis del carácter 20. Forma del involucre.	141
Figura 8. Análisis del carácter 21. Número de series del involucre.	142
Figura 9. Análisis del carácter 24. Forma del ápice de los filarios.	143
Figura 10. Análisis del carácter 27. Presencia y tipo de glándulas en los filarios.	144
Figura 11. Análisis del carácter 31. Presencia y tipo de glándulas en la corola.	145
Figura 12. Análisis del carácter 41. Número de series del vilano.	146
Figura 13. Análisis del carácter 42. Duración del vilano.	147
Figura 14. Análisis del carácter 43. Color del vilano.	148
Figura 15. Análisis del carácter 45. Forma de la cipsela.	149
Figura 16. Análisis del carácter 46. Número de costillas en la cipsela.	150
Figura 17. Análisis del carácter 49. Tipo de indumento en la cipsela.	151
Figura 18. Análisis del carácter 52. Presencia y tipo de glándulas en la cipsela.	152
Figura 19. Análisis del carácter 53. Posición de las glándulas en la cipsela.	153
Figura 20. Análisis del carácter 63. Forma de los idioblastos.	154
Figura 21. Análisis del carácter 72. Número cromosómico.	155

Capítulo IV.2

Figure 1. Achene apices of <i>Stramentopappus pooleae</i> and <i>S. congestiflorus</i>	173
Figure 2. Picture of the holotype of <i>Stramentopappus congestiflorus</i> Redonda-Martínez and Villaseñor.	175
Figure 3. Achenes of <i>Stramentopappus congestiflorus</i> and <i>S. pooleae</i>	176
Figure 4. Pollen of <i>Stramentopappus congestiflorus</i>	176
Figura 5. Geographic distribution of the species of <i>Stramentopappus</i> in the state of Oaxaca.	177
Figura 6. Phenogram showing the similarity patterns among species of the genera <i>Bolanosa</i> , <i>Leiboldia</i> , and <i>Stramentopappus</i>	177
Figura 7. Scatter diagram showing the first two principal coordinates and the distribution of the species of the genera <i>Bolanosa</i> , <i>Leiboldia</i> , and <i>Stramentopappus</i>	178

Capítulo IV.3

Figure 1. <i>Lepidonia alba</i> and <i>L. salvinae</i> in their habitat on the Tacana Volcano.	184
Figure 2. <i>Lepidonia alba</i> sp. nov.	185
Figure 3. Pollen of <i>Lepidonia alba</i>	186
Figure 4. Distribution map of <i>Lepidonia alba</i> and <i>L. salvinae</i>	186
Figure 5. Trichome diversity on the phyllaries and corolla lobes of <i>Lepidonia alba</i> and <i>L. salvinae</i>	187
Figure 6. Characteristics of the base and surface of the cypselae of <i>Lepidonia alba</i> and <i>L. salvinae</i>	188

Capítulo IV.4

Figura 1. <i>Bolanosa coulteri</i>	194
Figura 2. Mapa de distribución del género <i>Bolanosa</i>	196
Figura 3. <i>Leiboldia guerreroana</i>	199
Figura 4. <i>Leiboldia serrata</i>	201
Figura 5. Mapa de distribución del género <i>Leiboldia</i>	204
Figura 6. <i>Lepidonia callilepis</i>	208
Figura 7. <i>Lepidonia corae</i>	210
Figura 8. Mapa de distribución del género <i>Lepidonia</i>	211
Figura 9. <i>Lepidonia jonesii</i>	212
Figura 10. <i>Lepidonia lankesteri</i>	215
Figura 11. <i>Lepidonia mexicana</i>	217
Figura 12. Mapa de distribución del género <i>Lepidonia</i>	218
Figura 13. <i>Lepidonia salvinae</i>	220
Figura 14. <i>Lepidonia wendtiana</i>	223
Figura 15. Mapa de distribución del género <i>Lepidonia</i>	224
Figura 16. <i>Stramentopappus pooleae</i>	228
Figura 17. Mapa de distribución del género <i>Stramentopappus</i>	229

TABLAS

Introducción general

Tabla 1. Clasificación subtribal de Vernonieae basada en Robinson (2007) y Keeley y Robinson (2009).	6
--	---

Capítulo I.1

Table 1. Eglandular unicellular trichomes occurring on vegetative and reproductive organs of Leiboldiinae species.	24
Table 2. Eglandular multicellular trichomes occurring on vegetative and reproductive organs of Leiboldiinae species.	25
Table 3. Occurrence of glandular trichomes on vegetative and reproductive organs of Leiboldiinae species.	26

Capítulo I.2

Tabla 1. Características de las inflorescencias.	50
Tabla 2. Características del involucre.	51
Tabla 3. Características del indumento del involucre.	52
Tabla 4. Características de las cabezuelas.	53
Tabla 5. Características del indumento de la corola.	54
Tabla 6. Características de la superficie de los pétalos.	55
Tabla 7. Características del androceo y el gineceo.	56

Capítulo I.3

Tabla 1. Características del vilano.	88
Tabla 2. Características de las cipselas.	89
Tabla 3. Características del indumento de las cipselas.	90
Tabla 4. Características de la superficie de las cipselas.	91
Tabla 5. Características anatómicas del pericarpo de las cipselas.	92

Capítulo II

Table 1. Matrix of palynological characters used in Principal Component Analyses.	115
Table 2. Pollen types and measurements of pollen grains.	117
Table 3. Loading values of characters in Principal Components Analysis.	119
Table 4. Importance values in each Principal Component.	120

Capítulo III

Tabla 1. Terminales incluidas en el análisis filogenético.	133
Tabla 2. Matriz de caracteres.	167

Capítulo IV.2

Table 1. Morphological characters used in the multivariate analysis.	174
Table 2. Characters and state characters codified among the 5 OTU's analyzed.	174
Table 3. Loading values of main characters in the principal coordinates analysis.	178

Capítulo IV.3

Table 1. Comparative table between <i>Lepidonia alba</i> and <i>L. salvinae</i>	184
--	-----

Resumen

La subtribu Leiboldiinae es un grupo que a lo largo de su historia ha presentado diversos problemas taxonómicos. Con la finalidad de poner a prueba la monofilia de este grupo, se realizó una minuciosa revisión de ejemplares herborizados depositados en el Herbario Nacional de México y otras colecciones científicas en México y el extranjero. Asimismo, se recolectó material de algunas especies de Leiboldiinae para analizar características *in vivo*. Con esta revisión y el estudio de estructuras vegetativas y reproductivas, con microscopía óptica y electrónica de barrido, complementados con datos polínicos y anatómicos, se generó una matriz de 31 taxones por 72 caracteres, la cual se analizó con un método heurístico basado en parsimonia, utilizando el programa NONA con la interface de Winclada. Después de obtener el cladograma más parsimonioso, se colapsaron las ramas con soporte ambiguo y se calcularon estadísticos de *jackknife* y *bootstrap*. Para identificar las sinapomorfías diagnósticas y putativas, se realizó un análisis de sinapomorfía/homoplasia, asimismo, se hizo un análisis de parsimonia de matraca para descartar una posible isla de árboles.

Como resultado del análisis filogenético, se obtuvo un cladograma más parsimonioso con una longitud de 398 pasos, un índice de consistencia de 0.40 y un índice de retención de 0.56. La subtribu Leiboldiinae se resuelve como un grupo monofilético, soportado por seis sinapomorfías con el máximo soporte (100%), *Bolanosa* y *Leiboldia* son grupos monofiléticos con altos niveles de soporte y a su vez el grupo hermano de *Lepidonia* y *Stramentopappus*, que también son monofiléticos y tienen un alto nivel de soporte.

Con base en los resultados del análisis cladístico, la propuesta de una nueva combinación y el descubrimiento de dos nuevos taxones, se realizó el tratamiento taxonómico de la subtribu Leiboldiinae que incluye una descripción actualizada para la subtribu, claves artificiales para identificar a los géneros y especies que la integran, descripciones para cada uno de los géneros y las especies, complementadas con fotografías que ilustran las características distintivas de cada taxón ya sea *in vivo* o como ejemplar de herbario, se incluyen también mapas de distribución geográfica de cada especie. Este estudio demuestra el valor taxonómico de los caracteres morfológicos y particularmente de los microcaracteres, para reconocer y delimitar taxones a nivel subtribal, genérico y específico.

Abstract

Leiboldiinae subtribe is a monophyletic group that throughout her history has presented several taxonomic problems. With the goal to test the monophyly of this group, review herbarium specimens deposited in the National Herbarium of Mexico and other scientific collections of Mexico and foreign. Furthermore collected some Leiboldiinae species to discuss features in live. This review and study of vegetative and reproductive structures with optical and scanning electron microscopy, supplemented with pollen and anatomical data, generated a matrix with 31 taxa by 72 characters, which were analyzed with an heuristic method based on parsimony, using the program NONA in the interface of Winclada. After obtaining the most parsimonious cladogram, they collapsed ambiguous branches and were calculated statistical values of *jackknife* and *bootstrap*. For identifying diagnostic and putative synapomorphies, make an analysis of Synapomorphy/Homoplasy and a Ratchet Island Hoper analysis to discard a possible island trees.

Based on the phylogenetic analysis was obtained one more parsimonious cladogram with a length of 398 steps, a Consistency Index 0.40 and a Retention Index 0.56. Subtribe Leiboldiinae is resolved as monophyletic group, supported by six sinapomorphies with maximum support (100%), *Bolanosa* and *Leiboldia* are sister and monophyletic groups with high levels of support and are the sister group of *Lepidonia* and *Stramentopappus*, which were monophyletic and they also have a high level of support.

Based on the results of cladistic analysis, the proposal of a new combination and the discovery of two new taxa, the taxonomic treatment of Leiboldiinae including a description updated for subtribe, artificial keys to identify genera and species that integrate, descriptions for each genera and species complemented with photographs showing the distinctive characteristics of each taxa, either in live or herbarium specimen, distribution maps for each species are also included. This study demonstrate taxonomic value of morphologic characters and particularly of microcharacters to recognize and delimit taxa at subtribal, generic and specific level.

Introducción general

La familia Asteraceae es la más diversa de las Angiospermas con 24000-30000 especies agrupadas en 1600-1700 géneros, 12 subfamilias y 43 tribus (Funk *et al.*, 2009a). Se caracteriza por la presencia de numerosas flores, rara vez una o pocas, dispuestas sobre un receptáculo, formando un pseudanto (inflorescencia que semeja una flor (Weberling, 1992; Font Quer, 2001), denominado cabezuela o capítulo. Las flores que conforman la cabezuela están rodeadas por un involucre de brácteas denominadas filarios, que simulan un cáliz. El receptáculo puede presentar brácteas denominadas páleas, que envuelven parcial o totalmente cada flor (Bremer, 1994, Font Quer, 2001; Roque y Bautista, 2008; Roque *et al.*, 2009). Las flores de Asteraceae son gamopétalas, epíginas, con cáliz modificado en un vilano, rara vez ausente; los estambres son singenesios y representan el carácter diagnóstico de la familia.

La tribu Vernonieae es una de las 43 tribus en que se ha dividido a la familia Asteraceae. Es un grupo monofilético relacionado con Liabeae y Lactuceae (Funk *et al.*, 2005, 2009b). Se caracteriza por presentar cabezuelas homógamas discoides, flores actinomorfas, estilos pilosos a lo largo de toda su extensión y polen equinado, triaperturado. En la clasificación más reciente de la tribu, Keeley y Robinson (2009) incluyen 21 subtribus, 118 géneros y alrededor de 1050 especies que se distribuyen principalmente en las regiones tropicales (tabla 1), siendo Brasil y África los principales centros de diversidad (Jones, 1977). En México, la tribu está representada por ocho subtribus y 19 géneros, de los cuales seis han sido segregados de *Vernonia* Schreb. *s.l.* (*Critoniopsis* Sch. Bip., *Leiboldia* Schltld. ex Gleason, *Lepidaploa* (Cass.) Cass., *Lepidonia* S.F. Blake, *Stramentopappus* H. Rob. & V.A. Funk y *Vernonanthura* H. Rob. [Fig. 1]); tres son endémicos (*Bolanosa* A. Gray, *Leiboldia* Schltld. ex Gleason y *Stramentopappus* H. Rob. & V.A. Funk) y tres introducidos (*Cyanthillium* Blume, *Centratherum* Cass. y *Struchium* P. Browne); en total agrupan 72 especies y dos categorías infraespecíficas, de las cuales, 46 especies y las dos categorías infraespecíficas son endémicas, 23 especies se comparten con territorios del norte o sur del país y tres son introducidas (Redonda-Martínez, datos no publicados).

La subtribu Leiboldiinae H. Rob., una de las 21 subtribus de Vernonieae, se distingue por presentar capitulescencias con pocas cabezuelas, flores numerosas, filarios en número igual al de las flores, indumento blanco tomentoso, vilano deciduo, cipselas 4-5 costilladas, generalmente glabras y número cromosómico $n = 19$ (Robinson, 1999). En la circunscripción más reciente de Leiboldiinae (Keeley y Robinson, 2009), la subtribu incluye cuatro géneros: *Bolanosa*, *Leiboldia*, *Lepidonia* y *Stramentopappus*, que se distribuyen principalmente en regiones montañosas de México y Centroamérica (Keeley *et al.*, 2007). *Lepidonia* es el género más diverso con nueve especies, de las cuales cinco son endémicas de México, dos endémicas de Guatemala, una endémica de Costa Rica y una se comparte entre México y Guatemala. *Leiboldia* y *Stramentopappus* incluyen dos especies endémicas de México cada uno, mientras que *Bolanosa* es un género monotípico endémico de México.

La subtribu Leiboldiinae es un grupo monofilético (Robinson y Funk, 1987; Keeley y Turner 1990; Keeley y Jansen, 1994; Keeley *et al.*, 2007). No obstante, su historia taxonómica ha sido complicada; Schlechtendahl (1847) propuso a *Leiboldia* como “género o sección” de *Vernonia*, pero sin validarlo. Bentham (1873) publicó el nombre *Leiboldia* como una sección del género *Vernonia*. Gleason (1906) validó el nombre *Leiboldia*, en rango genérico e incluyó cuatro especies: *Leiboldia leiboldiana* (Schltld.) Gleason, *Leiboldia mexicana* (Less.) Gleason,

Leiboldia salvinae (Hemsl.) Gleason y *Leiboldia serrata* (D. Don.) Gleason. Posteriormente, transfirió a *L. mexicana* y *L. salvinae* al género *Vernonia*, manteniendo las otras dos especies en *Leiboldia* (Gleason, 1922). Blake (1926) descartó el género *Leiboldia* y transfirió todas las especies a *Vernonia*. Años después (1936) describió a *Lepidonia* como un nuevo género de Vernonieae, el cual diferenció por la presencia de páleas en el receptáculo, carácter inusual en la tribu, observado únicamente en los géneros *Bolanosa* de México y *Heterocoma* DC. de Brasil; asimismo, reconsideró la validez genérica de *Leiboldia*.

Jones (1979) también reconoció a *Leiboldia* como una sección de *Vernonia*, señalando que las especies de esta sección se diferenciaban de otras vernonias por el hábito arbustivo, las cabezuelas con una gran cantidad de flores con una longitud de la corola comparativamente más larga respecto a otras vernonias y los granos de polen equinados, considerados como el tipo polínico más primitivo del género. Turner (1981) recircunscribió la sección *Leiboldia* (tres especies) y propuso la nueva sección *Lepidonia* (siete especies). Asimismo, destacó la posible relación entre *Bolanosa* y la sección *Leiboldia*, aunque reclasificó a *Bolanosa coulteri* A. Gray en el género *Vernonia*, sin asignarla a una sección en particular, propuesta que mantendría en un trabajo reciente (Turner, 2007), en el cual incrementó el número de especies de la sección *Leiboldia* de tres a cuatro e incluyó cinco taxones en la sección *Lepidonia*. Turner (1981) también sugirió una posible relación entre las secciones *Lepidonia* (americana) y *Cyanopsis* (africana), ya que ambas tienen inflorescencias similares y cipselas 4-5-costilladas; el receptáculo paléaceo relacionaría a la sección *Lepidonia* con los géneros *Diaphractanthus* Humbert y *Centauroopsis* Bojer ex DC. Además, los compuestos químicos que tienen las especies de esta sección (lactonas sesquiterpénicas), son característicos de especies africanas. En el caso de la sección *Leiboldia*, Turner (1981) consideró que el número cromosómico $n = 19$ sustentaba su relación con especies africanas, aunque los compuestos químicos de este grupo (glaucólidos) indicarían su relación con taxones del nuevo mundo.

La validez de los géneros *Leiboldia* y *Lepidonia* se corroboró con un análisis cladístico, basado en morfología, particularmente en las diferencias que presentan estos taxones en el ápice de los filarios y las cipselas, así como la disposición y número de series del vilano. Robinson y Funk (1987) segregaron además un nuevo género: *Stramentopappus*. Ellos postularon como sinapomorfias de estos taxones el polen tipo A ($> 50 \mu\text{m}$), la ausencia de esclerificación en la base del vilano y las cabezuelas con filarios y flores en números iguales. También señalaron que el grupo es uno de los más ancestrales del nuevo mundo y la posición intermedia de *Stramentopappus*, entre *Leiboldia* y *Lepidonia*, se debía a que el nuevo género posiblemente correspondía a un morfotipo ancestral de *Lepidonia*.

Robinson (1999), segregó a la subtribu Leiboldiinae, agrupando en ella a los géneros *Leiboldia*, *Stramentopappus* y *Lepidonia*; los dos primeros considerados monotípicos y el tercero con siete especies, cuya principal característica son los apéndices apicales de los filarios. *Stramentopappus* y *Lepidonia* tienen una gran cantidad de idioblastos en la pared de la cipsela y *Leiboldia* es el único taxón que presenta nodo estilar. No obstante, los tres géneros tienen reducciones en la parte superior del callo de la cipsela, carecen de vilano esclerificado y su número cromosómico es $n = 19$. Robinson (1999) también propuso una posible relación entre Leiboldiinae y *Bolanosa*. Posteriormente, en 2005, transfirió a *Vernonia guerreroana* S.B. Jones a *Leiboldia*, porque esta especie también presenta cipselas 4-5-costilladas, glabras; nodo estilar con rafidios abundantes y el callo apical de la cipsela está pobremente definido.

Recientemente se incluyó a *Bolanosa* como un miembro más de la subtribu y con ello actualmente se reconoce que la integran cuatro géneros (Robinson, 2007; Keeley y Robinson, 2009).

En estudios filogenéticos basados en datos morfológicos (Keeley y Turner, 1990) y moleculares, como los restricción del genoma del cloroplasto (Keeley y Jansen, 1994), secuencias de ADN de cloroplasto (*ndhF*, *trnL-F*) y núcleo (ITS) (Keeley *et al.*, 2007), se ha recuperado la monofilia de Leiboldiinae o algunos de sus miembros. En los cladogramas, estos taxones se anidan en un posición intermedia entre las especies del nuevo y viejo mundos, característica que indicaría una temprana radiación del grupo en el nuevo mundo, aunada a la retención de caracteres de especies del viejo mundo (Keeley y Jansen, 1994). La subtribu también sería uno de los linajes más ancestrales en Vernoniaeae, cuya distribución en zonas montañosas de México y Centroamérica, sería resultado de una distribución relictual, dado que en el pasado posiblemente ocuparon una mayor área. Sin embargo, después de las glaciaciones del Pleistoceno, las condiciones ambientales idóneas para su desarrollo se mantuvieron únicamente en la región que actualmente ocupan (Keeley *et al.*, 2007).



Figura 1. Géneros segregados de *Vernonia* s.l. y especies mexicanas representativas de cada uno de ellos. a. *Vernonia karvinskiana* subsp. *inuloides*, b. *Critoniopsis tomentosa*, c. *Leiboldia guerreroana*, d. *Lepidonia callilepis*. e. *Stramentopappus pooleae*, f. *Lepidaploa tortuosa*, g. *Vernonanthura patens*. Fotografías a-d, g R. Redonda-Martínez; e J. López-Santiago; f E. Martínez-Salas.

Tabla 1. Clasificación subtribal de Vernoniae basada en Robinson (2007) y Keeley y Robinson (2009). Los géneros incluidos en este estudio están resaltados en negritas, el número de especies analizadas de cada género se indica después de una diagonal (/); el asterisco señala los géneros introducidos que se han naturalizado en el Neotrópico.

ID	Subtribus	# géneros	géneros	# especies	distribución
1	Centrapalinae	12	<i>Acilepis</i> D. Don (10), <i>Bechium</i> DC. (2), <i>Cabobanthus</i> H. Rob. (2), <i>Centauropsis</i> Boj. ex DC. (8), <i>Centrapalus</i> Cass. (2), <i>Dewildemania</i> O. Hoffm. (7), <i>Hilliardiella</i> H. Rob. (8), <i>Iodocephalus</i> Thorel & Gagnep. (1), <i>Koyamasia</i> H. Rob. (1), <i>Msuata</i> O. Hoffm. (1), <i>Oliganthes</i> Cass. (9), <i>Phyllocephalum</i> Blume (9)	60	India, SE de Asia, Madagascar, África
2	Centratherinae	2	Centratherum Cass.* (3/1), <i>Oiospermum</i> Less. (1)	4	Australia, Filipinas, neotropical, NE de Brasil
3	Chrestinae	3	<i>Chresta</i> Vell. ex DC. (11), <i>Pithecoseris</i> Sch. Bip. (6), <i>Soaresia</i> Sch. Bip. (1)	18	Bolivia, Brasil
4	Dipterocypselinae	3	<i>Dipterocypselia</i> S.F. Blake (1), <i>Heterocyposela</i> H. Rob. (1), <i>Manyonia</i> H. Rob. (1)	3	Colombia, E de Brasil, Tanzania
5	Distephaninae	1	<i>Distephanus</i> Cass. (50)	50	África, India, S de Asia
6	Elephantopinae	4	<i>Caatingantus</i> H. Rob. (2), Elephantopus L. (28/1), <i>Orthopappus</i> Gleason (1), Pseudelephantopus (2/1)	33	pantropical, Brasil, E de Norteamérica, México, Centro y Sudamérica.
7	Erlangeinae	22	<i>Ageratinastrum</i> Mattf. (5), <i>Ambassa</i> Steetz (3), <i>Bothriocline</i> Oliv. ex Benth. (30), <i>Brachythrix</i> Wild. & G.V. Pope (6), Cyanthillium Blume* (7/1), <i>Decastyllocarpus</i> Humbert (1), <i>Diapractanthus</i> Humbert (1), <i>Erlangea</i> Sch. Bip. (10), <i>Ethulia</i> L. (19), <i>Gutenbergia</i> Sch. Bip. (20), <i>Herderia</i> Cass. (1), <i>Hystricophora</i> Mattf. (1), <i>Kinghamia</i> C.F. Jeffrey (5), <i>Muschleria</i> S. Moore (1), <i>Omphalopappus</i> O. Hoffm. (3), <i>Oocephala</i> (S.B. Jones) H. Rob. (2), <i>Orbivestus</i> H. Rob. (4), <i>Parapolydora</i> H. Rob. (1), <i>Paurolepis</i> S. Moore (3), <i>Polydora</i> Fenzl (8), <i>Rastrophyllum</i> Wild. & G.V. Pope (2), <i>Vernoniastrum</i> H. Rob. (8)	133	África, Madagascar
8	Gymnantheminae	4	<i>Brenadendron</i> H. Rob. (3), <i>Gymnanthemum</i> Cass. (24), <i>Lampropappus</i> (O. Hoffm.) H. Rob. (3), <i>Myanmaria</i> H. Rob. (1)	31	África, SE de Asia,
9	Hesperomaniinae	1	<i>Hesperomannia</i> A. Gray (3)	3	Hawaii
10	Leiboldiinae	4	Bolanosa A. Gray (1/1), Leiboldia Schltld. ex Gleason (2/2), Lepidonia S.F. Blake (9/9), Strametopappus H. Rob. & V.A. Funk (2/2)	14	México, Guatemala, Costa Rica
11	Lepidaploinae	11	<i>Aynia</i> H. Rob. (1), <i>Chrysolaena</i> H. Rob. (9), <i>Echinocoryne</i> H. Rob. (6), Harleya S.F. Blake (1), Lepidaploa (Cass.) Cass. (140/1), <i>Lessingianthus</i>	289	México, Centroamérica, las Antillas, Argentina,

			H. Rob. (102), <i>Mattfeldanthus</i> H. Rob. & R.M. King (2), <i>Stenocephalum</i> Sch. Bip. (5/1), <i>Stilpnopappus</i> Mart. ex DC. (20), <i>Struchium</i> (L.) Kuntze* (2), <i>Xiphochaeta</i> Poepp. (1)		Brasil, Colombia, Perú, Venezuela
12	Linziinae	7	<i>Adenoon</i> Dalzell (1), <i>Baccharoides</i> Moench (30), <i>Camchaya</i> Gagnep. (6), <i>Lachnorhiza</i> A. Rich. (1), <i>Linzia</i> Sch. Bip. ex Walp. (7), <i>Neurolakis</i> Mattf. (1), <i>Pleurocarpea</i> Benth. (1)	47	India, África, S de Asia, Tailandia, S de China, Australia
13	Lychnophorinae	9	<i>Anteremanthus</i> H. Rob. (1), <i>Chronopappus</i> DC. (1), <i>Eremanthus</i> Less. (27), <i>Lychnophora</i> Mart. (30), <i>Lychnophoriopsis</i> Sch. Bip. (4), <i>Minasia</i> H. Rob. (5), <i>Piptolepis</i> Sch. Bip. (6), <i>Prestelia</i> Sch. Bip. (1), <i>Proteopsis</i> Mart. & Zucc. ex Sch. Bip. (1)	76	Brasil, Bolivia
14	Mesanthophorinae	3	<i>Acilepidopsis</i> H. Rob. (1), <i>Mesanthophora</i> H. Rob. (2), <i>Telmatophila</i> Mart. ex Baker (1)	4	Sudamérica: Bolivia, Paraguay; NE de Brasil
15	Pacourinae	1	<i>Pacourina</i> Aubl. (1)	1	Centro y Sudamérica
16	Piptocarphinae	6	<i>Blanchetia</i> DC. (1), <i>Critoniopsis</i> Sch. Bip. (60), <i>Cuatrecasanthus</i> H. Rob. (3), <i>Dasyandantha</i> H. Rob. (1), <i>Ekmania</i> Gleason (1), <i>Huberopappus</i> Pruski (1), <i>Irwinia</i> G.M. Barroso (1), <i>Joseanthus</i> H. Rob. (5), <i>Piptocarpha</i> R. Br. (43/1), <i>Piptocoma</i> Cass. (18)	134	México, Centroamérica Sudamérica, Cuba
17	Rolandrinae	2	<i>Rolandra</i> Rottb. (1), <i>Spiracantha</i> Kunth (1)	2	México, Centro y Sudamérica
18	Sipolisiinae	5	<i>Bishopalea</i> H. Rob. (1), <i>Heterocoma</i> DC. (1), <i>Hololepis</i> DC. (2), <i>Sipolisia</i> Glaz. ex Oliv. (1), <i>Xerxes</i> J.R. Grant (2)	7	Brasil
19	Stokesiinae	1	<i>Stokesia</i> L'Her (1)	1	SE de Estados Unidos
20	Trichospirinae	1	<i>Trichospira</i> Kunth (1)	1	neotropical
21	Vernoniinae	9	<i>Albertinia</i> Spreng. (1), <i>Colobus</i> H. Rob. (3), <i>Cyrtocymura</i> H. Rob. (6/1), <i>Dasyanthina</i> H. Rob. (2), <i>Eirmocephala</i> H. Rob. (3), <i>Quechualia</i> H. Rob. (4), <i>Trepadonia</i> H. Rob. (2), <i>Vernonanthura</i> H. Rob. (70/1), <i>Vernonia</i> Schreb. (22/3)	113	México, Centroamérica, Sudamérica, las Antillas
	Sin subtribu	7	<i>Acanthodesmos</i> C.D. Adams & M.C. du Quesnay (1), <i>Decaneuropsis</i> H. Rob. & J. Skvarla (1), <i>Gorceixia</i> Baker (1) <i>Monosis</i> DC. (7) <i>Strobocalix</i> (Blume ex DC.) Spach. (10), <i>Tarlmounia</i> H. Rob. S. Keeley, J.J. Skvarla & R. Chan (1), <i>Tephrothamnus</i> Sch. Bip. (1)	22	Jamaica, Madagascar, Brasil, S de Asia, Malasia, Tailandia, Venezuela
	Totales	118		1046	

Con la finalidad de poner a prueba la monofilia de la subtribu Leiboldiinae, se utilizaron caracteres macro y micromorfológicos, para evaluar su potencial taxonómico en la resolución de relaciones filogenéticas en Vernoniae, el presente estudio que se divide en cuatro capítulos:

Capítulo I. Macro y micromorfología. Se analiza el potencial taxonómico de caracteres macro y micromorfológicos en hojas, flores y frutos, para reconocer géneros y especies de Leiboldiinae.

Capítulo II. Palinología. Se describe la morfología polínica de 36 especies neotropicales de Vernoniae, con el propósito de identificar si el polen tipo A (> 50µm) es un carácter diagnóstico de la subtribu Leiboldiinae.

Capítulo III. Análisis cladístico. Pone a prueba la monofilia de Leiboldiinae al analizar caracteres morfológicos, mediante un análisis cladístico basado en parsimonia utilizando un método heurístico. El análisis también pretende corroborar o refutar la propuesta de Turner (2007), quién considera a *Vernonia bolleana* Sch. Bip., como un miembro de la sección *Leiboldia* y con ello su posible inclusión en Leiboldiinae, a pesar de la gran similitud morfológica que presenta con *Vernonia lindheimeri* A. Gray & Engelm., especie agrupada en la subtribu Vernoniinae.

Capítulo IV. Tratamiento taxonómico. Con base en los resultados del análisis cladístico, la propuesta de una nueva combinación y la descripción de dos nuevos taxones, se redefine a la subtribu Leiboldiinae, realizando una descripción actualizada de la subtribu, los géneros y las especies que la integran, además de presentar claves de identificación de géneros y especies, complementados con datos de fenología y distribución geográfica, tipos de vegetación y rango altitudinal.

Objetivos

1. Poner a prueba la monofilia de la subtribu Leiboldiinae utilizando caracteres macro y micromorfológicos para explorar la hipótesis de que *Bolanosa coulteri* y *Vernonia bolleana* forman parte o no de la subtribu.
2. Corroborar el potencial taxonómico y filogenético de los microcaracteres en la delimitación de géneros y especies de la subtribu Leiboldiinae.
3. Elaborar el tratamiento taxonómico de la subtribu Leiboldiinae.

Capítulo I

Macro y micromorfología

I.1. Redonda-Martínez, R., J.L. Villaseñor y T. Terrazas. Trichome diversity in the subtribe Leiboldiinae (Vernonieae, Asteraceae). *J. Torrey Bot. Soc.* (Sometido).

I. 2. Redonda-Martínez R. Morfología floral de la subtribu Leiboldiinae (Vernonieae, Asteraceae) y otros taxones neotropicales. (En preparación).

I. 3. Redonda-Martínez R., T. Terrazas., A. Rojas-Leal y J.L. Villaseñor. Morfoanatomía de las cipselas de la subtribu Leiboldiinae (Vernonieae, Asteraceae) y taxones relacionados. (En preparación).

Capítulo I.1

¹ Trichome diversity in the subtribe Leiboldiinae (Vernonieae, Asteraceae)

Rosario Redonda-Martínez^{1,3}, José Luis Villaseñor² and Teresa Terrazas²

¹Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México; Av. Ciudad Universitaria 3000, C.P. 04360, Coyoacán, Distrito Federal, México.

²Departamento de Botánica, Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado postal 70-367, C.P. 04510 México, D.F.

³Correspondence author: mrrm.unam@yahoo.com.mx

¹ Acknowledgements

The first author thanks the Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México and the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología for the fellowship (263523) awarded to perform graduate studies. Pedro Mercado-Ruaro provided the facilities to prepare the material in the Laboratorio de Botánica Estructural at the Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) and Berenit Mendoza-Garfías, responsible of the SEM at the Instituto de Biología (UNAM), for the time to perform the observations. Rosalinda Medina-Lemos, Esteban Martínez-Salas, Mauricio Mora-Jarvio, the family Pérez-Santiago, Clara Hilda Ramos-Álvarez, and Miriam Reyes-Cornejo assisted the first author during the field work. Jesús López-Santiago, Esteban Martínez-Salas and Mario Véliz provided material of *Stramentopappus pooleae*, *Lepidonia mexicana* and *Lepidonia corae* respectively. Rosaura Grether provided valuable comments that greatly enriched the manuscript.

Introduction

Trichomes are important in comparative systematic studies of angiosperms (Metcalf and Chalk, 1988). A trichome is an epidermal appendage of varying shape, structure, and function. Trichomes are distinguished from protuberances (such as spines) because they comprise epidermal and subepidermal tissues (Esau, 1976). They can be arranged in consistent or variable patterns among taxonomic groups (families, genera, or species); however, when their presence is uniform, they may be useful for distinguishing taxonomic entities. Trichomes are broadly classified; for example, they are classified as unicellular and multicellular, depending of the number of cells comprising them (Esau, 1976). If they have secretory functions, they are classified as glandular trichomes, and eglandular if they lack this function (Fahn, 1988). Trichomes are present on the surface of different plant structures, both vegetative and reproductive.

The taxonomic importance of trichomes for delimiting tribes, subtribes, genera and species in Asteraceae has been demonstrated by Carlquist (1957, 1958, 1959a, 1959b), Bremer and Jansen (1992) and King and Robinson (1972). In Vernonieae, one of the 43 currently recognized tribes of Asteraceae (Funk *et al.*, 2009), trichomes are considered the most valuable anatomical taxonomic character (Cabrera, 1944). They allow closely related genera (Robinson, 2009) and species to be distinguished (Faust and Jones, 1973; King and Jones, 1975; Narayana, 1979; Redonda-Martínez and Villaseñor, 2009; Redonda-Martínez *et al.*, 2012), species validation (Hunter, 1967), hybrid recognition (Hunter y Austin, 1967), and group delimitation above the genus level, in both American and Old World taxa (Robinson, 2009; Andrade-Wagner *et al.*, 2014). Narayana (1979) mentioned that trichome distribution is not affected by environmental conditions that occur in some other leaf characteristics, such as leaf form and stomata distribution.

The tribe Vernonieae is distinctive because of its homogamous, discoid heads, actinomorphic florets, pilose styles along their entire length, and echinate triaperturate pollen. Vernonieae is a monophyletic group (Funk *et al.*, 2005, 2009), subdivided into 21 subtribes, 118 genera, and approximately 1,050 species, distributed mostly in the tropical regions of the world (Keeley and Robinson, 2009). In Mexico, the tribe includes nine genera and approximately 76 species (Villaseñor *et al.*, 1998). Six of nine genera are recent segregates, formerly included into the broad genus *Vernonia s.l.* (*Critoniopsis* Sch. Bip., *Leiboldia* Schltdl. ex Gleason, *Lepidaploa* (Cass.) Cass., *Lepidonia* S.F. Blake, *Stramentopappus* H. Rob. & V.A. Funk, and *Vernonanthura* H. Rob.

Leiboldiinae H. Rob. is one of 21 subtribes currently accepted in Vernonieae. Species of this subtribe are characterized by their secondary inflorescences, comprising a few heads, each one with numerous phyllaries and florets, a white-tomentose indumentum of phyllaries and abaxial leaf surface, a cypsela with 4-5 ribs, a deciduous pappus, and a chromosome number of $n=19$ (Robinson, 1999; Keeley and Robinson, 2009). The subtribe includes 4 genera and 13 species distributed mostly in montane regions of Mexico and Central America. *Lepidonia* S.F. Blake is the most diverse genus with 8 species, four of them endemic to Mexico, two endemic to Guatemala, one endemic to Costa Rica, and another shared between Mexico and Guatemala. *Leiboldia* Schltdl. ex Gleason and *Stramentopappus* H. Rob. & V.A. Funk, includes two species each, and *Bolanosa* A. Gray is monotypic; all three are endemic to Mexico.

The aim of this paper was to analyze trichome diversity in members of Leiboldiinae, both in vegetative (leaves and phyllaries) and reproductive (florets and cypselae) organs. The objectives were to describe and compare the morphological characteristics of the observed trichomes, to assess their potential taxonomic usefulness for delimiting genera and species in the subtribe and to provide a species identification key to Leiboldiinae.

Materials and methods

We analyzed fragments of leaves, phyllaries, florets, and cypselae for 12 of 13 species of the subtribe Leiboldiinae with a scanning electron microscope (SEM). *Lepidonia paleata* S.F. Blake was the only species not studied because it is known only from type material, and we were unable to obtain fresh or additional material for examination. We removed material from herbarium specimens deposited at the Herbario Nacional de Mexico (MEXU), Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (Appendix 1). The studied material was supplemented with an exhaustive revision of specimens housed in other scientific collections that are given in Appendix 2. Additionally, fresh material of *Leiboldia guerreroana*, *Leiboldia serrata* and *Lepidonia callilepis*, was field collected in the states of Guerrero, Oaxaca and Veracruz, during November-December 2011 and February 2012; additional material of *Lepidonia mexicana*, *Stramentopappus pooleae* and *Lepidonia corae* was provided by some colleagues. The first two species were collected in Veracruz and Oaxaca, Mexico during March 2012 and January 2013, respectively, and *L. corae* was collected in San Marcos, Guatemala, in January 2013. Appendix 1 includes additional information about the collecting localities of specimens used in this study.

Leaf fragments, phyllaries, and florets from herbarium specimens were washed and hydrated with hot water for 2 h. Later, they were dehydrated in a successive series of ethanol from 30% to 100%, changing every 2 h. To remove impurities, samples in 70% alcohol were placed into Eppendorff tubes in a beaker with water and a magnetic stirrer for 24 h, followed by a dehydration process in absolute ethanol, and the specimens were critical point dried with 99.8% pure CO₂, in an Emitech K850 dryer.

Dried samples were placed both in abaxial and adaxial views on an adherent double carbon ribbon, fixed on a sample holder, covered with 20 mÅ gold film in a Quorum Q150R ES sputter coater for 2 min. We repeated this process twice. Samples were observed with a Hitachi-S-2460N or Hitachi SU1510 SEM at different magnifications using 10 kV. The cypselae from herbarium specimens were placed directly on the adherent double carbon ribbon and processed identically as the leaves, phyllaries, and florets.

We describe the trichomes following the terminology of Narayana (1979), supplemented with botanical terms of Font Quer (2001). For the description of the unicellular trichomes, we considered only the form of the cell. For multicellular trichomes, we considered the number of cells comprising the basal portion of the trichomes and the form of the apical cell. Additionally, we constructed a species identification key based on similarities and differences found in trichome diversity (tables 1-3), to corroborate the usefulness of trichomes for delimitating closely related Leiboldiinae species when the type of trichomes is combined with other morphological characters and/or geographic distribution.

Results

We found two primary trichome types on the analyzed structures, eglandular and glandular trichomes. The former are represented by eight different types, three of them unicellular and five multicellular. Morphological details of each type are described below.

Eglandular unicellular trichomes. They have a single cell and are clasified as: papillae, conical, and filiform.

1) PAPPILLAE. These are considered the simplest trichome because they are only obtuse toe-shaped bulges or outgrowths of epidermal cells (Font Quer, 2001). They are present on the internal surface or at the lobe margins of the corolla of *Leiboldia serrata* D. Don ex Gleason, *Lepidonia lankesteri* (S.F. Blake) H. Rob. & V.A. Funk, and *Lepidonia wendtiana* (B.L. Turner) Redonda-Martínez & Villaseñor (Fig. 1A).

2) CONIC TRICHOMES. These are cone-shaped with the point of attachment at the broad end (Fig. 1B-C). They occur on the external surface of corolla lobes and are commonly mixed with glandular trichomes in *Bolanosa*, *Leiboldia* (Fig. 1B), and *Lepidonia salvinae* (Hemsl.) H. Rob. & V.A. Funk. In *Lepidonia corae* (Standl. & Steyerl.) H. Rob. & V.A. Funk, these were the only trichome type observed on the corolla lobes, and are longer ($\geq 200 \mu\text{m}$, Fig. 1C) than those observed in the other taxa ($\leq 100 \mu\text{m}$, Fig. 1B-C). Conic trichomes are also present on the phyllaries of *Leiboldia guerreroana* (S.B. Jones) H. Rob., *Leiboldia serrata*, *Lepidonia corae*, *Stramentopappus congestiflorus* Redonda-Martínez & Villaseñor, and *S. pooleae* (B.L. Turner) H. Rob. & V.A. Funk.

3) FILIFORM TRICHOMES. These are long and thin, similar to thread-like strands (Fig. 1D). They are found on the leaf abaxial surface of *Bolanosa coulteri* A. Gray and *Leiboldia serrata* and the adaxial surface of the phyllaries.

Eglandular multicellular trichomes. These have more than two cells arranged on a single series of varying shape and length. The subtribe Leiboldiinae includes five types of eglandular multicellular trichomes with several variants, either in the shape of the apical cell or in the number of basal cells: flagelliform, uniseriate with a blunt apical cell, uniseriate with a subulate apical cell, uniseriate with an acicular apical cell, and twin hairs.

1) FLAGELLIFORM TRICHOMES. These have a short dumbbell-like or cylindrical basal cell and a filiform apical cell that is approximately 20 times larger than the basal one. They occur on the leaf abaxial surface of *Bolanosa coulteri* (Fig. 2A), *Leiboldia guerreroana*, *Lepidonia mexicana* (Less.) H. Rob. & V.A. Funk, and *Stramentopappus congestiflorus*. On the phyllaries, a variant with a short, cylindrical basal cell and an apical cell that is 6-10 times longer than the basal one is observed in *B. coulteri*, *Leiboldia guerreroana*, *Lepidonia lankesteri*, *Lepidonia wendtiana*, *S. congestiflorus*, and *S. pooleae*.

2) UNISERIATE WITH ACUTE APICAL CELL TRICHOMES. These have 8-12 short basal cells with an apical cell similar to the basal ones but that is acute at the apex. These are present on the leaf adaxial surface of *B. coulteri*, *Leiboldia guerreroana*, and *Lepidonia mexicana*. In the latter species, a variant form is observed on the phyllaries, with 3-6 basal cells and the apical cell is twice as long as the basal cells (Fig. 2B).

3) UNISERIATE WITH ACICULAR APICAL CELL TRICHOMES. These have 2-8 short basal cells with an apical cell that is 2-10 times long than the set of basal cells. They show differences in the

number of basal cells, depending on the leaf surface where they are found. On the adaxial surface, the phyllaries and on the corolla lobes, the trichome base has 2-4 short cells, and the apical cell is 4-10 times longer than the set of basal cells, as observed in the leaves and phyllaries of *Lepidonia callilepis* (Gleason) H. Rob. & V.A. Funk, *Lepidonia corae*, and *Lepidonia jonesii* (B.L. Turner) H. Rob. & V.A. Funk, and on the corolla lobes of *Lepidonia salvinae*. If trichomes are on the abaxial surface, they have 6-8 short basal cells and the apical cell is twice as long as the set of basal cells, as commonly observed in *Lepidonia callilepis* (Fig. 2C).

4) UNISERiate WITH SUBULATE APICAL CELL TRICHOMES. These have 2-4 short basal cells with an apical cell of a different length, depending on the structure or leaf surface where they occur. On the adaxial surface, the apical cell is twice as long as the set of basal cells (Fig 2D). On the abaxial surface, the apical cell is 4-5 times longer; both variants are observed in *Lepidonia corae*, *Lepidonia lankesteri*, *Lepidonia salvinae* and *Lepidonia wendtiana*. On the phyllaries, the apical cell is of the same length as the basal cells; as observed in *Lepidonia corae* and *Lepidonia salvinae* (Fig. 2D). Another variant of these trichomes shows 8 short basal cells with an apical cell as long as the basal ones, but it is curved. These trichomes occur sparsely on the adaxial leaf surfaces of *Leiboldia guerreroana*, *S. pooleae* and *S. congestiflorus* and on both leaf surfaces of *Lepidonia mexicana*.

5) TWIN HAIRS. These are a pair of conic elongated cells, one slightly shorter than the other. These trichomes are commonly known as duplex. They occur on the cypselae of *B. coulteri*, giving a sericeous appearance; they are also present on the cypselae and on the phyllaries of *Leiboldia guerreroana* (Fig. 3A-B).

Glandular trichomes

Glandular trichomes are stipitate, with two apical globular cells and a variable number of basal cells. The differences in the number of basal cells may be related to the organ where they occur. For example, in the leaves and phyllaries, the base of the glands includes 2-3 pairs of rectangular cells (Fig. 3C), whereas on the corolla lobes and cypselae, they have 5-7 pairs of basal cells (Figs. 1B, 3D). Glands are the most common trichomes in the vegetative and reproductive organs, except on the cypselae of most Leiboldiinae species (Table 3).

Identification key

The importance and usefulness of analyzing trichome diversity to separate closely related species in the subtribe Leiboldiinae is demonstrated in the following identification key.

1. Corolla lobes with long conic trichomes; glands absent. *Lepidonia corae*
1. Corolla lobes with glands, rarely with short conic trichomes.
 2. Cypselae with glands at the base or along the ribs, rarely intermingled with twin hairs.
 3. Leaf adaxial surface containing only glandular trichomes; leaf abaxial surface and phyllaries both with glands and filiform trichomes; uniseriate trichomes absent. *Leiboldia serrata*
 3. Leaf adaxial surface containing uniseriate trichomes with an acute apical cell; leaf abaxial surface and phyllaries with flagelliform trichomes; glands occasionally present on the phyllaries; filiform trichomes absent.
 4. Cypselae with 4-5 ribs, with glands at the base, just above the carpodium; twin hairs occur only at the cypselae apex; phyllaries with conic trichomes.

- Leiboldia guerreroana*
4. Cypselae with 8-10 ribs, with glands among ribs and twin hairs covering the entire surface; phyllaries without conic trichomes. *Bolanosa coulteri*
2. Cypselae glabrous; glands or twin hairs absent.
5. Phyllaries with flagelliform trichomes.
6. Leaf adaxial surface with uniseriate trichomes with a curved subulate apical cell of equal length to the set of basal cells; phyllaries with conic trichomes; corolla lobes glabrous on their internal faces.
7. Leaf abaxial surface with both flagelliform trichomes and glands. *Stramentopappus congestiflorus*
7. Leaf abaxial surface only with glands, flagelliform trichomes absent. *Stramentopappus pooleae*
6. Leaf adaxial surface with uniseriate trichomes with a subulate apical cell, twice the length of the set of basal cells; phyllaries without conic trichomes; papillate on their internal faces.
8. Glands absent on leaf adaxial surface; Costa Rica. *Lepidonia lankesteri*
8. Glands present on leaf adaxial surface; Oaxaca. *Lepidonia wendtiana*
5. Leaves and phyllaries with uniseriate trichomes with an acicular, acute, or subulate apical cell.
9. Corolla lobes with conic trichomes; distribution in Chiapas and Guatemala. *Lepidonia salvinae*
9. Corolla lobes without conic trichomes distribution in Guerrero, Oaxaca, Puebla and Veracruz.
10. Leaf abaxial surface with flagelliform and uniseriate trichomes with a subulate apical cell; phyllaries with uniseriate with an acute apical cell; with distribution in Puebla and Veracruz. *Lepidonia mexicana*
10. Leaf abaxial surface without flagelliform trichomes, only with uniseriate trichomes with an acicular apical cell; phyllaries with the same trichome type as the leaves; with distribution in Guerrero and Oaxaca.
11. Involucre ≤ 1.5 mm; phyllaries chartaceous; with distribution in Oaxaca. *Lepidonia jonesii*
11. Involucre ≥ 1.8 mm; phyllaries foliaceous; with distribution in Guerrero and Oaxaca. *Lepidonia callilepis*

Discussion

The subtribe Leiboldiinae shows that trichome diversity is not exclusive to the group, although several trichome types were revealed to be diagnostic or were taxonomically relevant at generic or species levels. For example, these include glandular trichomes occurring on the cypselae of *Leiboldia* species, the twin hairs on the cypselae of *Bolanosa* giving them a sericeous appearance, and the conic trichomes on the corolla lobes of *Lepidonia corae*.

The two known species of *Leiboldia* have identical trichome types on their reproductive organs. These are conic and glandular trichomes on the corolla lobes and glands on the base of cypselae. The occurrence of glandular trichomes on the cypselae is a diagnostic character for

differentiating *Leiboldia* from other members of Leiboldiinae. Additionally, we can differentiate *Leiboldia guerreroana* from *L. serrata* by the former's flagelliform trichomes on the abaxial leaf surface and on the phyllaries, as well as by the uniseriate trichomes with an acute apical cell and uniseriate trichomes with an acicular apical cell on the phyllaries, and glands on adaxial leaf surface; conversely *Leiboldia serrata* has filiform trichomes on the abaxial leaf surface and phyllaries, and glandular trichomes on both the leaf surface and on the phyllaries. The occurrence of glandular trichomes on the cypsela is a diagnostic character for differentiating this genus from other Leiboldiinae members.

Despite macro-morphological similarity and the occurrence of conic trichomes on the corolla lobes of *Bolanosa coulteri*, *Leiboldia guerreroana* and *Leiboldia serrata*; and some trichome types such as conic trichomes on the corolla lobes, these three species have important trichome diversity differences. For example, *Leiboldia guerreroana* has twin hairs, uniseriate trichomes with an acicular apical cell on the phyllaries, and uniseriate trichomes with 8 basal cells and a subulate apical cell on the phyllaries and leaf adaxial surface, trichomes that are absent in *B. coulteri*, whereas *Leiboldia serrata* has filiform trichomes on the abaxial leaf surface, that are not observed in the other two species. However, *Leiboldia guerreroana* and *Leiboldia serrata* have similar glandular trichomes on the base of the cypselae above the carpodium, which are on the ribs of the cypselae in *B. coulteri*. Additionally, *Leiboldia serrata* does not have twin hairs on the apex of the cypselae as in *Leiboldia guerreroana*, also twin hairs cover the entire surface of the cypselae of *B. coulteri*. The occurrence of glandular trichomes on the carpodium in *Leiboldia* and the presence of twin hairs on the surface on the cypselae of *Bolanosa* can be considered diagnostic characters to differentiate both genera from other Leiboldiinae members.

In *Lepidonia* uniseriate trichomes with an acicular or subulate apical cell that is observed on leaves and phyllaries are common, although they are not exclusive to the genus because *Leiboldia guerreroana* also has uniseriate trichomes with an acicular apical cell on the phyllaries. *Lepidonia mexicana* have uniseriate trichomes with 8 basal cells and subulate apical cells on both leaf surfaces while *Stramentopappus* and *Leiboldia guerreroana* only present this type of trichomes on the leaf abaxial surface. In the other species of *Lepidonia*, the uniseriate trichomes occur on both leaf surfaces, but the number of basal cells varies; they have 2-8 basal cells when the apical cell is acicular and 2-4 basal cells when the apical cell is subulate.

The two known species of *Stramentopappus* have a similar trichome set. However, *S. congestiflorus* has flagelliform trichomes on the leaf abaxial surface, whereas these are absent in *S. pooleae* (Tables 1-3). These species are also differentiated by other morphological characteristics, such as inflorescence type and the number of florets by head (Redonda-Martínez and Villaseñor, 2014).

Conic trichomes are the most common eglandular uniseriate trichomes in the subtribe. They are observed on the phyllaries or on the corolla lobes of five species (Table 1). There appears to be no relationship between their spatial occurrence, but three of five species have them on both structures. Conic trichomes have been observed on the leaves of other species of Vernoniaeae, such as *Cyanthillium cinereum* (DC.) H. Rob. (Adedeji and Jewoola, 2008). In other species of Asteraceae, Adedeji and Jewoola (2008) reported these to occur on the leaves of *Bidens pilosa* L. (Tribe Coreopsidae), and *Tithonia diversifolia* (Hemsl.) A. Gray (Tribe Heliantheae).

Filiform and papillate unicellular trichomes are rare. The first type is only present on the abaxial leaf surface of *Leiboldia serrata* and the second has been observed on the corolla lobes of *Leiboldia serrata*, *Lepidonia lankesteri* and *Lepidonia wendtiana*. However, filiform trichomes have been found on the leaf abaxial surface of *Vernonia bolleana* Sch. Bip., *V. larsenii* B.L. King & S.B. Jones, and *V. lindheimeri* A. Gray & Engelm. (Redonda-Martínez *et al.*, 2012).

Twin hairs are rare in the Leiboldiinae. They have been observed only on the cypselae of two species: *B. coulteri* and *Leiboldia guerreroana*, and in the latter species, they occur only at the apex. This is in contrast to what is observed in most Asteraceae species; even Bremer (1987) considers this feature a synapomorphy of the subfamily Asteroideae, recognized as the most diverse subfamily within the Asteraceae (Funk *et al.*, 2009). The occurrence of twin hairs on the phyllaries (Fig. 3B) and on the apical portion of the cypselae of *Leiboldia guerreroana* is remarkable (Fig. 3D). Their occurrence on the phyllaries appears strange because they are mostly present on the cypselae; however, they also have been observed on the corollae of some Mutisieae (Sancho and Katinas, 2002). Therefore, it would not be surprising to find them on other organs in Asteraceae members, as was the case in some Mexican species. This work is the first to document this trichome type outside of the cypselae in the tribe Vernonieae.

Flagelliform trichomes occurred in seven species. These are common on the phyllaries of six species, on the leaf abaxial surface of four species, and on both leaf surfaces in three species: *B. coulteri*, *Leiboldia guerreroana* and *S. congestiflorus* (Table 2). Previously, Cabrera (1944) observed similar trichomes on the abaxial leaf surface of *Acilepidopsis echitifolia* (Mart. ex DC.) H. Rob., *Lessingianthus mollisimus* (D. Don. ex Hook. & Arn.) H. Rob., *Lessingianthus sellowii* (Less.) H. Rob., *Stenocephalum megapotamicum* (Spreng.) Sch. Bip., *Vernonanthura chamaedrys* (Less.) H. Rob., *V. chaquensis* (Cabrera) H. Rob., *V. cupularis* (Chodat) H. Rob. and *V. lorentensis* (Hieron.) H. Rob. In African species of *Vernonia* flagelliform trichomes have been found on the leaf abaxial surface of *Vernonia comorinensis* W.W. Sm. and *V. gossypina* Gamble (Narayana, 1979).

Four species have the same eglandular multicellular trichome diversity on both leaves and phyllaries. *Lepidonia callilepis* and *Lepidonia jonesii* have uniseriate trichomes with acicular apical cells similar to those described by Cabrera (1944) on the leaves of *Chrysolea flexuosa* (Sims) H. Rob., *C. platensis* (Spreng.) H. Rob., *C. verbascifolia* (Less.) H. Rob., *Elephantopus mollis* Kunth, *Lepidaploa balansae* (Hieron.) H. Rob., *Lessingianthus rubricaulis* (Humb. & Bonpl.) H. Rob., *Pseudelephantopus spiralis* (Less.) Cronq., *Vernonanthura pinguis* (Griseb.) H. Rob., and *Vernonia echioides* Less. Narayana (1979) found similar trichomes on phyllaries and corolla lobes of *Acilepis divergens* (Roxb.) H. Rob. & Skvarla. However, *Lepidonia corae* and *L. salvinae* have similar trichome diversity on leaves and phyllaries, including uniseriate trichomes with 2-4 basal cells and a subulate apical cell; they are similar to those recorded by Redonda-Martínez *et al.* (2012) on the leaf abaxial surface of several Mexican species of *Vernonanthura* and *Vernonia*. The same trichome types were recorded by Narayana (1979) in *Acilepis dalzelliana* (J.R. Drumm & Hutch.) H. Rob., *Vernonia bourneana* W.W. Sm., *V. monosis* Benth. ex C.B. Clarke, and *V. shevaroyensis* Gamble.

The uniseriate trichome with eight basal cells and a subulate apical cell is present on the leaf adaxial surface of four species: *Leiboldia guerreroana*, *Lepidonia mexicana*, *S. congestiflorus* and *S. pooleae*. In the last three species the apical cell is curved. In *Lepidonia mexicana* these trichomes are also present on the abaxial surface (Table 2). Similar trichomes

have been reported on the leaves of *Vernonia bourneana* and *V. sheravoyensis* (Narayana, 1979), and *Gymnanthemum amygdalinum* (Lolis and Milaneze-Gutierre 2003), although these authors interpreted them as glandular.

Glandular trichomes are common in all Leiboldiinae members, either on vegetative organs or on the corolla lobes and the tube. Glands are common on the leaf adaxial surface of all species except *Lepidonia lankesteri*. On the leaf abaxial surface, they are absent only in *B. coulteri* and *Leiboldia guerreroana*. On the phyllaries, they are absent only in *Leiboldia guerreroana*. Except for *Lepidonia corae*, all 11 species other have glandular trichomes on the corolla lobes and the tube. On the cypselae, they are observed only in *B. coulteri*, distributed on the ribs, intermingled with twin trichomes. Additionally, we recorded for the first time glandular trichomes on the basal portion of the cypselae of *Leiboldia*. It is important to note the occurrence of glandular trichomes on the *Leiboldia* cypselae; formerly they were considered glabrous, perhaps because of the lack of detailed study of their surfaces. The occurrence of glandular trichomes on the cypselae is a common feature in the tribe Vernonieae; Redonda-Martínez (2006) documented their presence as solitary glands (formerly cited as peltate trichomes) in *Vernonanthura hintoniorum* (B.L. Turner) H. Rob., *V. liatroides* (DC.) H. Rob., *Vernonia alamanii* DC., *V. bealliae* McVaugh, *V. karvinskiana* DC. subsp. *inuloides* (DC.) S.B. Jones, *V. karvinskiana* subsp. *karvisnkiana*, and *V marginata* (Torr.) Raf. Likewise, these types of glandular trichomes were reported on the cypselae of *Critoniopsis macvaughii* (S.B. Jones) H. Rob. (as globose bilobed trichomes by Redonda-Martínez and Villaseñor, 2009), *Gymnanthemum amygdalinum* (Delile) Sch. Bip., and *Rolandra fruticosa* (L.) Kuntze (Ml'Khi-R.Ike and Norderstam, 2012). In other species, glandular trichomes are mixed with twin hairs; Redonda-Martínez (2006) recorded this in *Vernonanthura cordata* (Kunth) H. Rob., *V. oaxacana* (Sch. Bip. ex Klatt) H. Rob., *V. serratuloides* (Kunth) H. Rob., *Vernonia greggii* A. Gray, and *V. lindheimeri* A. Gray & Engelm. The same mixture of trichomes was observed in *Critoniopsis tomentosa* (Lex.) H. Rob. (Redonda-Martínez and Villaseñor, 2009) and in South American or the Old World species (Ml'Khi-R.Ike and Norderstam, 2012), as in *Baccharoides anthelmintica* (L.) Moench, *Centrapalis kirkii* (Oliv. & Hiern) H. Rob., *Cyanthillium cinereum* (L.) H. Rob., *Cytocymura scorpioides* (Lam.) H. Rob., *Linzia melleri* Oliv. & Hiern, *Orvibestus karaguensis* (Oliv. & Hiern) H. Rob., *Polydora bainesii* (Oliv. & Hiern) H. Rob., *P. poskeana* (Vatke & Hildebr.) H. Rob., *Vernonanthura divaricata* (Spreng.) H. Rob., *Vernonia colorata* (Will.) Drake subsp. *colorata*, and *V. petersii* Oliv. & Hiern.

Conclusions

This study supports the importance of trichomes as a character with taxonomic value that helps separate closely related species of the subtribe Leiboldiinae, especially when this character is combined with additional morphological features and distributional data. Moreover, trichomes have diagnostic value at different hierarchical levels; for example, the glands on the cypselae just above the carpodium in *Leiboldia* or the presence of twin hairs on the phyllaries of *Leiboldia guerreroana* which distinguish this species from *Leiboldia serrata*, and the occurrence of flageliform trichomes on the abaxial surface differentiates *S. congestiflorus* of *S. pooleae*.

Literature cited

- Adedeji, O. and O. A. Jewoola. 2008. Importance of leaf epidermal characters in the Asteraceae Family. *Notul. Bot. Horti Agrobot. Cluj-Napoca Inst. Agron. Dr. Petru Groza* 36: 7-16.
- Andrade-Wagner de, M., B.F.P. Leouille, C. Moriani Siniscalchi, G.F. Melo-de-Pinna, and J.R. Pirani. 2014. Diversity of non-glandular trichomes in subtribe Lychnophorinae (Asteraceae: Vernonieae) and its taxonomic implications. *Pl. Syst. Evol.* 300: 1219-1233.
- Bremer, K. 1987. Tribal interrelationships of the Asteraceae. *Cladistics* 3: 210-253.
- Bremer, K. and R.K. Jansen. 1992. A new subfamily of Asteraceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 79: 414-415.
- Cabrera, A.L. 1944. Vernoneas argentinas. *Darwiniana* 6: 19-379.
- Carlquist, S. 1957. Leaf anatomy and ontogeny in *Argyroxiphium* and *Wilkesia* (Compositae). *Amer. J. Bot.* 44: 696-705.
- Carlquist, S. 1958. Structure and Ontogeny of Glandular Trichomes of Madinae (Compositae). *Amer. J. Bot.* 45: 675-682.
- Carlquist, S. 1959a. The leaf of *Calycadenia* and its glandular appendages. *Amer. J. Bot.* 46: 70-80.
- Carlquist, S. 1959b. Glandular structures of *Calycadenia* and their ontogeny. *Amer. J. Bot.* 46: 300-308.
- Esau, K. 1976. *Anatomía Vegetal*. Omega. Barcelona. 779 p.
- Fahn, A. 1988. Secretory tissues in vascular plants. *New Phytol.* 108: 229-257.
- Faust, W.Z. and Jones, S.B., Jr., 1973. The systematic value of trichome complements in a North American group of *Vernonia* (Compositae). *Rhodora* 75: 517-528.
- Font Quer, P. 2001. *Diccionario de Botánica*. 2nd ed. Península. Barcelona. 1244 p.
- Funk, V.A., J.B. Randall, S.C. Keeley, R. Chan, L. Watson, B. Gemeinholzer, E. Schilling, J.L. Panero, B. G. Baldwin, N. García-Jacas, A. Sussana, and R. K. Jansen. 2005. Everywhere but Antarctica: Using a supertree to understand the diversity and distribution of the Compositae. *Biol. Skr.* 55: 343-373.
- Funk V.A., A. Sussana, T.F. Stuessy and H. Robinson. 2009. Classification of Compositae, pp. 171-189. In Funk, V.A., A. Sussana, T.F. Stuessy, and R.J. Bayer (eds). *Systematics, Evolution and Biogeography of the Compositae*. IAPT. Vienna.
- Hunter, G.E. 1967. Chromatographic documentation of interespecific hibridization in *Vernonia*: Compositae. *Amer. J. Bot.* 54: 473-477.
- Hunter, G.E. and D.E. Austin. 1967. Evidence from trichome morphology of interspecific hybridization in *Vernonia*: Compositae. *Brittonia* 19: 38-41.
- Keeley, S.C. and H. Robinson. 2009. Vernonieae, pp. 439-469. In Funk, V.A., A. Sussana, T.F. Stuessy y R.J. Bayer (eds). *Systematics, Evolution and Biogeography of the Compositae*. IAPT. Vienna.
- King, R.M. and H. Robinson. 1972. Studies in the Eupatorieae (Asteraceae) LXXXVII. The genus *Alomia*. *Phytologia* 24: 108-111.
- King, B.L. and S.B. Jones. 1975. The *Vernonia lindheimeri* complex (Compositae). *Brittonia* 24: 74-86.
- Lolis, M.I.G.A. and M.A. Milaneze-Gutierrez. 2003. Morfo-anatomia das folhas de *Vernonia condensata* Baker (Asteraceae) o "figatil". *Rev. Brasil. Farmacogn.* 13(Supl.): 68-71.
- Metcalfe, C. R. and L. Chalk. 1988. *Anatomy of the Dicotyledons*, 2nd ed. Vol. 1. Clarendon

Press, Oxford. 276 p.

- Mukherjee, S.K. y B. Nordenstam. 2012. Diversity of trichomes from mature cypselar surface of some taxa from basal tribes of Compositae. *Compositae Newslett.* 50: 78-125.
- Narayana, B.M. 1979. Taxonomic value of trichomes in *Vernonia* Schreb. (Asteraceae). *Proc. Indian Acad. Sci. B.* 88: 347-357.
- Redonda-Martínez, R. 2006. Delimitación taxonómica de *Vernonia* Schreb. (Familia Asteraceae, Tribu Vernonieae) y géneros afines en México. Bachelor thesis. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Redonda-Martínez, R. and J.L. Villaseñor-Ríos. 2009. Asteraceae, Tribu Vernonieae. In R. Medina-Lemos, J.G. Sánchez-Ken, A. García-Mendoza, S. Arias-Montes (eds.). *Fl. del Valle de Tehuacán-Cuicatlán* 72: 1-23.
- Redonda-Martínez, R. and J.L. Villaseñor-Ríos. 2014. *Stramentopappus congestiflorus* (Asteraceae: Vernonieae: Leiboldiinae) a new species from Oaxaca, Mexico. *Rev. Mex. Biodivers.* 85: 1-8.
- Redonda-Martínez, R., J.L. Villaseñor, and T. Terrazas. 2012. Trichomes diversity in Vernonieae of Mexico I: *Vernonanthura* and *Vernonia* (Vernoniinae). *J. Torrey Bot. Soc.* 139: 235-247.
- Robinson, H. 1999. Generic and subtribal classification of American Vernonieae. *Smith. Contr. Bot.* 89: 1-116.
- Robinson, H. 2009. An introduction to micro-characteres of Compositae, p. 89-100. In Funk, V. A., A. Sussana, T. F. Stuessy, and R. J. Bayer (eds.) *Systematics, Evolution and Biogeography of the Compositae*. IAPT. Vienna.
- Sancho, G. and L. Katinas. 2002. Are the trichomes in the corollas of Mutisieae really twin hairs? *Bot. J. Linn. Soc.* 140: 427-433.
- Theirs, B. (continuously updated). *Index Herbariorum: a global directory of public herbaria and associated staff*. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <http://sweetgum.nybg.org/ih/>; last access 19 Feb 2014.
- Villaseñor, J. L., G. Ibarra, and D. Ocaña. 1998. Strategies for the Conservation of Asteraceae in Mexico. *Conserv. Biol.* 12: 1066-1075.

Appendix 1. Examined herbarium specimens of Leiboldiinae deposited mainly in MEXU.

Bolanosa coulteri A.Gray, Smithson. *Contrib. Knowl.* 3: 82. 1850. **Jalisco.** Mpio. Jocotepec. 3 km O de El Molino sobre la carretera a Guadalajara, *J.L. Panero 2438* (IEB, MEXU); near El Molino (about 25 mi SW of Guadalajara), overlooking Acatlán and the basin of Laguna de Atotonilco, *R. McVaugh 13303* (MEXU, MICH). **Michoacán.** Mpio. Uruapan. W-facing slopes of Cerro de Carboneras, above the Río Cupatitzio, 22 km S of Uruapan, *R.M. King and T.R. Soderstrom 4830* (MEXU). **Nayarit.** Mpio. Nayar. Arroyo El Fraile, SE de La Mesa del Nayar, *P. Tenorio L. and G. Flores F. 16635* (MEXU). **Zacatecas.** Mpio. Juchipila. O de Pueblo Viejo. Sierra de Morones. Cerro Piñones, camino de herradura al rancho de Lorenzo Magallanes, *J.J. Balleza and M. Adame G. 9676* (MEXU); camino al rancho de Antonio Benavides, *J.J. Balleza and M. Adame G. 11444* (MEXU). **Leiboldia guerreroana** (S.B.Jones) H. Rob., *Phytologia* 87: 82. 2005. **Guerrero.** Mpio. Chilpancingo de los Bravo. 0.3 km en línea recta NO del túnel Agua de Obispo, Autopista del Sol, *R. Redonda M. et al., 634* (MEXU). **Oaxaca.** Dto. Putla. Mpio. San Andrés Cabecera Nueva. 2.43 km en línea recta N de Guadalupe Río Grande, *R. Redonda M. et al. 738* (MEXU). **Leiboldia serrata** (D.Don) Gleason, *Bull. New York Bot. Gard.* 4: 164. 1906. **Hidalgo.** Mpio. Molango de Escamilla. km 122.7 carr. Pachuca-Tampico, 150 m NE, *R. Mayorga S. and O. Alcántara A. 470* (FCME, MEXU). 20.2 mi NE of Jacala on route 85 towards Tamazunchale, *J.A. Soule and L.A. Prather 2919* (MEXU). **Oaxaca.** Dto. Cuicatlán. Mpio. San Juan Bautista Cuicatlán. San Juan Coyula. Antena de comunicación, 200 m de la carretera a Pápalos, *C.A. Cruz E. and G. Juárez G. 3031* (MEXU). **Puebla.** Mpio. Yoanáhuac. 13 km N de Tlatlauquitepec, *J.L. Contreras J. 4223* (HUAP, MEXU). Mpio. Hueyapan. 4 km N de Tetelilla, *J.L. Contreras J. 4485* (HUAP, MEXU). **Querétaro.** Mpio. Jalpan de Serra. 4-5 km SE de La Parada, *B. Servín 604* (IEB, MEXU). Mpio. Pinal de Amoles. 2 km NE de San Pedro El Viejo, *E. Carranza 3031* (IEB, MEXU). **Veracruz.** Mpio. Huayacocotla. Camino a Rancho Nuevo, *R. Hernández M. 1474* (MEXU). Mpio. Jilotepec. Loc. 0.5 km en línea recta NO de El Esquilón, Colonia Miravalles, El rancho de Juquila, Las Rocas, *R. Redonda M. and C.H. Ramos A. 745* (MEXU). Mpio. Misantla. 0.6 km O de Villa Nueva, camino a Bella Unión, *E. Martínez S. et al. 42662* (MEXU); 1.25 km E de Villa Nueva, camino a Landero y Coss, *E. Martínez S. et al. 42669* (MEXU). Mpio. Orizaba. Cerro del Borrego, above Orizaba, *C.G. Pringle 6085* (ENCB, MEXU). **Lepidonia callilepis** (Gleason) H. Rob. & V.A.Funk, *Bot. Jahrb. Syst.* 108: 225. 1987. **Guerrero.** Mpio. Atoyac de Álvarez. 7.6 km NE de Nueva Delhi, *R. Redonda M. et al. 673* (MEXU); 28 km NE de El Paraíso, *J.C. Soto N. 11795* (MEXU). Mpio. Petatlán. 1 km de La Guayabera, *J.C. Soto N. et al. 12246* (MEXU). **Oaxaca.** Dto. Miahuatlán. Mpio. San Jerónimo Coatlán. 7 km NE del campamento maderero Cerro Sol, sobre la brecha a Progreso, *A. Campos V. 2764* (MEXU). Dto. Putla. Mpio. San Andrés Cabecera Nueva. 2.43 km en línea recta N de Guadalupe Río Grande *R. Redonda M. et al. 737* (MEXU); 2.52 km en línea recta N de Guadalupe Río Grande, *R. Redonda M. et al. 740* (MEXU). **Lepidonia corae** (Standl. & Steyermark) H. Rob. & V.A.Funk, *Bot. Jahrb. Syst.* 108: 225. 1987. **Guatemala. San Marcos.** Between town of Tajumulco and Tecutla, (9 mi S and W of Tajumulco), NW slopes of Volcán Tajumulco, *Steyermark 36787* (F); Esquipulas Palo Gordo, *L. García and R. Galicia 7* (BIGU). **Lepidonia jonesii** (B.L.Turner) H. Rob. & V.A. Funk, *Bot. Jahrb. Syst.* 108: 225. 1987. **Oaxaca.** Dto. Ixtlán. Mpio. Santiago Comaltepec. Cerro Redondo, *R. López L. and G.J. Martin 608* (MEXU, US); 1 km al S de Vista Hermosa, carr. Tuxtepec-Ixtlán, *P. Tenorio L. et al. 3397*

(MEXU). Dto. Mixe. Mpio. Totontepec Villa de Morelos. 2-3 km S de Totontepec sobre la carretera a Mitla, *J.L. Panero and A. Campos V. 2768* (MEXU). Dto. Villa Alta. 7 km de la desviación a San Andrés Yaa, SE de Villa Alta, *R. Cedillo T. 1200* (MEXU). Oaxaca. 23 mi S of Valle Nacional, Highway 175, *J.M. Poole et al, 1273* (MEXU, TEX). 22-26 mi fron Valle Nacional on Tuxtepec-Oaxaca (highway 175), *C.A. Todzia et al. 2835* (MEXU, US). ***Lepidonia lankesteri*** (S.F.Blake) H. Rob. & V.A.Funk, *Bot. Jahrb. Syst.* 108: 225. 1987. **Costa Rica.** Cartago. Reserva Tapantí, *L. Gómez 18742* (MEXU); Parque Nacional Tapantí, sendero La Pava, *V. Nilsson et al. 170* (F); Cantón de Paraíso Parque Natural Tapantí. Cuenca del Reventazón 0.5 km, después del Mirador, *A. Rodríguez and S. Salas 2385* (F); On the steep slopes above the Río Grande de Orosi along a stretch of 9.3 km beginning 3 km from bridge at Tapantí, *R.L. Wilbur et al. 22301* (US). San José. 6.8 km W of El Empalme on the Carretera Interamericana, *J.R. Grant and J.R. Rundell 1655* (US); Camino Nuevo de La Estrella a Copey, *M. Valerio 1101* (F). ***Lepidonia mexicana*** (Less.) H. Rob. & V.A.Funk, *Bot. Jahrb. Syst.* 108: 225. 1987. **Puebla.** Mpio. Teziutlán. Río Frío, 12 km al N de Teziutlán, carretera a Nautla, *P. Tenorio L. 15080* (MEXU); Arroyo Frío, *F. Ventura A. 17657* (IEB, MEXU). **Veracruz.** Mpio. Juchique de Ferrer. Santa Rita, Sierra Chiconquiaco, *L.I. Nevling and A. Gómez P. 575* (MEXU). Mpio. Misantla. 3.18 km SSE de Pueblo Viejo, camino a Manuel Gutiérrez Nájera, *E. Martínez S. et al. 42655* (MEXU). ***Lepidonia salvinae*** (Hemsl.) H. Rob. & V.A.Funk, *Bot. Jahrb. Syst.* 108: 225. 1987. **Chiapas.** Mpio. Cintalapa. Rancho Alegre, camino Cintalapa-Cal y Mayor, *E. Martínez S. and M.S. Samain 42608* (MEXU). Mpio. Cacahoatán. 5 km SSE de Agua Caliente, *E. Martínez S. et al. 42629* (MEXU), *E. Martínez S. et al. 42630* (MEXU). Mpio. Huixtla. Cafetal Irlanda, *W. Boege 1134* (MEXU); Piedra de Huixtla, *E. Matuda 18604* (F, MEXU). Mpio. Motozintla. Near Niviquil at the junction with a small side ridge to Cerro Boquerón, *D.E. Breedlove 42800* (ENCB, F, MEXU); Ridge NE of Cerro Boquerón, on road from El Rosario to Niquivil, *D.E. Breedlove 42800* (MEXU, TEX). Mpio. Unión Juárez. San Antonio, *E. Ventura and E. López 9982* (MEXU, XAL). ***Lepidonia wendtiana*** (B.L.Turner) Redonda-Martínez & Villaseñor, *Rev. Mex. Biodivers.* 84: 984. 2013. **Oaxaca.** Mpio. Santa María Chimalapa. Cabecera del Río Solozúchil, Arroyo Garrobo, Sierra Tres Picos, *P. Tenorio L. 19322* (MEXU). ***Stramentopappus congestiflorus*** Redonda-Martínez & Villaseñor, *Rev. Mex. Biodivers.* 85: 2. 2014. **Oaxaca.** Dto. Ixtlán. Sierra de Juárez, camino de Calpulalpan a Talea, 2.5 km N de la desviación a Yalina, *D.H. Lorence and R. Cedillo T. 4221* (MEXU); NE del río Natividad, *S. Figueroa B. and F.Y. Guzmán R. 671* (MEXU). ***Stramentopappus pooleae*** (B.L.Turner) H. Rob. & V.A.Funk, *Bot. Jahrb. Syst.* 108: 227. 1987. **Oaxaca.** Dto. Ixtlán. Mpio. Ixtlán de Juárez. 13 km N de La Esperanza, *A.J. García M. et al. 3039* (MEXU). 15 km N de Comaltepec, *R. Cedillo T. and D.H. Lorence 625* (MEXU). Mpio. San Felipe Usila. 10.5 km en línea recta S de Santa Cruz Tepetotutla, *G. Ibarra M. et al. 3964* (IEB, MEXU, XAL); 8.1 km en línea recta S (179°) de Santa Cruz Tepetotutla, *A. Rincón G. et al. 259* (MEXU). 10-13 km S de La Esperanza, carretera Oaxaca-Tuxtepec, *J.L. Villaseñor and O. Téllez V. 457* (MEXU). Along Hwy 175 between Valle Nacional and Oaxaca, 2.3 mi below summit of Cerro Pelón, 32.1 mi NNE of Ixtlán de Juárez, *T.B. Croat and D.P. Hannon 65621* (MEXU).

Appendix 2. Full list of herbaria that were consulted to revise the Leiboldiinae subtribe specimens, a list of herbaria accompanied by the traditional symbol used in citations follows the Index Herbariorum (Thiers, 2014).

ENCB Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional, Distrito Federal, México.

F Chicago Natural History Museum, Chicago, United States.

FCME Herbario de la Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Distrito Federal, México.

IEB Instituto de Ecología A.C. Centro Regional del Bajío, Pátzcuaro, Michoacán, México.

MEXU Herbario Nacional de Mexico, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Distrito Federal, México.

MO Missouri Botanical Garden, Saint Louis Missouri, United States.

TEX University of Texas, Austin, Texas, United States.

US National Herbarium, Smithsonian Institute, Washington D.C., United States.

XAL Instituto de Ecología A.C. Xalapa, Veracruz, México.

Table 1. E glandular unicellular trichomes occurring on vegetative and reproductive organs of Leiboldiinae species. Ab = Leaf abaxial surface; Ph = phyllaries; Cl = corolla lobes; - = absent.

Species	Pappillae	Conic	Filiform
<i>Bolanosa coulteri</i>	-	Cl	Ab
<i>Leiboldia guerreroana</i>	-	Cl, Ph	-
<i>Leiboldia serrata</i>	Cl	Cl, Ph	Ab, Ph
<i>Lepidonia callilepis</i>	-	-	-
<i>Lepidonia corae</i>	-	Cl, Ph	-
<i>Lepidonia jonesii</i>	-	-	-
<i>Lepidonia lankesteri</i>	Cl	-	-
<i>Lepidonia mexicana</i>	-	-	-
<i>Lepidonia salvinae</i>	-	Cl	-
<i>Lepidonia wendtiana</i>	Cl	-	-
<i>Stramentopappus congestiflorus</i>	-	Ph	-
<i>Stramentopappus pooleae</i>	-	Ph	-

Table 2. Eglanular multicellular trichomes occurring on vegetative and reproductive organs of Leiboldiinae species. Ab = leaf abaxial surface ; Ad = leaf adaxial surface; Ph = phyllaries; Cl= corolla lobes; Cp = cypsela; - = absent.

Species	Flagelliform	Uniseriate with an acute apical cell	Uniseriate with an acicular apical cell	Uniseriate with 2-4 basal cells and a subulate apical cell	Uniseriate with 8 basal cells and a subulate apical cell	Twin hairs
<i>Bolanosa coulteri</i>	Ab, Ph	Ad	-	-	-	Cp
<i>Leiboldia guerreroana</i>	Ab, Ph	Ad	Ph	-	Ad	Cp, Ph
<i>Leiboldia serrata</i>	-	-	-	-	-	-
<i>Lepidonia callilepis</i>	-	-	Ad, Ab, Ph	-	-	-
<i>Lepidonia corae</i>	-	-	Ab, Ph	Ad, Ab, Ph	-	-
<i>Lepidonia jonesii</i>	-	-	Ad, Ab, Ph	-	-	-
<i>Lepidonia lankesteri</i>	Ph	-	-	Ad, Ab	-	-
<i>Lepidonia mexicana</i>	Ab	Ad, Ph	-	-	Ad, Ab	-
<i>Lepidonia salvinae</i>	-	-	Cl	Ad, Ab, Ph	-	-
<i>Lepidonia wendtiana</i>	Ph	-	-	Ad, Ab	-	-
<i>Stramentopappus congestiflorus</i>	Ab, Ph	-	-	-	Ad	-
<i>Stramentopappus pooleae</i>	Ph	-	-	-	Ad	-

Table 3. Occurrence of glandular trichomes on vegetative and reproductive organs of Leiboldiinae species (+ = present, - = absent).

Species	Leaf adaxial surface	Leaf abaxial surface	Phyllaries	Corolla lobes	Cypselae
<i>Bolanosa coulteri</i>	+	-	+	+	+
<i>Leiboldia guerreroana</i>	+	-	-	+	+
<i>Leiboldia serrata</i>	+	+	+	+	+
<i>Lepidonia callilepis</i>	+	+	+	+	-
<i>Lepidonia corae</i>	+	+	+	-	-
<i>Lepidonia jonesii</i>	+	+	+	+	-
<i>Lepidonia lankesteri</i>	-	+	+	+	-
<i>Lepidonia mexicana</i>	+	+	+	+	-
<i>Lepidonia salvinae</i>	+	+	+	+	-
<i>Lepidonia wendtiana</i>	+	+	+	+	-
<i>Stramentopappus congestiflorus</i>	+	+	+	+	-
<i>Stramentopappus pooleae</i>	+	+	+	+	-

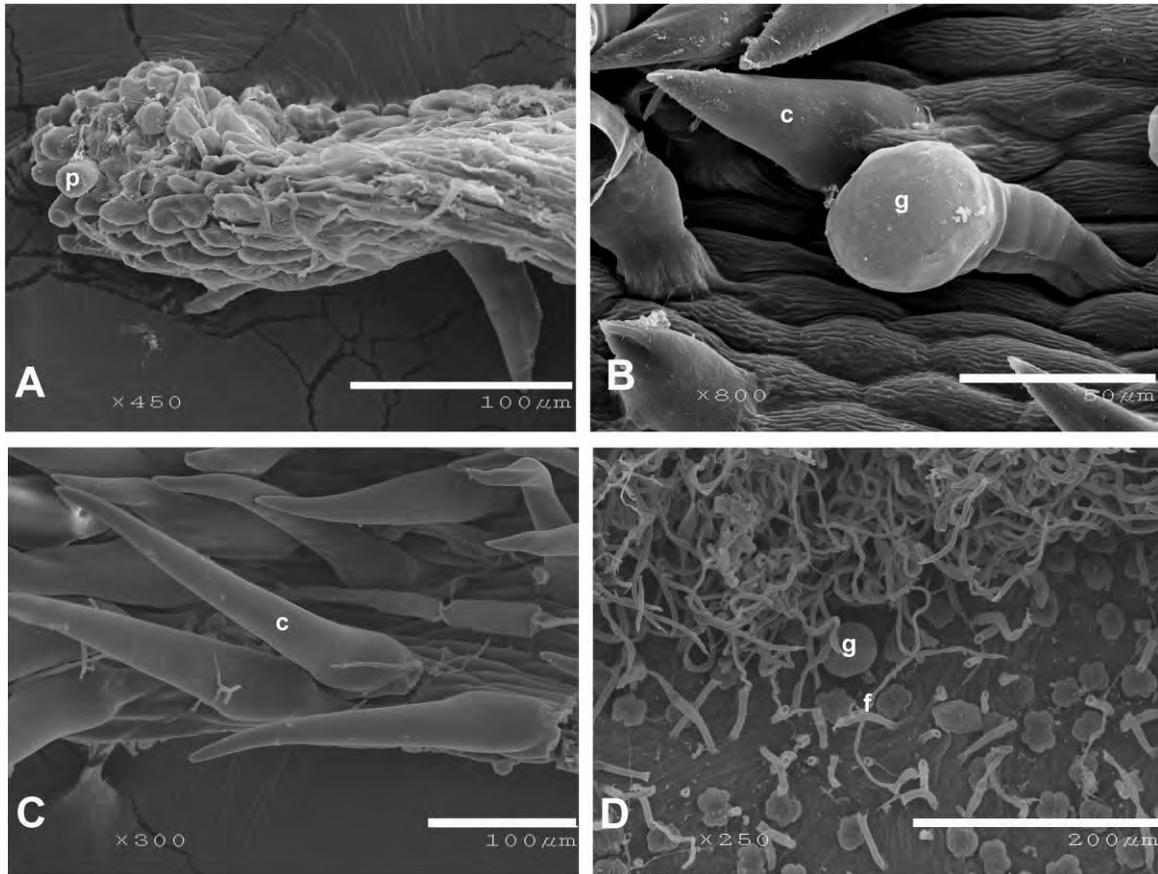


Figure 1. Glandular unicellular trichomes. A. Papillae on the corolla lobe of *Lepidonia lankesteri*. B. Conic trichomes on the corolla lobe of *Leiboldia serrata*. C. Conic trichomes on the corolla lobe of *Lepidonia corae*. D. Filiform trichomes on the leaf abaxial surface of *Leiboldia serrata*. (p = papilla, c = conic trichome, f = filiform trichome, g = gland).

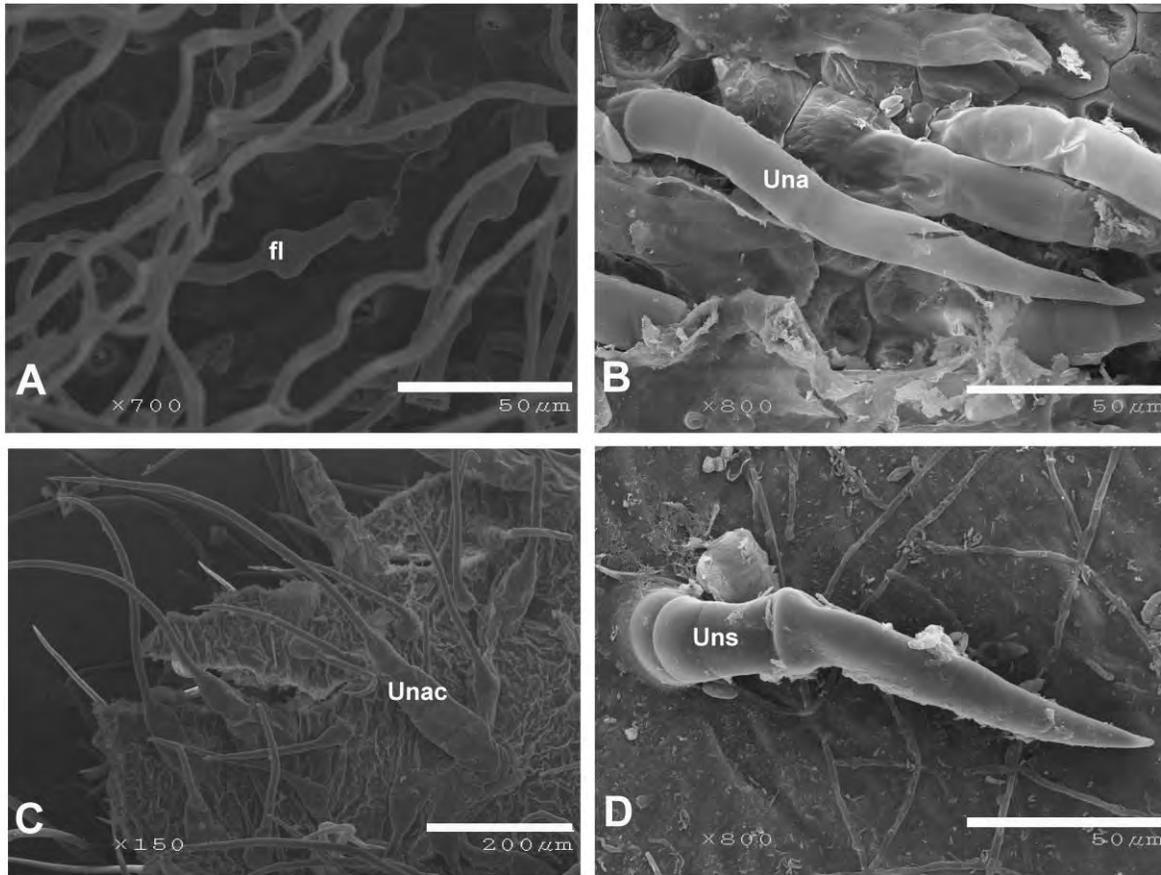


Figure 2. Glandular multicellular trichomes. A. Flagelliform trichomes on the adaxial surface of *Bolanosa coulteri* leaf. B. Uniseriate trichomes with acute apical cell on the phyllary of *Lepidonia mexicana*. C. Uniseriate trichomes with an acicular apical cell on the abaxial surface of the *Lepidonia callilepis* leaf. (fl = flagelliform trichomes; Una = uniseriate trichomes with an acute apical cell; Unac = uniseriate trichomes with an acicular apical cell; Uns = uniseriate trichomes with a subulate apical cell).

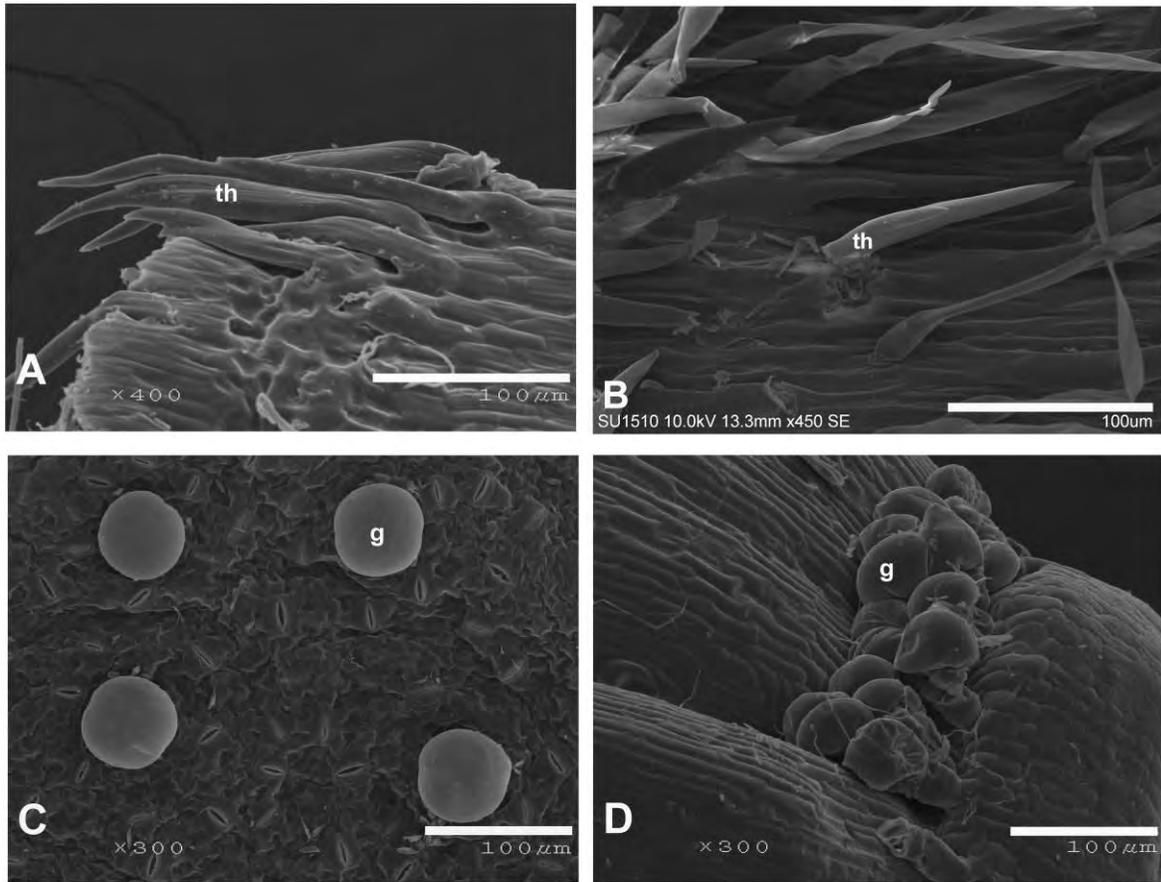


Figure 3. Eglandular and glandular multicellular trichomes. A-B. Twin hairs. A. Cypsel apex of *Leiboldia guerreroana*. B. Phyllary of *L. guerreroana*. C-D. Glands. C. Leaf abaxial surface of *Stramentopappus pooleae*. D. Cypsel base of *Leiboldia guerreroana*. (th = twin hairs, g = gland).

Capítulo I.2

Morfología floral de la subtribu Leiboldiinae (Vernonieae, Asteraceae) y otros taxones neotropicales

Rosario Redonda-Martínez^{1, 2*}

¹Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Av. Ciudad Universitaria 3000, C.P. 04360, Coyoacán, Distrito Federal, México.

²Departamento de Botánica, Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado postal 70-367, C.P. 04510, Coyoacán, Distrito Federal, México.

*Correspondencia: mrrm.unam@yahoo.com.mx

Resumen. Se analizan las principales características macromorfológicas y micromorfológicas de 13 especies de la subtribu Leiboldiinae y otros 15 taxones neotropicales de Vernonieae, para identificar microcaracteres con valor taxonómico en la delimitación subtribal, genérica y específica de taxones neotropicales. Los caracteres analizados se pusieron a prueba mediante un análisis cladístico basado en parsimonia que generó 14 cladogramas más parsimoniosos, en los cuales se recuperó la monofilia de Leiboldiinae y se identificaron caracteres diagnósticos para la subtribu y los géneros que la integran.

Palabras clave: microcaracteres, inflorescencia, corola, monofilia, Compositae.

Abstract. The main macromorphological and micromorphological features are analyzed in 13 species of the subtribe Leiboldiinae and other 15 species of Vernonieae, with the goal of identifying microcharacters with taxonomic value in subtribal, generic and specific delimitation of Neotropical taxa. The characters analyzed are tested by a cladistic analyses based on parsimony which generated 14 most parsimonious cladograms. Additionally, monophyly of Leiboldiinae was confirmed and diagnostic characters for the subtribe and its genera were identified.

Key words: microcharacters, inflorescence, corolla, monophyly, Compositae.

Introducción

La familia Asteraceae es la más diversa de las Angiospermas con 24000-30000 especies agrupadas en 1600-1700 géneros, 12 subfamilias y 43 tribus (Funk *et al.*, 2009a). Entre los caracteres que la distinguen destaca la presencia de numerosas flores, rara vez una o pocas, dispuestas sobre un receptáculo, formando un pseudanto (inflorescencia que semeja una flor, Weberling, 1992; Font Quer, 2001) denominado cabezuela o capítulo, el cual presenta desarrollo centripeto debido a su origen racemoso (Burt, 1977). El nombre conservado Compositae, utilizado frecuentemente para nombrar a la familia Asteraceae, alude al arreglo de las flores en la cabezuela, que a pesar de simular una flor, generalmente está formada por una gran cantidad de flores (Roque *et al.*, 2009).

Las flores que conforman la cabezuela están rodeadas por un involucro de brácteas denominadas filarios, las cuales simulan un cáliz y varían en textura (foliosa, cartácea o escariosa). Los filarios pueden ser libres o unidos parcial o totalmente, dispuestos en una (uniseriados), pocas (pauciseriados) o varias series (pluriseriados o multiseriados), imbricadas,

iguales, subiguales o conspicuamente graduales. A veces, el involucre presenta una serie externa, modificada en longitud, textura y número de brácteas, denominada cálculo (Bremer, 1994; Roque y Bautista, 2008; Roque *et al.*, 2009). El receptáculo puede presentar brácteas que envuelven parcial o totalmente cada flor y se conocen como páleas (Bremer, 1994; Font Quer, 2001; Roque y Bautista, 2008; Roque *et al.*, 2009), que son persistentes o deciduas, si el receptáculo las presenta se denomina paleáceo y cuando carece de ellas epaleáceo o desnudo.

Las flores de Asteraceae son gamopétalas, epíginas, con cáliz modificado en un vilano, rara vez ausente; los estambres son singenesios y representan el carácter diagnóstico de la familia. La corola de las flores presenta 6-7 formas básicas, dos actinomorfas: tubulares o tubular-filiformes y cuatro zigomorfas: bilabiadas (Mutisieae), pseudobilabiadas (Barnadesioideae), radios verdaderos (trilobados y tetralobados en Asteroideae, Liabae y Arctoteae) y liguladas (pentalobadas en Lactuceae) (Bremer, 1994). Dependiendo del tipo de flores que tengan las cabezuelas, se dividen en homógamas y heterógamas. Las cabezuelas homógamas están constituidas exclusivamente por flores tubulares, hermafroditas o pueden ser liguladas, cuando contienen únicamente flores liguladas, hermafroditas; en ambos casos las cabezuelas se denominan discoides. Las cabezuelas heterógamas, pueden ser radiadas o disciformes. En el primer caso, las flores radiadas, femeninas o neutras, se disponen en la periferia de la cabezuela, mientras que las flores del disco se localizan en el centro. Si la cabezuela es disciforme, las flores periféricas son filiformes, femeninas y las flores del disco, hermafroditas. Por lo general las cabezuelas se agrupan en inflorescencias secundarias o capitulescencias (Roque *et al.* 2009), terminales o axilares, adquiriendo formas cimosas, corimbiformes, racemiformes, paniculiformes, umbeliformes, espiciformes y rara vez se disponen en sinflorescencias (cabezuelas de cabezuelas), glomérulos o cabezuelas solitarias (Bremer, 1994; Anderberg *et al.*, 2007; Roque y Bautista, 2008; Roque *et al.*, 2009).

El androceo está conformado por cinco estambres epipétalos, singenesios, formando un tubo alrededor del estilo; los filamentos son libres, las anteras son ditecas, tetrasporangiadas, con dehiscencia longitudinal, introrsa. En ocasiones el filamento presenta un engrosamiento cilíndrico o balaustriforme en la zona apical (justo en el punto de inserción con la antera), conocido como collar de la antera o collar del filamento, el cual está formado por células con paredes engrosadas y de mayor tamaño respecto al resto de las células del filamento. El ápice de las anteras presenta apéndices apicales que difieren en forma, tamaño y textura; la base es calcarada cuando las tecas se prolongan por debajo del punto de inserción con el filamento y contienen tejido esporógeno (granos de polen) en toda su extensión (Bremer, 1994; Roque y Bautista, 2008; Roque *et al.*, 2009; Angulo y Dematteis, 2014), o bien, se conoce como ecalcarada, cuando las tecas carecen de proyecciones por debajo del punto de inserción con el filamento. Las anteras calcaradas se denominan caudadas cuando la proyección de la teca por debajo del punto de inserción con el filamento está constituida por células estériles (Robinson, 1983; Roque *et al.*, 2009).

El gineceo está compuesto por un ovario ínfero bicarpelar, unilocular, con placentación basal y un solo óvulo anátropo. El estilo está dividido apicalmente en dos ramas estigmáticas cortas (Barnadesieae, Cardueae y Mutisieae) o alargadas (Vernonieae y Eupatorieae), con ápices agudos o truncados. Las áreas estigmáticas cubren toda la superficie del estigma (Cichorioideae) o únicamente el margen (Asteroideae). Considerando el grado y disposición de la pubescencia en las ramas del estilo, se han reconocido al menos cuatro tipos de estilos: 1) vernonioides, con ramas pubescentes en toda su extensión, como en Cichorieae (Lactuceae), Liabae, Plucheeae y Vernonieae, 2) carduoides o cinarioides, con pubescencia en forma de

anillo por debajo del punto de bifurcación de las ramas, como en Cardueae y Arctoteae, 3) asteroides, con pubescencia únicamente en el ápice de las ramas agudas, como en Mutisieae y Asteroideae y 4) anthemoides o senecioides, que presentan pubescencia únicamente en el ápice de las ramas truncadas, como en Anthemideae y Senecioneae. Generalmente, la base del estilo, cilíndrica o bulbiforme, está inserta en un nectario anular bien desarrollado, esta asociación se conoce como estilopodio. La inserción de la base del estilo en el nectario puede ser total (Cardueae, Eupatorieae y Vernonieae), parcial (Heliantheae) o apical (Astereae y Senecioneae) (Roque y Bautista, 2008; Roque *et al.*, 2009).

La tribu Vernonieae incluye 21 subtribus, 118 géneros y aproximadamente 1050 especies, que se distribuyen principalmente en regiones tropicales (Keeley y Robinson, 2009). En México la tribu está representada por ocho subtribus, 19 géneros y 72 especies. Esta diversidad equivale a 38 % de las subtribus, 16.1 % de los géneros y 6.8 % de las especies de tribu en el mundo. Tres géneros son endémicos del país (*Bolanosa* A. Gray, *Leiboldia* Schldl. ex Gleason y *Stramentopappus* H. Rob. & V.A. Funk) y tres introducidos (*Cyanthillium* Blume, *Centratherum* Cass. y *Struchium* P. Browne). Con excepción de *Stokesia* L'Hér., que tiene cabezuelas heterógamas, los demás géneros presentan cabezuelas homógamas, discoides; agrupadas en inflorescencias corimbosas, espiciformes, tirsoideas, cimas escorpioideas o glomérulos, ocasionalmente presentan cabezuelas solitarias. Las flores son actinomorfas, tubulares, pentámeras, moradas, ocasionalmente rosadas o blancas y rara vez amarillas (*Gongrothamnus* Steetze ex Peters y *Distephanus* Cass.). Las anteras son calcaradas en la mayoría de los géneros, los estilos pilosos a lo largo de toda su extensión y el polen equinado, triaperturado, rara vez psilolofado (Jones 1977; Robinson, 1999; Keeley y Robinson, 2009).

Los trabajos enfocados a describir la morfología floral de Vernonieae son escasos; destacan aquellos que analizan las modificaciones en las inflorescencias (Gleason, 1923; Cabrera, 1944; Jones 1979; Robinson, 1999, Loeuille *et al.*, 2015); el valor taxonómico de los microcaracteres florales (Misra, 1972; Robinson, 1977, 1980, 1987a, 1987b, 1987c, 1988a, 1988b, 1988c, 1990, 1992, 1993, 1999; Ayodele, 1995; Isawumi, 1995; Isawumi *et al.*, 1996; Isawumi, 1999; Angulo y Dematteis, 2014) y algunas características de las cipselas (Pope, 1983; Robinson, 1999; Mukherjee y Nordenstam, 2012). Los objetivos de este trabajo son describir las características macro y micromorfológicas de las flores e inflorescencias de la subtribu Leiboldiinae e identificar por medio de un análisis cladístico, aquellos caracteres con valor taxonómico para reconocer otras subtribus y/o géneros de Vernonieae en el neotrópico.

Materiales y métodos

Se revisaron ejemplares herborizados de 28 especies neotropicales de Vernonieae, depositados en el Herbario Nacional de México (MEXU) ubicado en el Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, los datos de los ejemplares analizados pueden solicitarse directamente a la autora. Los taxones estudiados representan ocho subtribus, algunas cercanamente relacionadas con Leiboldiinae, cada subtribu está representada al menos por una especie de cada género, con excepción de Leiboldiinae, de la que se incluyeron 13 de las 14 especies que la integran porque no fue posible acceder al ejemplar de *Lepidonia paleata* S.F. Blake, que se conoce únicamente de la colección tipo. Adicionalmente, se realizó trabajo de campo principalmente en el sur de México para obtener material fresco de algunas especies y observar características *in vivo*. Asimismo, se hizo una minuciosa revisión de ejemplares depositados en otras colecciones científicas en México (CIB, CIIDIR, ENCB, FCME, IEB, XAL, XALU), y con préstamos de colecciones extranjeras (BIGU, CTES, F, MO, TEX, US).

Los principales caracteres que se identificaron fueron el tipo de inflorescencia, paracladio; forma y número de series del involucro, forma de los filarios, número y color de las flores, forma de la base y ápice de las anteras, pubescencia del estilo y estigma, así como la forma de la base del estilo.

Los filarios se lavaron e hidrataron con agua caliente durante 2 h, posteriormente se deshidrataron en una serie sucesiva de alcoholes, en concentraciones de 30% hasta 70%, con cambios cada 2 h. Para eliminar la mayor cantidad de impurezas, las muestras en alcohol 70%, se colocaron en microtubos y se agitaron en un vórtex durante 5 intervalos de 2 min c/u. Posteriormente, se continuó con el proceso de deshidratación hasta alcohol absoluto.

Las flores se hidrataron con Aerosol/OT, durante 3-5 min, posteriormente se realizaron disecciones, la corola, el androceo y el estilo, se lavaron en una caja petri con agua corriente durante 5-10 min. Las estructuras florales se colocaron en un portaobjetos con dos gotas de gelatina glicerizada, como medio de montaje, para elaborar laminillas semipermanentes y se cubrieron con un cubreobjetos. Las laminillas se dejaron secar por 7-10 días y se observaron en un microscopio óptico Zeiss Axioplan. Las flores analizadas al microscopio electrónico de barrido, se hidrataron y disectaron como se describió anteriormente; luego se lavaron con agua corriente durante 2 h, posteriormente se deshidrataron en una serie sucesiva de alcoholes desde 30% hasta alcohol absoluto con cambios cada 2 h.

Las flores y los filarios en alcohol absoluto se llevaron a punto crítico con CO₂, con una pureza de 99.8 %, en un secador Emitech K850. Las estructuras ya deshidratadas se colocaron en cinta de carbón doble adherente, sobre un portamuestras, se cubrieron con una capa de oro de 20 mÅ en un metalizador Quorum Q150R ES, durante 2 minutos, en dos ocasiones. Se observaron en un microscopio electrónico de barrido Hitachi-S-2460N o Hitachi SU1510 con voltaje de 10 kV a distintos aumentos y se tomaron las fotografías correspondientes.

La terminología utilizada para describir el tipo de paracladio y la agrupación de las cabezuelas en inflorescencias compuestas, secundarias, está basada en el trabajo de Weberling (1992). Los términos botánicos aplicados para describir la forma del involucro y los filarios, la base y el ápice de las anteras, se basan en los trabajos de Roque y Bautista (2008) y Roque *et al.* (2009). La descripción del tipo de indumento y los tricomas que lo conforman, sigue la terminología de Font Quer (2001), Narayana (1979) y Redonda-Martínez *et al.* (Capítulo 1.1). La descripción de la superficie de los pétalos se basa en la terminología de Barthlott (1981) y Koch *et al.* (2008, 2009) y los términos para describir la base del estilo son los utilizados por Sundberg (1985).

Los resultados de las observaciones se codificaron en una matriz de 30 taxones por 31 caracteres potencialmente informativos (Apéndice 1); con la finalidad de poner a prueba la monofilía de la subtribu Leiboldiinae y evaluar el valor taxonómico de los caracteres florales en la resolución de relaciones filogenéticas de Vernoniaceae. De los 30 taxa incluidos en la matriz, dos corresponden al grupo externo funcional (*Sinclairia deppeana* (Less.) Rydb. y *Liabum bourgeauii* Hieron., representantes de la tribu Liabeae, considerada el grupo hermano de Vernoniaceae (Keeley y Turner, 1990; Keeley y Jansen, 1994; Panero y Funk, 2008; Funk *et al.*, 2005, 2009b)), 15 al grupo externo (subtribus Centratherineae, Elephantopinae, Erlangeinae, Lepidaploinae, Piptocarphinae, Rolandrinae y Vernoniinae) y 13 al grupo interno (subtribu Leiboldiinae). La matriz se analizó con un método heurístico basado en parsimonia, utilizando Nona (Goloboff, 1999) en la interface de Winclada (Nixon, 2002), después de obtener los cladogramas más parsimoniosos, se generó el árbol de consenso estricto y se calcularon los estadísticos de *jackknife* y *bootstrap*.

Resultados

PARACLADIO. Se define como el eje lateral de una inflorescencia, que repite la estructura del eje principal (Weberling, 1992). En las especies analizadas, 23 presentan paracladios dicasiales; es decir, un pedúnculo con dos cabezuelas laterales y una cabezuela terminal, está última ausente en inflorescencias espiciformes. Cinco especies tienen paracladios monocasiales, constituidos por un pedúnculo con una cabezuela terminal o únicamente cabezuela laterales en cimas escorpioideas (Tabla 1).

INFLORESCENCIAS. Con excepción de *Centratherum punctatum* Cass., que presenta cabezuelas solitarias, en las especies restantes, las cabezuelas se agrupan en seis tipos de inflorescencias. 1) Corimbiformes presentes en 13 especies, 2) cabezuelas agrupadas en glomérulos en seis especies; 3) cabezuelas se agrupadas en cimas escorpioideas (*Cyrtocymura scorpioides* (L.) H. Rob., *Lepidaploa tortuosa* (L.) H. Rob. y *Vernonanthura patens* (Kunth) H. Rob.), 4) cabezuelas arregladas en inflorescencias espiciformes (*Pseudelephantopus spicatus* (Juss. ex Aubl.) Rohr y *Stenocephalum jucundum* (Gleason) H. Rob), 5) inflorescencias cimosas (*Cyanthillium cinereum* (L.) H. Rob. y *Harleya oxylepis* (Benth.) S.F. Blake) y 6) inflorescencias umbeliformes (*Vernonia alamanii* DC.). Las inflorescencias presentan posición terminal en 25 taxones y axilar en dos (*P. spicatus* y *S. jucundum*), mientras que en *Piptocarpha poeppigiana* (DC.) Baker, las inflorescencias presentan ambas posiciones (Tabla 1, Figura 1).

INVOLUCRO. Es el conjunto de brácteas que rodea a las flores de una cabezuela o capítulo (Font Quer, 2001; Roque y Bautista, 2008; Roque *et al.*, 2009). El involucre presenta diversas formas, siendo hemisférica la más común, al presentarse en 11 especies, la forma campanulada se encuentra en nueve, la turbinada en cuatro (*Elephantopus mollis* Kunth, *Harleya oxylepis* (Benth.) S.F. Blake, *P. spicatus* y *S. jucundum*), la urceolada en tres (*P. poeppigiana*, *S. cornifolia* y *V. patens*) y en *Vernonia bolleana* Sch. Bip., es turbinado-campanulada. El número de series que conforman el involucre varía de 1-7. Es 1-2 seriado en *S. cornifolia*, 2-seriado en *E. mollis* y *P. spicatus* (carácter que podría ser considerado diagnóstico para la subtribu Elephantopinae); 3-4 seriado en tres especies (*C. uniflora*, *Cyanthillium cinereum* (L.) H. Rob. y *C. scorpioides*), 4-5 seriado en tres taxones (*C. punctatum*, *S. jucundum* y *V. patens*), 5-6 seriado en 17 especies y 6-7 seriado en *Stramentopappus* siendo este rasgo un carácter diagnóstico del género (Tabla 2).

FILARIOS. Es un término utilizado para denominar a las brácteas involucrales de las cabezuelas de Asteraceae (Font Quer, 2001; Roque y Bautista, 2008; Roque *et al.*, 2009). En los taxones estudiados presentan variaciones en forma, duración e indumento. En nueve especies son oblongo-lanceolados, oblongos en ocho, linear-lanceolados en cuatro, lanceolados en dos (*C. scorpioides* y *H. oxylepis*), oblongo-elípticos en *C. uniflora*, oblongo-ovados en *P. poeppigiana* y cimbiformes en *S. cornifolia*. Por lo general el ápice es agudo-mucronato, excepto en *Lepidonia* S.F. Blake, cuyas brácteas involucrales tienen el ápice ampliamente ovado-mucronato, siendo este un carácter diagnóstico del género. Los filarios persisten en las cabezuelas maduras de 26 taxones, mientras que *C. uniflora* y *P. poeppigiana* tienen filarios deciduos (Tabla 2, Figura 2D-F).

INDUMENTO DE LOS FILARIOS. El indumento es el conjunto de tricomas, glándulas, escamas u otros derivados epidérmicos, que cubren la superficie de diversos órganos de las plantas (Font Quer, 2001). En los taxones analizados, se distinguen claramente cuatro tipos de indumento: lanoso, tomentoso, piloso y glandular; salvo en los casos que presentan una mezcla de dos tipos (glandular-piloso, tomentoso-glandular). El indumento lanoso está compuesto por tricomas flageliformes entrelazados uno con otro; el tomentoso por tricomas filiformes,

flageliformes o en forma de T, no entrelazados; el piloso por cinco tipos de tricomas eglandulares: cónicos, geminados, uniseriados con la célula apical aguda, uniseriados con la célula apical subulada y uniseriados con la célula apical acicular (Redonda-Martínez *et al.*, Capítulo 1.1). El indumento glandular está constituido por glándulas (Tabla 3).

El indumento de los filarios y las flores presenta tricomas con morfología similar, sus formas se describen en Redonda-Martínez *et al.* (Capítulo 1.1). Los tricomas cónicos se encuentran en seis especies (Figura 4B). Los tricomas geminados están presentes en tres especies: *L. guerreroana*, *L. tortuosa* y *V. alamanii* (Figura 4C). Los tricomas filiformes se presentan únicamente en *L. serrata* (Figura 4D). Los tricomas flageliformes están en seis taxones de Leiboldiinae (Figura 4E). Los tricomas uniseriados con la célula apical aguda, solo están en *L. mexicana* (Figura 4F). Los tricomas uniseriados con la célula apical subulada, están presentes en los filarios de siete taxones (Figura 4G). Los tricomas uniseriados, con la célula apical acicular 4-10 veces más larga que el conjunto de células basales, se encuentran en siete taxones (Figura 4A). Los tricomas en forma de T se encuentran en *V. lindheimeri* (Figura 4H).

Los tricomas glandulares son muy similares entre sí, el ápice está formado por dos células globosas y la base, por células rectangulares, dispuestas en pares, que permiten diferenciarlos. En los filarios se encuentran dos tipos. El tipo I tiene 2-3 pares de células basales y es común en las subtribus Centratherineae, Erlangeinae, Elephantopinae, Lepidaploinae, Piptocarphinae, Rolandriinae y en flores y filarios de Vernoniinae (Figura 4J). El tipo II tiene 3-4 pares de células basales y se solo se encuentran en la subtribu Leiboldiinae (Figura 4K).

CABEZUELAS. Todas las especies analizadas presentan cabezuelas homógamas, discoides. El número de flores varía desde una en *Critoniopsis uniflora* Sch. Bip. y *Spiracantha cornifolia* Kunth, hasta más de 80 en 12 especies de la subtribu Leiboldiinae (Tabla 4).

RECEPTÁCULO. Es la parte basal de la cabezuela, en la cual se insertan los filarios, las flores y frecuentemente las páleas (Roque y Bautista, 2008; Roque *et al.*, 2009). En 27 especies es epaleáceo o desnudo; solamente *Bolanosa coulteri* A. Gray presenta páleas y su presencia es un carácter diagnóstico del género (Tabla 4, Figura 2A-C).

VILANO. Es el cáliz modificado de las flores de Asteraceae, algunas dipsacáceas y valerianáceas (Roque *et al.*, 2009). En 25 especies estudiadas está conformado por cerdas capilares, *E. mollis* y *P. spicatus* presentan aristas, en *S. cornifolia*, está constituido por escamas y en *Harleya oxylepis* S.F. Blake el vilano está ausente, siendo un carácter diagnóstico del género. El vilano es 1-seriado en *Elephantopus*, *Pseudelephantopus* y *Spiracantha*, 2-seriado en 24 especies y 3-4 seriado en *Stramentopappus*, esta característica es diagnóstica del género. Con excepción de los géneros *Leiboldia*, *Lepidonia* y *Stramentopappus* (Leiboldiinae), en los que el vilano es deciduo, en los 17 taxones restantes es persistente. El vilano es blanco en 14 especies, pajizo en *Lepidonia* y *Stramentopappus* y morado en *Vernonia lindheimeri* (Tabla 4, Figura 3).

COLOR, FORMA E INDUMENTO DE LA COROLA. La corola es pentámera, actinomorfa, generalmente infundibuliforme. Es morada en 21 especies, blanca en cinco y rosada en dos (Tabla 4). El indumento se concentra principalmente en el ápice de los lóbulos de la corola; en la garganta y el tubo los tricomas son escasos. En los taxones analizados se distinguen dos tipos de indumento: piloso y glandular, además de una mezcla entre ellos; 21 especies tienen glándulas, tanto en los lóbulos como en el tubo, seis presentan únicamente tricomas eglandulares en los lóbulos y algunas glándulas en el tubo; *E. mollis* es el único taxón con corola completamente glabra (Tabla 5).

Las papilas son comunes en los lóbulos de la corola de 12 especies (Figura 4A). Los tricomas cónicos se encuentran en los lóbulos de la corola en cinco taxones (Figura 4B). *Cyanthillium cinereum* y *C. scorpioides* presentan tricomas uniseriados con la célula apical subulada (Figura 4G). *L. salvinae* y *S. cornifolia* tienen tricomas uniseriados con la célula apical acicular 8-10 veces más larga que el conjunto de células basales en los lóbulos de la corola (Figura 4A). Los tricomas estrellados están formados por una célula basal corta que sostiene a la célula apical en forman de estrella, con 5-7 brazos; se encuentran en la corola de *P. poeppigiana* (Figura 4I).

Las flores presentan tres tipos de tricomas glandulares, el tipo II descrito previamente, en las subtribus Erlangeinae, Lepidaploinae y Piptocarphinae. En el tipo III, la base está constituida por 5-6 pares de células basales; solo se observan en Leiboldiinae (Figura 4B). En el tipo IV, la base tiene 8-10 pares de células basales y se encuentran en *C. punctatum* (Figura 4L).

SUPERFICIE DE LOS PÉTALOS. Está conformada por células tetragonales, alargadas, en 26 especies y poligonales, alargadas, en dos (*Lepidonia lankesteri* (Hemsl.) H. Rob. & V.A. Funk y *H. oxylepis*). Las paredes anticlinales presentan tres tipos de ondulación, 1) en forma de S en 13 taxones, 2) rectangular (recta o irregular) en 10 y 3) en forma de V, en cinco. Las paredes periclinales son convexas en 24 especies y cóncavas en cuatro; la escultura primaria de las células epidérmicas es estriada en 16 taxones, plegada en seis, lisa en seis y pustulada en *Stramentopappus pooleae*. La diferencia entre pliegue y estría está dada por el grosor que presentan (estria $\leq 0.4 \mu\text{m}$, pliegue $\geq 0.8 \mu\text{m}$). En los taxones con pliegues o estrías, la orientación con respecto a la célula epidérmica es irregular en nueve, longitudinal en seis y transversal en cinco (Tabla 6, Figura 5).

ANDROCEO. Las principales diferencias en las anteras se presentan en los apéndices apicales, en 13 especies son lanceolados, deltados en 11, triangulares en dos y oblongo-trianguulares en dos; los apéndices apicales más cortos se encuentran en *E. mollis* (0.18-0.33 mm) y los más largos en *B. coulteri* (1.3-1.7 mm). Las anteras son calcaradas en 28 taxones, la forma de la base es sagitada en 27 y triangular en *P. poeppigiana*, que también es el único taxón con anteras caudadas. La base más corta se encuentra en *E. mollis* (0.23-0.40 mm) y la más larga en *Lepidonia callilepis* (Gleason) H. Rob. & V.A. Funk (1.84-2.22 mm) (Tabla 7, Figura 6).

GINECEO. El ovario es ínfero, el estilo es delgado, piloso en la parte externa desde el punto de bifurcación, los estigmas presentan pubescencia pilosa constituida por tricomas cónicos en la parte externa y papilas en la interna, 26 especies tienen papilas lageniformes; en *E. mollis* y *P. spicatus* son prismáticas rectangulares. La base del estilo presenta tres formas, 1) cilíndrica (16 especies), 2) bulbiforme (nueve especies) y 3) obcónica (dos especies). La inmersión del estilo en el nectario se encuentra relacionada con la forma de la base del estilo, que es total en 16 especies, parcial en dos y apical en nueve (Tabla 7, Figura 7).

RELACIONES FILOGENÉTICAS. El análisis cladístico generó 14 árboles igualmente parsimoniosos, con una longitud de 171 pasos, un índice de consistencia (CI) de 0.44 y un índice de retención (RI) de 0.62 (Figura 8). En el caso de Leiboldiinae, los géneros *Bolanosa* y *Leiboldia* son grupos hermanos, aunque carecen de sinapomorfías, *Stramentopappus* y *Lepidonia* son monofiléticos y grupos hermanos con una sinapomorfía. El cladograma de consenso estricto tiene una longitud de 189 pasos un CI de 0.41 y un RI de 0.56 (Figura 9). Los valores de soporte de las ramas con *jackknife* y *bootstrap* son bajos en la mayoría de los clados con excepción de la subtribu (Figura 10).

Discusión

Este trabajo muestra el primer estudio detallado de un grupo de asteráceas esencialmente mexicanas, en el que se analizan diversas estructuras florales en conjunto, como son las inflorescencias, los microcaracteres florales y las características de la superficie de las flores tubulares, que al parecer solo han sido estudiadas en *Baccharoides* (Isawumi *et al.*, 1996), aunque en flores radiadas y liguladas los estudios han sido más detallados (Baagøe, 1977; Koch *et al.*, 2013). Por otra parte, este es uno de los trabajos que aportan mayor información de microcaracteres florales en la subtribu Leiboldiinae. Estudios similares se han realizado en algunos géneros africanos de Vernonieae (Isawumi, 1999, excepto *Vernonia*), *Cyanthillium* H. Rob. (Isawumi, 1995) y *Baccharoides* (Isawumi *et al.*, 1996). En América resaltan los trabajos de Robinson (1980, 1987a, 1987b, 1987c, 1988a, 1988b, 1988c, 1990, 1992, 1993), en géneros como *Critoniopsis* Sch. Bip., *Vernonanthura* H. Rob. y el complejo *Lepidaploa* Cass. y la tribu (Robinson, 1999). Destacan también los estudios de microcaracteres florales en las especies de *Vernonanthura* de Argentina y Uruguay (Vega, 2014) y *Lessingianthus* H. Rob. (Angulo y Dematteis, 2014), en este último, sobresale el valor taxonómico de la combinación de macro y microcaracteres en la delimitación genérica.

INFLORESCENCIAS. El estudio de la agrupación secundaria de las cabezuelas de Asteraceae ha sido escaso; no obstante, las cabezuelas (inflorescencias primarias) se han estudiado con mayor detalle (Cabrera, 1944; Burt, 1977; Stuessy y Spooner, 1988; Jeffrey, 2009; Thomas *et al.*, 2009; Bello *et al.*, 2013). La tribu Vernonieae tampoco es la excepción, pues los estudios más profundos son los de Gleason (1923), quien documentó cinco tipos de inflorescencias en *Vernonia s.l.* de Norteamérica y postuló una correlación de éstos con la distribución geográfica de las especies en el continente americano. Cabrera (1944), reconoció ocho tipos de inflorescencias en *Vernonia s.l.* de Argentina, mientras que Jones (1979) fusionó ambas propuestas para documentar cinco tipos de inflorescencias en las especies americanas de *Vernonia s.l.* Robinson (1999) es quien ilustra con mayor detalle las inflorescencias de la mayoría de los géneros americanos de Vernonieae. Si bien en el presente estudio no se destaca ningún hallazgo que contraste con reportes previos, el principal aporte es que la aparentemente correlación que existe entre el tipo de inflorescencia y las brácteas asociadas a las cabezuelas no siempre es constante, al menos en las cimas escorpioideas, ya que las brácteas están presentes en *L. tortuosa* y ausentes en *Cyrtocymura* y *Vernonanthura*, que tienen este tipo de inflorescencias. Las otras inflorescencias bracteadas son las cabezuelas solitarias de *C. punctatum*, las inflorescencias espiciformes (*P. spicatus* y *S. jucundum*) y los glomérulos (*E. mollis*, *B. coulteri*, *Leiboldia*, *S. congestiflorus* y *S. cornifolia*), siendo los dos últimos tipos los que con mayor frecuencia presentan brácteas asociadas a las cabezuelas (Gleason, 1923; Cabrera, 1944). En un trabajo reciente, Loeuille *et al.* (2015), consideran que la reducción de los entrenudos en las inflorescencias, con la consecuente formación de agrupaciones congestas, se relaciona con algunas funciones biológicas, entre las que destacan la atracción de polinizadores (subtribu Chrestinae), la dispersión de frutos (subtribu Rolandrinae) y la protección contra depredadores (subtribu Lychnophorinae).

INVOLUCRO. El involucro presenta una amplia variedad de formas (Tabla 2). El número de series de los filarios también varía considerablemente (2-7); por lo general, las cabezuelas con involucro campanulado o hemisférico son las que presentan el mayor número de series (5-7). Este resultado concuerda con una propuesta de Gleason (1923), quien supuso una relación entre el incremento del tamaño de la cabezuela, el número de flores, el número de series y la

longitud del involucre con una distribución geográfica en regiones montañosas. Según este autor, los grupos Alamanianeae [*V. alamanii*] y Mexicanae [posiblemente *L. mexicana*] son los que presentan las mayores modificaciones. Analizando los resultados a la luz de esta hipótesis, se encontró que al menos en Leiboldiinae y *V. alamanii* existe dicha relación. La distribución altitudinal de *V. alamanii* va de 1050 m (en Morelos) a 2610 m (en Guerrero); tanto la longitud del involucre como el ápice de los filarios y el número de flores por cabezuela han sido los principales caracteres para diferenciarla de especies morfológicamente similares (Jones, 1976; McVaugh, 1984; Rzedowski y Calderón de Rzedowski, 1995; Redonda-Martínez, 2006; Turner, 2007). En Leiboldiinae, el intervalo de distribución altitudinal para cada género es el siguiente: *Bolanosa* 520-2140 m, *Leiboldia* 270-2200 m, *Lepidonia* 454-2600 m y *Stramentopappus* 1700-2850 m. En *Leiboldia* el involucre es 5-6 seriado y las cabezuelas se agrupan en glomérulos rodeados por brácteas. Los otros géneros presentan diversas modificaciones, no solo en el involucre, sino en la cabezuela. *Bolanosa* tiene involucre e inflorescencias similares a las de *Leiboldia*, pero presenta páleas en el receptáculo, en *Lepidonia*, el ápice de los filarios está modificado y en *Stramentopappus* el involucre es 6-7 seriado. Es importante resaltar que *S. congestiflorus* se encuentra a mayor altitud que *S. pooleae*, aunque tiene un menor número de flores (≤ 30 vs ≥ 100) y presenta cabezuelas agrupadas en glomérulos rodeados por brácteas (Redonda-Martínez y Villaseñor, 2014), caracteres que romperían con la propuesta de Gleason (1923). Sin embargo, él también menciona que las modificaciones podrían ser inversas, es decir, que la inflorescencia cambiase de forma cimosa ebracteada a una forma compacta bracteada y disminuyera el número de flores, como ocurre en *Stramentopappus congestiflorus* y *Leiboldia guerreroana*, taxones con menos de 90 flores y cabezuelas agrupada en glomérulos rodeados por brácteas.

FILARIOS. Los principales caracteres con valor taxonómico en el reconocimiento subtribal y/o genérico son la persistencia, las modificaciones apicales y en algunos casos la forma de las brácteas involucrales. Los filarios deciduos son un carácter diagnóstico en la subtribu Piptocarphinae (Robinson, 1999; Keeley y Robinson, 2009) y en este estudio se corrobora esa condición.

Las modificaciones en el ápice de los filarios de *Lepidonia* han sido mencionadas en otros trabajos (Jones, 1979b; Robinson y Funk, 1987). Sin embargo, el ápice se había referido como modificado, sin asignar un término que describiera esa variación. En este estudio se describe utilizando una terminología, que define de manera más precisa su forma: ampliamente ovado-mucronato. Por otra parte, el ápice aristado de los filarios de *V. alamanii* ha sido considerado su carácter diagnóstico (Gleason, 1906; Jones, 1976; McVaugh, 1984), al igual que el ápice mucronato-espinoso en *Stenocephalum jucundum*, que en su momento fue el principal carácter diagnóstico de la sección *Stenocephalum* de *Vernonia* s.l. (Gleason, 1923). Los filarios cimbiformes, con el ápice espinoso son un carácter diagnóstico de *Spiracantha cornifolia*, forma muy rara en Vernonieae, pero común en Perityleae, tribu en la que tienen valor taxonómico para reconocerla (Funk *et al.*, 2009a).

CABEZUELAS. De acuerdo con Gleason (1923), las tendencias evolutivas del número de flores que agrupa un capítulo, a partir de una cabezuela con un número de flores intermedio (13-21) se originó una cabezuela con pocas flores (≤ 5) o bien una cabezuela con flores numerosas (55-90 o más). En las especies analizadas se observaron ambos tipos de cabezuelas, las subtribus Elephanopinae, Piptocarphinae y Rolandrinae con los géneros *Harleya* y *Stenocephalum*, se ubicarían en la primera línea evolutiva hacia la reducción en el número de flores, mientras que Leiboldiinae (excepto *S. congestiflorus*) y *V. alamanii* estarían

en la segunda hacia el incremento en el número de flores y los taxones restantes, corresponderían a cabezuelas con un número intermedio de flores (Tabla 4).

RECEPTÁCULO. Las páleas cumplen diversas funciones en las cabezuelas en distintos momentos del desarrollo: protección de las flores en la antesis y los frutos maduros, la atracción de polinizadores en la antesis y la dispersión de frutos maduros (Stuessy y Spooner, 1988). La presencia de páleas en el receptáculo de Vernoniae es una característica poco común, además de *Bolanosa*, este carácter se ha documentado en unos cuantos taxones de la tribu como son *Chronopappus* DC., *Dewildemanina* O. Hoffm., *Diaphractanthus* Humbert (Stuessy y Spooner, 1988), *Sipolisia* Glaz. ex Oliv., *Trichospira* Kunth (Keeley y Robinson, 2009), *Centauroopsis* Bojer ex DC., *Heterocoma* DC. y *Lepidonia paleata* (Blake, 1936).

Aún existe controversia respecto al origen de las páleas, Cronquist (1955, 1977) las consideró como un carácter típico de tribus ancestrales como Heliantheae *s.l.* No obstante, Vernoniae es considerada actualmente como un linaje ancestral (Funk *et al.*, 2005, 2009b) y por tanto, la ausencia de páleas en la mayor parte de los taxones que la integran no apoyaría la hipótesis de Cronquist, pues los grupos basales de Vernoniae carecen de ellas. Estudios recientes refieren que las páleas corresponden a un carácter derivado y no plesiomórfico como se había considerado, a pesar de que están asociadas a una flor, no son homólogas a las brácteas que rodean a las cabezuelas en las inflorescencias de algunos taxones (Stuessy y Spooner, 1988; Jeffrey, 2009).

VILANO. Las características del vilano presentan un gran potencial taxonómico para reconocer géneros y especies no solo en Vernoniae sino en Asteraceae en general. En la subtribu Elephantopinae, las aristas representan un carácter diagnóstico y las variaciones en el ápice permiten diferenciar a los géneros de la subtribu; ya que en *Elephantopus* es erecto y en *Pseudelephantopus* es uncinado (Gleason, 1906; Cabrera, 1944; Rzedowski y Calderón de Rzedowski, 1995). El vilano de escamas es un carácter diagnóstico para la subtribu Rolandriinae (Robinson, 1999). Los 25 taxones restantes tienen vilano de cerdas capilares, que es común en Vernoniae y otras compuestas. En Centratherinae, Erlangeiinae, Lepidaploinae (excepto *Harleya* que carece de vilano), Piptocarphiinae y Vernoniinae, el vilano es 2-seriado y persistente en las cipselas maduras. Con excepción de *Bolanosa*, los demás miembros de Leiboldiinae tienen vilano deciduo y el número de series varía entre géneros, es 2-seriado en *Bolanosa*, *Leiboldia* y *Lepidonia* y 3(-4)-seriado en *Stramentoppapus* (Robinson y Funk, 1987; Redonda-Martínez y Villaseñor, 2014).

El color del vilano también ha sido útil para reconocer géneros y/o diferenciar especies, el nombre *Stramentoppapus* deriva justamente de la coloración pajiza del vilano de este género, característica que comparte con *Lepidonia* (Robinson y Funk, 1987). En *V. lindheimeri*, el color morado del vilano es importante para diferenciarla de *V. larsenii* que tiene vilano blanco (King y Jones, 1975).

COLOR DE LA COROLA. Por lo general, el color de la corola *in vivo* suele cambiar en los ejemplares herborizados; en Vernoniae no ocurre así y los colores perduran en el material herborizado. En la tribu Vernoniae la corola es morada, ocasionalmente rosada o blanca, los colores amarillo y anaranjado son raros, aunque suelen presentarse en algunos taxones africanos (Gleason, 1906; Jones, 1977; Robinson, 1999; Keeley y Robinson, 2009). La mayor parte de los taxones analizados tienen corola morada (21 sp.), el color rosado solo se presenta en dos (*L. tortuosa* y *C. scorpioides*) y el blanco en cinco. En este caso, el color puede ser un carácter distintivo de algunos taxones como Elephantopinae, *P. poeppigiana*, *V. patens* y *L. alba*, esta última recién descubierta en el volcán Tacaná (Redonda-Martínez y Martínez-Salas,

2015). La corola blanca también ha sido considerada un carácter distintivo de *Vernonanthura* (Redonda-Martínez, 2006; Vega, 2014).

SUPERFICIE DE LOS PÉTALOS. Este carácter ha sido analizado en algunos grupos, enfocándose principalmente en las flores liguladas, debido a que tienen la función de atraer polinizadores (Baagøe, 1977; Lane, 1996; Thomas *et al.*, 2009; Rands *et al.* 2011; Bello *et al.*, 2013; Koch *et al.*, 2013; Keller, 2014). Con excepción de *Stokesia*, en Vernoniaceae las flores liguladas están prácticamente ausentes (Keeley y Robinson, 1999) posiblemente por ello no se ha prestado atención a la superficie de las flores discoides, salvo en un estudio somero realizado en *Baccharoides* (Isawumi *et al.*, 1996).

En las especies estudiadas se encontró que algunas de las características de la superficie de los pétalos tienen valor taxonómico para distinguir géneros y/o especies cercanamente relacionadas. En Elephantopinae la orientación de las estrías respecto a las células epidérmicas de la superficie externa permite distinguir a *Elephantopus* de *Pseudelephantopus*; en el primer género las estrías están orientadas longitudinalmente y en el segundo tienen orientación irregular. En Leiboldiinae, la ondulación de las paredes anticlinales, la escultura primaria y la orientación de las estructuras que la conforman, permite separar claramente a los géneros *Bolanosa* (escultura primaria plegada con orientación irregular) de *Leiboldia* (escultura primaria estriada con orientación longitudinal). Las especies de *Leiboldia* presentan diferencias conspicuas en la ondulación de las paredes anticlinales; en *L. guerreroana* la ondulación es en forma de V y en *L. serrata* en forma de S. En *Lepidonia* los caracteres de la superficie también coadyuvan en la separación de especies cercanas, como es el caso de *L. alba* (paredes anticlinales onduladas en forma de S, paredes periclinales cóncavas, con escultura primaria estriada y orientación longitudinal) y *L. salvinae* (paredes anticlinales rectangulares, paredes periclinales convexas, con escultura primaria lisa). Las especies de *Stramentopappus* se distinguen por la escultura primaria estriada en *S. congestiflorus* y pustulada en *S. pooleae*.

En Lepidaploinae, los tres géneros analizados también se distinguen fácilmente; *Harleya* presenta células poligonales con paredes anticlinales rectas, irregulares, paredes periclinales cóncavas, escultura primaria estriada, orientada irregularmente. *Lepidaploa* tiene células tetragonales, con paredes anticlinales onduladas en forma de S, paredes periclinales convexas y escultura primaria lisa. En *Stenocephalum* las células son tetragonales, con paredes anticlinales rectangulares, paredes periclinales convexas y la escultura primaria presenta estrías longitudinales.

En Vernoniinae, *C. scorpioides* y *V. patens*, especies con cimas escorpioideas, presentan además características superficiales en común como son las células tetragonales, paredes periclinales convexas y escultura primaria con orientación transversal. Sin embargo, es posible diferenciarlas por otros caracteres de la superficie, en *C. scorpioides*, las paredes anticlinales tienen ondulación en forma de V y la escultura primaria es plegada, mientras que en *V. patens*, las paredes anticlinales tienen ondulación en forma de S y la escultura primaria es estriada.

Si bien este trabajo está enfocado a identificar únicamente el valor taxonómico de los caracteres esculturales en la superficie de los pétalos, otros autores han planteado que tales atributos son responsables de atraer a los polinizadores, debido a que generan un color escultural, al absorber o reflejar distintas longitudes onda del espectro de luz ultravioleta visible, para los insectos (Baagøe, 1977; Whitney *et al.*, 2011).

DIVERSIDAD DE TRICOMAS EGLANDULARES EN FILARIOS Y FLORES. Los tricomas eglandulares en estructuras florales son comunes en Vernoniaceae y la ausencia de indumento es un carácter raro (Isawumi, 1995; Isawumi *et al.*, 1999). En los filarios y las flores de los taxones analizados, se reconocen 10 tipos de tricomas, algunos de ellos pueden ser diagnósticos en ciertos taxones, como los tricomas cónicos de *L. corae*. Los tricomas uniseriados con la célula apical subulada, en la corola de *C. cinereum* y *C. scorpioides* podrían considerarse distintivos de estos taxones; aunque también se observan en algunas especies de *Lessingianthus* (Angulo y Dematteis, 2014). *Cyanthillium cinereum* presenta este tipo de tricomas en las flores y los filarios. Los tricomas en forma de T son característicos de los filarios de *V. lindheimeri*, aunque también han sido reportados en las hojas de otras especies norteamericanas de *Vernonia* (Faust y Jones, 1973; Redonda-Martínez *et al.*, 2012) y en varios taxones africanos (Narayana, 1979). Los tricomas estrellados son un carácter diagnóstico de *Piptocarpha*, como ha sido referido previamente (Cabrera, 1944).

El hallazgo de tricomas geminados en estructuras florales distintas a las cipselas, puede parecer raro o sorprendente; sin embargo, su presencia ha sido documentada en los lóbulos de la corola de algunas Mutisieae (Sancho y Katinas, 2002). Este trabajo es el primero en documentar la presencia de tricomas geminados en filarios y flores de Vernoniaceae, los cuales además se presentan en taxones que, si bien están relacionados, no son grupos hermanos (Keeley *et al.*, 2007). De las tres especies que los presentan, únicamente en *L. tortuosa* están en flores y filarios.

Los tricomas filiformes han sido documentados principalmente en estructuras vegetativas de diversas Vernoniaceae (Cabrera, 1944; Redonda-Martínez *et al.*, 2012), y al parecer su presencia en los filarios de *L. serrata* es el primer reporte de éstos en estructuras distintas al follaje. Los tricomas uniseriados con la célula apical acicular, se encuentran principalmente en los filarios, entremezclados con glándulas. En Elephantopinae este tipo de tricomas permite diferenciar a *Elephantopus* de *Pseudelephantopus*; en Leiboldiinae distingue a *L. guerreroana* de *L. serrata*; en Lepidaploinae diferencia a *Stenocephalum* de *Harleya* y *Lepidaploa*, en Piptocarphinae separa a *Critoniopsis* de *Piptocarpha* y en Vernoniinae a *Cyrtocymura* de *Vernonanthura* y *Vernonia*. Estos tricomas también se observaron en los lóbulos de la corola de *S. cornifolia* y *L. salvinae*; en esta última especie tienen importancia taxonómica ya que permiten separarla del resto de las especies de *Lepidonia* y en particular de *L. alba* (Redonda-Martínez y Martínez-Salas, 2015).

DIVERSIDAD DE TRICOMAS GLANDULARES EN FILARIOS Y FLORES. En Vernoniaceae las principales diferencias se observan en la forma y el número de células que conforman su base (Pope, 1983; Redonda-Martínez *et al.*, 2012; Angulo y Dematteis, 2014; Vega, 2014). Considerando el número de células basales, estos tricomas pueden ser diagnósticos a nivel subtribal, como ocurre en Leiboldiinae que presentan 5-6 pares de células y en *C. punctatum*, que tienen 8-10 pares de células.

En los filarios de 24 taxones, se encontraron tricomas glandulares, generalmente entremezclados con tricomas eglandulares (Tabla 3). En las flores, las glándulas se concentran principalmente en el ápice de los lóbulos de la corola, siendo los principales constituyentes del indumento y ocasionalmente, están mezclados con tricomas eglandulares. En el tubo de la corola son los únicos constituyentes del indumento en la mayoría de las especies analizadas (Tabla 5). La presencia de tricomas glandulares en estructuras vegetativas y reproductivas en Vernoniaceae se encuentra ampliamente documentada e incluso ha sido utilizada para diferenciar especies y/o géneros cercanamente relacionados (Cabrera, 1944; Faust y Jones, 1973; Jones,

1976; Robinson, 1977; Pope, 1983; Isawumi, 1995, 1999; Isawumi *et al.*, 1996; Redonda-Martínez, 2006; Turner, 2007; Redonda-Martínez y Villaseñor, 2009; Redonda-Martínez *et al.*, 2012; Angulo y Dematteis, 2014; Vega, 2014, Redonda-Martínez y Martínez-Salas, 2015).

ANDROCEO. La prolongación basal de las tecas de las anteras de Vernoniaceae, ha causado confusión, por lo que algunos taxónomos han considerado que toda la tribu presenta anteras caudadas (Keeley y Robinson, 2009), esto a pesar de que tradicionalmente la base de las anteras de la tribu ha sido descrita como sagitada o auriculada, rara vez caudada (Gleason, 1906; Cabrera, 1944; Jones, 1977; Robinson, 1999). Aparentemente, la confusión se debe a una mala aplicación de los términos calcarada y ecalcarada, que introdujo Robinson (1983), para referirse en el primer caso, a las tecas que se prolongan por debajo del conectivo y tienen tejido esporógeno (granos de polen) en toda su extensión (Bremer, 1994; Roque y Bautista, 2008; Roque *et al.*, 2009; Angulo y Dematteis, 2014) y en el segundo, a las tecas que carecen de proyecciones por debajo del conectivo. Este autor utilizó el término caudado para referirse a las tecas de las anteras calcaradas, cuya proyección está constituida exclusivamente por células estériles (Robinson, 1983; Roque *et al.*, 2009), de ahí que posiblemente ambos términos se utilizaran como sinónimos, considerando que las anteras calcaradas son caudadas, sin tomar en cuenta si la base presenta o carece de tejido esporógeno.

Para evitar que continúe esta confusión, se sugiere utilizar el concepto original de calcarado y caudado, además de considerar la forma de la base de las anteras, para encontrar posibles diferencias en las anteras calcaradas. Las 28 especies analizadas en este trabajo, tienen base sagitada, no obstante, en *P. poeppigiana* la base es triangular y dado que carece de tejido esporógeno es también caudada; como ha sido planteado previamente (Gleason, 1906; Cabrera, 1944). Asimismo, este carácter podría considerarse diagnóstico de Piptocarphinae si, como plantea Robinson (1993), *Critoniopsis*, también presentase anteras caudadas. Para diferenciar la forma de la base también se puede considerar la forma de las aurículas (Keeley y Robinson, 2009), o medir el ángulo de cada proyección basal (Angulo y Dematteis, 2014). Aparentemente, a pesar de las diferencias en la longitud de los apéndices basales (Tabla 7) no existen valores constantes para considerar que dicha característica sea exclusiva de un género o una subtribu, aunque estos valores podrían utilizarse para diferenciar entre anteras corto o largo calcaradas, como en otros trabajos (Isawumi *et al.*, 1996, Isawumi, 1999).

Los apéndices apicales no presentan variaciones considerables en longitud y su forma es constante en algunos géneros (deltada en *Lepidonia* y *Stramentopappus*, lanceolada en *Vernonia*) o subtribus (deltada en Elephantopinae, lanceolada en Centratherinae y Vernoniinae). En consecuencia, su valor taxonómico es mínimo, debido a la gran cantidad de homoplasia de este carácter en los análisis cladísticos (capítulo III). Por otra parte, la presencia de glándulas en las anteras de *Vernonia* s.s. podría ser un carácter importante para diferenciar este género de *Vernonanthura*, al menos para las especies mexicanas (Redonda-Martínez, 2006), dado que en las argentinas, varias especies de ambos géneros presentan glándulas en el androceo (Vega, 2014); esto coincide con la propuesta de Robinson y Kahn (1986), quienes consideran que dicho atributo es característico de las vernonias neotropicales.

GINECEO. Las especies estudiadas presentan gran similitud en las características estilares; los estilos son delgados, pilosos en toda su extensión desde el punto de bifurcación de las ramas, que son subuladas apicalmente, características propias de los estilos vernonioides (Gleason, 1906; Bremer, 1994). A pesar de las coincidencias antes referidas, los estilos presentan diferencias en la forma de las papilas de la región estigmática; en la mayoría

de los taxones son lageniformes, mientras que en Elephantopinae son prismáticas, rectangulares, carácter que podría considerarse distintivo para esta subtribu.

En la base del estilo se encontró una correlación entre la forma y la presencia o ausencia de nodo estilar. Los estilos con base obcónica o bulbiforme presentan nodo estilar y aquellos con base cilíndrica carecen de dicha estructura (Tabla 7). La presencia/ausencia de nodo estilar ha sido utilizada para segregar algunos géneros de Vernoniaeae, como *Distephanus*, en el que está bien desarrollado y *Lessingianthus* en el que está ausente (Robinson, 1988a). Recientemente, Angulo y Dematteis (2014) documentaron la presencia de nodo estilar en algunas especies de *Lessingianthus* y relacionaron esta característica con el tipo de polen que presentan. En algunas especies de *Vernonanthura* y *Vernonia* se han reportado diferencias en el número de lóbulos que conforman la base del estilo (Redonda-Martínez, 2006).

En algunos taxones del Viejo Mundo, se han realizado estudios en los que, además de identificar la forma de la base del estilo, consideran el grado de inmersión de la base en el nectario (Mukherjee, 2005). En este trabajo, se encontró que las especies con estilos de base cilíndrica, la tienen totalmente inmersa en el nectario, los estilos de forma obcónica la tienen parcialmente inmersa y los de base bulbiforme se disponen en la zona apical del nectario.

RELACIONES FILOGENÉTICAS. La topología de los 14 cladogramas más parsimoniosos, obtenidos en el análisis cladístico es bastante similar, en todos se recupera la monofilia de Vernoniaeae con cuatro sinapomorfías: cabezuelas homógamas, presencia de glándulas en los filarios (aunque este carácter se pierde en algunos taxones), el color de las flores (morado) y la presencia de glándulas en la corola, (que también revierte en algunos taxones). Asimismo, se recuperó la monofilia de algunas subtribus, entre las que destacan Leiboldiinae con cuatro sinapomorfías: cabezuelas con más de 80 flores, glándulas tipo II en los filarios, tipo III en la corola y vilano deciduo. Elephantopinae con dos: vilano de aristas y papilas prismáticas en la superficie estigmática y Piptocarphinae presenta una: filarios deciduos.

En Leiboldiinae, *Bolanosa* y *Leiboldia* carecen de sinapomorfías pero son grupos hermanos, pues ambos taxones comparten dos simplisimorfías: tricomas cónicos en los lóbulos de la corola y base del estilo bulbiforme; además de que morfológicamente son muy similares e incluso se había especulado una relación cercana entre ambos taxones (Turner, 1981, 2007; Robinson, 1999); aunque *Bolanosa* se incluyó recientemente en la subtribu (Robinson, 2007; Keeley y Robinson, 2009). *Stramentopappus* y *Lepidonia* también son grupos hermanos, su sinapomorfía es el vilano pajizo y se recupera la monofilia de cada género. *Stramentopappus* presenta dos sinapomorfías: involucro 6-7 seriado y vilano 3-seriado; *Lepidonia* tiene una sinapomorfía: ápice de los filarios ampliamente ovado apiculado. Estos son caracteres diagnósticos de ambos géneros y han sido referidos y utilizados para reconocerlos en trabajos previos, tanto taxonómicos (Jones, 1979b; Turner, 1981, 2007) como filogenéticos (Robinson y Funk, 1987).

A pesar de que carece de sinapomorfías morfológicas, la subtribu Vernoniinae es monofilética y Erlangeinae es su grupo hermano. En Vernoniinae se distinguen dos clados, el primero está conformado por *C. scorpioides* y *V. patens*, que comparten el paracladio monocasial, las inflorescencias agrupadas en cimas escorpioideas y la orientación transversal de la escultura primaria en la superficie de los pétalos. El otro está formado por *V. alamanii*, *V. bolleana* y *V. lindheimeri*, que presentan una sinapomorfía: la presencia de glándulas tipo I en el androceo.

En el cladograma de consenso se conservó la monofilia de la tribu, la cual también ha sido recuperada en trabajos previos, basándose en datos morfológicos (Keeley y Turner, 1990)

y moleculares (Keeley y Jansen, 1994; Keeley *et al.*, 2007). A nivel subtribal solo se recuperó la monofilía de Leiboldiinae, Elephantopinae y Piptocarphinae. Los valores de soporte de las ramas para Vernonieae son de 100% para *bootstrap* y *jackknife*; en Leiboldiinae son de 76% y 80% respectivamente y en Elephantopinae de 95% y 97 %. En Leiboldiinae, el grupo formado por *Bolanosa* y *Leiboldia* presenta valores de soporte de 50 % y 62%, en el grupo formado por *Lepidonia* y *Stramentopappus* son de 76% y 80% (Figura 10).

Conclusiones

Los microcaracteres constituyen una fuente potencial de características con valor taxonómico, entre estos destacan la presencia de páleas en el receptáculo de *Bolanosa*; el vilano 3(-4) seriado en *Stramentopappus* y su ausencia en *Harleya*. Las glándulas tipo II en los filarios y tipo III en las flores de Leiboldiinae; las glándulas tipo IV en las flores de Centratherinae; la superficie estigmática con papilas prismáticas en Elephantopinae y las anteras caudadas en *Piptocarpha*. Se encontró una correlación entre la forma de la base del estilo y el grado de inmersión que presenta con el nectario, y se corroboró la importancia de la micromorfología para diferenciar subtribus, géneros y/o especies estrechamente relacionados.

Agradecimientos

Se agradece al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México y al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, por la beca (263523), otorgada para realizar estudios de posgrado. Pedro Mercado-Ruaro, brindó facilidades para procesar el material en el Laboratorio de Fanerogamia del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (IB-UNAM). Estela Sandoval-Zapotitla, otorgó diversas facilidades para analizar laminillas en el Laboratorio de Anatomía del Jardín Botánico del IB-UNAM. Berenit Mendoza-Garfías, responsable del Microscopio Electrónico de Barrido del IB-UNAM, dedicó valioso tiempo para obtener las imágenes que ilustran las características del indumento y superficies de las flores y filarios. Rosalinda Medina-Lemos, Esteban Martínez-Salas, Mauricio Mora-Jarvio, la familia Pérez-Santiago, Jorge Calónico-Soto, Clara Hilda Ramos-Álvarez, Miriam Reyes-Cornejo e Itzi Fragoso-Martínez, colaboraron de manera entusiasta en el trabajo de campo y colecta de material botánico. Finalmente, se agradece a María del Rosario García-Peña por gestionar los préstamos de algunos herbarios extranjeros (F, MO, TEX, US). Mario Veliz (BIGU) y Jesús López-Santiago (UNSIJ) proporcionaron material herborizado e imágenes digitales de *L. corae* y *S. pooleae* respectivamente; Rito Vega (UAS), aportó material de *V. bolleana*. A los curadores de los herbarios (CIB, CIIDIR, CTES, ENCB, FCME, IEB, XAL y XALU), por las facilidades otorgadas para consultar el material, analizarlo y permitir la curación del mismo. Finalmente se agradece a Martha Martínez-Gordillo, José Luis Villaseñor, Teresa Terrazas, y Rosaura Grether-González, por la revisión, comentarios y sugerencias que permitieron mejorar la calidad de este trabajo.

Literatura citada

Anderberg, A.A., B.G. Baldwin, R.G. Bayer, J. Breitwieser, C. Jeffrey, M.O. Dillon, P. Eldeñas, V.A. Funk, N. García-Jacas, D.J.N. Hind, P.O. Karis, H.W. Lack, G.L. Nesom, B. Nordenstam, Ch. Oberprieler, J.L. Panero, C. Puttock, H. Robinson, T.F. Stuessy, A. Sussana, E. Urtubey, R. Voght, J. Ward y L.E. Watson. 2007. Compositae. Pp. 61-588. In: Kadereit J.W. y C. Jeffrey (eds.) *The Families and Genera of Vascular Plants. Flowering Plants. Eudicots. Asterales*. Springer-Verlag-Wien. Berlin.

- Angulo, M.B. y M. Dematteis. 2014. Floral microcharacters in *Lessingianthus* (Vernonieae, Asteraceae) and their taxonomic implications. *Pl. Syst. Evol.* 300: 1925-1940.
- Ayodele, M.S. 1995. Studies on the reproductive biology of *Vernonia* Schreb. (Asteraceae) III. Florets shapes/number, pappus types and surface structure among different growth habits. *Compositae Newslett.* 26: 26-39.
- Baagøe, J. 1977. Microcharacters in the ligules of the Compositae. In: V.H. Heywood, J.B. Harborne y B.L. Turner (eds.). *The Biology and Chemistry of the Compositae*. Academic Press London. 1: 119-139.
- Barthlott, W. 1981. Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects. *Nordic J. Bot.* 1: 345-355.
- Bello, M.A., I. Álvarez, R. Torices y J. Fuentes-Aguilar. 2013. Floral development and evolution of capitulum structure in *Anacyclus* (Anthemideae, Asteraceae). *Ann. Bot.* 112: 1597-1612.
- Blake, S.F. *Lepidonia* a new genus of Vernonieae, with a nomenclatorial note of the name *Leiboldia*. *J. Wash. Acad. Sci.* 26: 452-460.
- Bremer, K. 1994. *Asteraceae Cladistics and Classification*. Timber Press. Portland, Oregon. 752 p.
- Burt, B.L. 1977. Aspects of diversification in the capitulum. In: Heywood, V.H., J.B. Harborne y B.L. Turner (eds.). *The Biology and Chemistry of the Compositae*. Academic Press, London. 1: 41-59.
- Cabrera, A.L. 1944. Vernonieas argentinas. *Darwiniana* 8: 265-379.
- Cronquist, A.J. 1955. Phylogeny and taxonomy of the Compositae. *Amer. Midl. Nat.* 53: 478-511.
- Cronquist, A.J., 1977. The Compositae revisited. *Brittonia* 29: 137-153.
- Faust, W.Z. y S.B. Jones. 1973. The systematic value of trichome complements in a North American group of *Vernonia* (Compositae). *Rhodora* 75: 517-528.
- Font Quer, P. 2001. *Diccionario de Botánica*. 2ª ed. Península. Barcelona. 1244 p.
- Funk, V.A., J.B. Randall, S.C. Keeley, R. Chan, L. Watson, B. Gemeinholzer, E. Schilling, J.L. Panero, B.G. Baldwin, N. García-Jacas, A. Sussana y R.K. Jansen. 2005. Everywhere but Antarctica: Using a supertree to understand the diversity and distribution of the Compositae. *Biol. Skr.* 55: 343-373.
- Funk V.A., A. Sussana, T.F. Stuessy y H. Robinson. 2009a. Classification of Compositae. Pp. 171-189. In: Funk, V.A., A. Sussana, T.F. Stuessy y R.J. Bayer (eds.). *Systematics, Evolution and Biogeography of the Compositae*. IAPT. Vienna.
- Funk V.A., A.A. Anderberg, B.G. Baldwin, R.J. Bayer, J.M. Bonifacio, I. Bretitwieser, L. Brouillet, R. Carbajal, R. Chan, A.X.P. Coutinho, D.J. Crawford, J.V. Crisci, M.O. Dillon, S.E. Freire, M. Galbany-Casals, N. García-Jacas, B. Gemeinholzer, M. Gruenstaedl, H.V. Hansen, S. Himmelreich, J.W. Kadereit, M. Källersjö, V. Karaman-Castro, P.O. Karis, L. Katinas, S.C. Keeley, N. Kilian, R.T. Kimball, T.K. Lowrey, J. Lundberg, R.J. McKenzie, M. Tadesse, M.E. Mort, B. Nordenstam, C. Oberprieler, S. Ortiz, P.B. Pelsner, C.P. Randle, H. Robinson, N. Roque, G. Sancho, J.C. Semple, M. Serrano, T.F. Stuessy, A. Sussana, M. Unwin, L. Urbatsch, E. Urtbey, J. Vallès, R. Vogt, S. Wagstaff, J. Ward y L.E. Watson. 2009b. Compositae metatrees: the next generation. Pp. 747-777. In: Funk, V.A., A. Sussana, T.F. Stuessy y R.J. Bayer (eds.). *Systematics, Evolution and Biogeography of the Compositae*. IAPT. Vienna.
- Gleason, H.A. 1906. A revision of the North American Vernonieae. *Bull. New York Bot. Gard.* 4: 144-243.

- Gleason, H.A. 1923. Evolution and geographical distribution of the genus *Vernonia* in North America. *Amer. J. Bot.* 10: 187-202.
- Goloboff, P. 1999. NONA (No Name) versión 2. Publicado por el autor. Tucumán, Argentina.
- Isawumi, M.A. 1995. Floral microcharacters and taxonomy of *Cyanthillium cinereum* complex (Asteraceae: Vernoneieae). *Compositae Newslett.* 26: 11-25.
- Isawumi, M.A. 1999. Floral microcharacters and taxonomy of the tribe Vernoneieae: Asteraceae (excluding *Vernonia* Schreb.) in West Africa. *Feddes Rep.* 5-6: 359-374.
- Isawumi, M.A., G. El-Ghazaly y B. Nordenstam. 1996. Pollen morphology, floral microcharacters and taxonomy of the genus *Baccharoides* Moench (Vernoneieae: Asteraceae). *Grana* 35: 205-230.
- Jeffrey, C. 2009. Evolution of Compositae flowers. Pp. 131-138. In: Funk, V. A., A. Sussana, T. F. Stuessy y R. J. Bayer (eds.). *Systematics, Evolution and Biogeography of the Compositae*. IAPT. Vienna.
- Jones, S.B. 1976. Revision of *Vernonia* (Compositae), subsection Paniculatae, series Umbelliformes of the Mexican highlands. *Rhodora* 78: 180-206.
- Jones, S.B. 1977. Vernoneieae systematic review. In: Heywood, V.H., J.B. Harborne y B.L. Turner (eds.). *The Biology and Chemistry of the Compositae*. Academic Press, London. 1: 503-521.
- Jones, S.B. 1979a. Synopsis and pollen morphology of *Vernonia* (Compositae: Vernoneieae) in the New World. *Rhodora* 81: 425-447.
- Jones, S.B. 1979b. Taxonomic revision of *Vernonia* section *Leiboldia* (Compositae: Vernoneieae). *Castanea* 44: 229-237.
- Keeley, S. C. y B. L. Turner, 1990. A preliminary cladistic analysis of the genus *Vernonia* (Vernoneieae: Asteraceae). In: T. J. Mabry y G. Wagenitz (eds.). *Research Advances in the Compositae. Pl. Syst. Evol. Suppl.* 4: 45-66.
- Keeley, S. C. y R. K. Jansen, 1994. Chloroplast DNA restriction site variation in the Vernoneieae (Asteraceae), an initial appraisal of the relationship of New and Old World taxa and the monophyly of *Vernonia*. *Pl. Syst. Evol.* 193: 249-265.
- Keeley, S.C. y H. Robinson. 2009. Vernoneieae. Pp. 439-469. In: Funk, V. A., A. Sussana, T. F. Stuessy y R. J. Bayer (eds.). *Systematics, Evolution and Biogeography of the Compositae*. IAPT. Vienna.
- Keeley, S.C., Z.H. Forsman y R. Chan. 2007. A phylogeny of the "evil tribe" (Vernoneieae: Compositae) reveals Old/New World long distance dispersal: support from separate and combined congruent datasets (*trnL-F*, *ndhF*, ITS). *Mol. Phyl. Evol.* 44: 89-103.
- Keller, H.W. 2014. The genus *Echinacea* (Asteraceae): floral, stem and petiole morphology. *J. Bot. Res. Inst. Texas* 8: 87-126.
- King, B.L. y S.B. Jones. 1975. The *Vernonia lindheimeri* complex (Compositae). *Brittonia* 27: 74-86.
- Koch, K., B. Bhushan y W. Barthlott. 2008. Diversity of structure, morphology and wetting of plant surfaces. *Soft Matter* 4: 1943-1963.
- Koch, K., B. Bhushan y W. Barthlott. 2009. Multifunctional surface structures of plants: An inspiration for biomimetics. *Prog. Mater. Sci.* 54: 137-178.
- Koch, K., M. Bennemann, H.F. Bohn, D.C. Albach y W. Barthlott. 2013. Surface microstructures of daisy florets (Asteraceae) and characterization of their anisotropic wetting. *Bioinspir. Biomim.* 4: 1-15.

- Lane, M.A. 1996. Pollination biology of Compositae. In: Caligari, P.D.S. y D.J.N. Hind (eds.). *Compositae: Biology and Utilization. Proceedings of the International Conference, Kew 1994*. Royal Botanical Gardens, Kew. 2: 61-80.
- Loeuille, B., S.C. Keeley y J.R. Pirani. 2015. Systematics and evolution of syncephalia in American Vernonieae (Asteraceae) with emphasis on the Brazilian subtribe Lychnophorinae. *Syst. Bot.* 40: 286-298.
- McVaugh, R. 1984. *Vernonia*. In: Anderson, W.R. (ed.). *Flora Novo-Galiciana*. The University of Michigan Press. Ann Arbor, Michigan. 12: 1013-1039.
- Misra, S. 1972. Floral morphology of the Family Compositae IV. Tribe Vernonieae – *Vernonia anthelmintica*. *Bot. Mag. (Tokyo)* 85: 187-199.
- Mukherjee, S.K. 2005. Comparative studies of the stylopodium in some Asteraceae. Pp. 493-503. In: Pandey, A.K., J. Wen y J.V.V. Dogra. *Plant taxonomy. Advances and Relevance*. CBS Publishers and distributors. Nueva Dehli.
- Mukherjee, S.K. y B. Nordenstam. 2012. Diversity of trichomes from mature cypselar surface of some taxa from basal tribes of Compositae. *Compositae Newslett.* 50: 78-125.
- Narayana, B.M. 1979. Taxonomic value of trichomes in *Vernonia* Schreb. (Asteraceae). *Proc. Indian Acad. Sci. B.* 88: 347-357.
- Nixon, K.C. 1999-2002. *WinClada, version 1.00.08*. Publicado por el autor. Ithaca, New York.
- Panero, J. L. y V. A. Funk. 2008. The value of sampling anomalous taxa in phylogenetic studies: Major clades of the Asteraceae revealed. *Molec. Phyogen. Evol.* 47: 757-782.
- Pope, G.V. 1983. Cypselas and trichomes as a source of taxonomic characters in the erlangeoid genera. *Kirkia* 12: 203-231.
- Rands, S.A., B.J. Glover y H.M. Whitney. 2011. Floral epidermal structure and flower orientation: getting to grips with awkward flowers. *Arth.-Plant Int.* 5: 279-285.
- Redonda-Martínez, R. 2006. Delimitación taxonómica de *Vernonia* Schreb. (Familia Asteraceae, Tribu Vernonieae) y géneros afines en México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, Distrito Federal. 76 p.
- Redonda-Martínez, R. y J.L. Villaseñor-Ríos. 2009. Asteraceae. Tribu Vernonieae. In Medina-Lemos R., J.G. Sánchez-Ken, A. García-Mendoza y S. Arias-Montes (eds.). *Fl. del Valle de Tehuacán-Cuicatlán* 72: 1-23.
- Redonda-Martínez, R. y J.L. Villaseñor. 2014. *Stramentopappus congestiflorus* (Asteraceae: Vernonieae: Leiboldiinae) a new species from Oaxaca, Mexico. *Rev. Mex. Biodivers.* 85: 1-8.
- Redonda-Martínez, R. y E.M. Martínez-Salas. 2015. *Lepidonia alba* (Vernonieae: Leiboldiinae) a new species from the state of Chiapas, Mexico. *Syst. Bot.* 40. DOI 10.1600/036364415X690157
- Redonda-Martínez, R. J.L. Villaseñor y T. Terrazas. 2012. Trichome diversity in the Vernonieae (Asteraceae) of Mexico I: *Vernonanthura* and *Vernonia* (Vernoniinae). *J. Torrey Bot. Soc.* 139: 235-247.
- Robinson, H. 1977. An analysis of the characters and relationships of the Tribes Eupatorieae and Vernonieae (Asteraceae). *Syst. Bot.* 2: 199-208.
- Robinson, H. 1980. Re-establishment of the Genus *Critoniopsis* (Vernonieae: Asteraceae). *Phytologia* 46: 437-442.
- Robinson, H. 1983. A generic review of the Tribe Liabeae (Asteraceae). *Smithsonian Contr. Bot.* 54: 1-69.
- Robinson, H. 1987a. Studies of the *Lepidaploa* Complex (Vernonieae: Asteraceae), I: The Genus *Stenocephalum* Sch. Bip. *Proc. Biol. Soc. Washington* 100: 578-583.

- Robinson, H. 1987b. Studies in the *Lepidaploa* Complex (Vernonieae: Asteraceae), II: A New Genus, *Echinocoryne*. *Proc. Biol. Soc. Washington* 100: 586-589.
- Robinson, H. 1987c. Studies in the *Lepidaploa* Complex (Vernonieae: Asteraceae), III: Two New Genera, *Cytocymura* and *Eirmocephala*. *Proc. Biol. Soc. Washington* 100: 844-855.
- Robinson, H. 1988a. Studies in the *Lepidaploa* Complex (Vernonieae: Asteraceae), IV The New Genus, *Lessingianthus*. *Proc. Biol. Soc. Washington* 101: 929-951.
- Robinson, H. 1988b. Studies in the *Lepidaploa* Complex (Vernonieae: Asteraceae), V. The New Genus, *Chrysoalaena*. *Proc. Biol. Soc. Washington* 101: 952-958.
- Robinson, H. 1988c. Studies in the *Lepidaploa* Complex (Vernonieae: Asteraceae), VI. The New Genus, *Aynia*. *Proc. Biol. Soc. Washington* 101: 959-965.
- Robinson, H. 1990. Studies in the *Lepidaploa* Complex (Vernonieae: Asteraceae), VII. The Genus, *Lepidaploa*. *Proc. Biol. Soc. Washington* 103: 464-498.
- Robinson, H. 1992. A New Genus *Vernonanthura* (Vernonieae: Asteraceae). *Phytologia* 73: 65-76.
- Robinson, H. 1993. A review of the genus *Critoniopsis* in Central and South America (Vernonieae: Asteraceae). *Proc. Biol. Soc. Washington* 106: 606-627.
- Robinson, H. 1999. Generic and subtribal classification of American Vernonieae. *Smithsonian Contr. Bot.* 89: 1-116.
- Robinson, H. 2009. An introduction to micro-characters of Compositae. Pp. 89-100. In: V.A. Funk, A. Sussana, T.F. Stuessy y R.J. Bayer (eds.). *Systematics, Evolution and Biogeography of the Compositae*. IAPT. Vienna.
- Robinson, A. y B. Kahn. 1986. Trinervate leaves, yellow flowers, tailed anthers and pollen variation in *Distephanus* Cass. (Vernonieae, Asteraceae). *Proc. Biol. Soc. Washington* 90: 493-501.
- Robinson, H. y V.A. Funk. 1987. A phylogenetic analysis of *Leiboldia*, *Lepidonia* and a new genus *Stramentopappus* (Vernonieae: Asteraceae). *Bot. Jahrb. Syst.* 108: 213-228.
- Roque, N. y H. Bautista. 2008. *Asteraceae. Caracterização e morfología floral*. Editora da Universidade Federal da Bahia. Salvador, Bahia. 71 p.
- Roque, N., D.J. Keil y A. Sussana. 2009. Illustrated glossary of Compositae. p. 781-806. In: Funk, V. A., A. Sussana, T. F. Stuessy y R. J. Bayer (eds.). *Systematics, Evolution and Biogeography of the Compositae*. IAPT. Vienna.
- Rzedowski, J. y G. Calderón de Rzedowski. 1995. Vernonieae. In: Calderón de Rzedowski, G. y J. Rzedowski (eds.). *Fl. del Bajío y de regiones adyacentes* 38: 1-50.
- Sancho, G. y L. Katinas. 2002. Are the trichomes in the corollas of Mutisieae really twin hairs? *Bot. J. Linn. Soc.* 140: 427-433.
- Stuessy, T.F. y D.M. Spooner. 1988. The adaptative and phylogenetic significance of receptacular bracts in the Compositae. *Taxon* 37: 114-126.
- Sundberg, S. 1985. Micromorphological characters as generic markers in the Astereae. *Taxon* 34: 31-37.
- Thomas, M.M., P.J. Rudall, A.G. Ellis, V. Savolainen y B.J. Glover. 2009. Development of a complex floral trait: The pollinator-attracting petal spots of the beetle daisy *Gorteria diffusa* (Asteraceae). *Amer. J. Bot.* 96: 2184-2196.
- Turner, B.L. 1981. New species and combinations in *Vernonia* sections *Leiboldia* and *Lepidonia* (Asteraceae) with a revision conspectus of the groups. *Brittonia* 33: 401-412.
- Turner, B.L. 2007. The comps of Mexico. Chapter 8 Liabeae and Vernonieae. *Phytologia Mem.* 12: 35-144.

- Vega, A.J. 2014. Revisión taxonómica de las especies del género *Vernonathura* (Vernonieae, Asteraceae) de Argentina y Uruguay. Tesis de doctorado. Instituto de Botánica del Nordeste. Universidad Nacional del Nordeste. Corrientes, Argentina. 219 p.
- Weberling, F. 1992. *Morphology of flowers and inflorescences*. Cambridge University Press. Cambridge. 405 p.
- Whitney, H.M., B.J. Glover, R. Walker y A.G. Ellis. 2011. The contribution of epidermal structure to flower colour in the South African flora. *Bot. Mag.* 28: 349-371.

Tabla 1. Características de las inflorescencias. Los nombres precedidos por un asterisco corresponden a taxones introducidos.

Subtribu	Especie	Posición de la inflorescencia	Paracladio	Tipo de inflorescencias	Presencia de brácteas asociadas a las cabezuelas
Centratherinae	* <i>Centratherum punctatum</i> Cass.	terminal	monocasial	cabezuelas solitarias	presentes
Erlangeinae	* <i>Cyanthillium cinereum</i> (L.) H. Rob.	terminal	dicasial	cimosas	ausentes
Elephantopinae	<i>Elephantopus mollis</i> Kunth	terminal	dicasial	glomérulos	presentes
Elephantopinae	<i>Pseudelephantopus spicatus</i> (Juss. ex Aubl.) Rohr	axilar	dicasial	espícoformes	presentes
Leiboldiinae	<i>Bolanosa coulteri</i> A. Gray	terminal	dicasial	glomérulos	presentes
Leiboldiinae	<i>Leiboldia guerreroana</i> (S.B. Jones) H. Rob.	terminal	dicasial	glomérulos	presentes
Leiboldiinae	<i>Leiboldia serrata</i> (D. Don) Gleason	terminal	dicasial	glomérulos	presentes
Leiboldiinae	<i>Lepidonia alba</i> Redonda-Martínez & E. Martínez	terminal	dicasial	corimbiformes	ausentes
Leiboldiinae	<i>Lepidonia callilepis</i> (Gleason) H. Rob. & V.A. Funk	terminal	dicasial	corimbiformes	ausentes
Leiboldiinae	<i>Lepidonia corae</i> (Standl. & Steyerl.) H. Rob. & V.A. Funk	terminal	dicasial	corimbiformes	ausentes
Leiboldiinae	<i>Lepidonia jonesii</i> (B.L. Turner) H. Rob. & V.A. Funk	terminal	dicasial	corimbiformes	ausentes
Leiboldiinae	<i>Lepidonia lankesteri</i> (S.F. Blake) H. Rob. & V.A. Funk	terminal	dicasial	corimbiformes	ausentes
Leiboldiinae	<i>Lepidonia mexicana</i> (Less.) H. Rob. & V.A. Funk	terminal	dicasial	corimbiformes	ausentes
Leiboldiinae	<i>Lepidonia salvinae</i> (Hemsl.) H. Rob. & V.A. Funk	terminal	dicasial	corimbiformes	ausentes
Leiboldiinae	<i>Lepidonia wendtiana</i> (B.L. Turner) Redonda-Martínez & Villaseñor	terminal	dicasial	corimbiformes	ausentes
Leiboldiinae	<i>Stramentopappus congestiflorus</i> Redonda-Martínez & Villaseñor	terminal	dicasial	glomérulos	presentes
Leiboldiinae	<i>Stramentopappus pooleae</i> (B.L. Turner) H. Rob. & V.A. Funk	terminal	dicasial	corimbiformes	ausentes
Lepidaploinae	<i>Harleya oxylepis</i> (Benth.) S.F. Blake	terminal	dicasial	cimosas	ausentes
Lepidaploinae	<i>Lepidaploa tortuosa</i> (L.) H. Rob.	terminal	monocasial	cimas escorpioideas	presentes
Lepidaploinae	<i>Stenocephalum jucundum</i> (Gleason) H. Rob.	axilar	dicasial	espícoformes	presentes
Piptocarphinae	<i>Critoniopsis uniflora</i> (Sch. Bip.) H. Rob.	terminal	dicasial	corimbiformes	ausentes
Piptocarphinae	<i>Piptocarpha poeppigiana</i> (DC.) Baker	axilar y terminal	dicasial	corimbiforme compacta	ausentes
Rolandrinae	<i>Spiracantha cornifolia</i> Kunth	terminal	dicasial	glomérulos	presentes
Vernoniinae	<i>Cyrtocymura scorpioides</i> (Lam.) H. Rob.	terminal	monocasial	cimas escorpioideas	ausentes
Vernoniinae	<i>Vernonanthura patens</i> (Kunth) H. Rob.	terminal	monocasial	cimas escorpioideas	ausentes
Vernoniinae	<i>Vernonia alamanii</i> DC.	terminal	dicasial	umbeliformes	ausentes
Vernoniinae	<i>Vernonia bolleana</i> Sch. Bip.	terminal	dicasial	corimbos	ausentes
Vernoniinae	<i>Vernonia lindheimeri</i> A. Gray & Engelm.	terminal	dicasial	corimbos	ausentes

Tabla 2. Características del involucre. Los nombres precedidos por un asterisco corresponden a taxones introducidos.

Subtribu	Especie	Forma involucre	Número de series del involucre	Forma de los filarios	Ápice de los filarios	Persistencia de los filarios
Centratherinae	* <i>Centratherum punctatum</i>	hemisférico	4-5	oblongos	redondeado-mucronato	persistentes
Erlangeinae	* <i>Cyanthillium cinereum</i>	campanulado	3-4	linear-lanceoladas	agudo-mucronato	persistentes
Elephantopinae	<i>Elephantopus mollis</i>	turbinado	2	oblongo-lanceolados,	agudo-mucronato	persistentes
Elephantopinae	<i>Pseudelephantopus spicatus</i>	turbinado	2	oblongo-lanceolados	agudo-mucronato	persistentes
Leiboldiinae	<i>Bolanosa coulteri</i>	campanulado	5-6	lanceolados	agudo-mucronato	persistentes
Leiboldiinae	<i>Leiboldia guerreroana</i>	campanulado	5-6	lanceolados	agudo-mucronato	persistentes
Leiboldiinae	<i>Leiboldia serrata</i>	campanulado	5-6	lanceolados	agudo-mucronato	persistentes
Leiboldiinae	<i>Lepidonia alba</i>	hemisférico	5-6	oblongos	ampliamente ovado-mucronato	persistentes
Leiboldiinae	<i>Lepidonia callilepis</i> (Gleason) H. Rob. & V.A. Funk	hemisférico	5-6	oblongos	ampliamente ovado-mucronato	persistentes
Leiboldiinae	<i>Lepidonia corae</i>	hemisférico	5-6	oblongos	ampliamente ovado-mucronato	persistentes
Leiboldiinae	<i>Lepidonia jonesii</i>	hemisférico	5-6	oblongos	ampliamente ovado-mucronato	persistentes
Leiboldiinae	<i>Lepidonia lankesteri</i>	hemisférico	5-6	oblongos	ampliamente ovado-mucronato	persistentes
Leiboldiinae	<i>Lepidonia mexicana</i>	hemisférico	5-6	oblongos	ampliamente ovado-mucronato	persistentes
Leiboldiinae	<i>Lepidonia salvinae</i>	hemisférico	5-6	oblongos	ampliamente ovado-mucronato	persistentes
Leiboldiinae	<i>Lepidonia wendtiana</i>	hemisférico	5-6	oblongos	ampliamente ovado-mucronato	persistentes
Leiboldiinae	<i>Stramentopappus congestiflorus</i>	campanulado	6-7	lanceolados	agudo-mucronato	persistentes
Leiboldiinae	<i>Stramentopappus pooleae</i>	hemisférico	6-7	lanceolados	agudo-mucronato	persistentes
Lepidaploinae	<i>Harleya oxylepis</i>	turbinado	5-6	lanceolados	agudo-mucronato	persistentes
Lepidaploinae	<i>Lepidaploa tortuosa</i>	campanulado	5-6	oblongo-lanceolados	agudo-mucronato	persistentes
Lepidaploinae	<i>Stenocephalum jucundum</i>	turbinado	4-5	oblongos	mucronato-espinoso	persistentes
Piptocarphinae	<i>Critoniopsis uniflora</i>	campanulado	3-4	oblongo-elípticos	agudo-mucronato	deciduos
Piptocarphinae	<i>Piptocarpha poeppigiana</i>	urceolado	5-6	oblongo-ovados	agudo-redondeado, mucronato	deciduos
Rolandrinae	<i>Spiracantha cornifolia</i>	urceolado	2	cimbiformes	mucronato-espinoso	persistentes
Vernoniinae	<i>Cyrtocymura scorpioides</i>	campanulado	3-4	lanceolados	agudo-mucronato	persistentes
Vernoniinae	<i>Vernonanthura patens</i>	urceolado	4-5	oblongo-lanceolados	agudo-mucronato	persistentes
Vernoniinae	<i>Vernonia alamanii</i>	hemisférico	5-6	oblongos	mucronato-aristado	persistentes
Vernoniinae	<i>Vernonia bolleana</i>	turbinado-campanulado	5-6	oblongo-lanceolados	agudo-mucronato	persistentes
Vernoniinae	<i>Vernonia lindheimeri</i>	campanulado	5-6	oblongo-lanceolados	agudo-mucronato	persistentes

Tabla 3. Características del indumento del involucro. Los nombres precedidos por un asterisco corresponden a taxones introducidos, NA = No aplica.

Subtribu	Especie	Indumento de los filarios	Tricomas eglandulares	Tricomas glandulares
Centratherinae	* <i>Centratherum punctatum</i>	piloso y glandular	uniseriados con la célula apical subulada	tipo I
Erlangeinae	* <i>Cyanthillium cinereum</i>	piloso y glandular	uniseriados con la célula apical subulada	tipo I
Elephantopinae	<i>Elephantopus mollis</i>	piloso y glandular	uniseriados con la célula apical acicular, uniseriados con la célula apical subulada	tipo I
Elephantopinae	<i>Pseudelephantopus spicatus</i>	piloso y glandular	uniseriados con la célula apical acicular	tipo I
Leiboldiinae	<i>Bolanosa coulteri</i>	tomentoso	flageliformes	tipo II
Leiboldiinae	<i>Leiboldia guerreroana</i>	lanoso	flageliformes, geminados, uniseriados con la célula apical acicular	NA
Leiboldiinae	<i>Leiboldia serrata</i>	tomentoso	filiformes	tipo II
Leiboldiinae	<i>Lepidonia alba</i>	piloso y glandular	flageliformes	tipo II
Leiboldiinae	<i>Lepidonia callilepis</i>	piloso y glandular	uniseriados con la célula apical acicular	tipo II
Leiboldiinae	<i>Lepidonia corae</i>	piloso y glandular	cónicos, uniseriados con la célula apical subulada	tipo II
Leiboldiinae	<i>Lepidonia jonesii</i>	piloso y glandular	uniseriados con la célula apical acicular	tipo II
Leiboldiinae	<i>Lepidonia lankesteri</i>	piloso y glandular	flageliformes	tipo II
Leiboldiinae	<i>Lepidonia mexicana</i>	piloso y glandular	uniseriados con la célula apical aguda	tipo II
Leiboldiinae	<i>Lepidonia salvinae</i>	piloso y glandular	uniseriados con la célula apical subulada	tipo II
Leiboldiinae	<i>Lepidonia wendtiana</i>	piloso y glandular	flageliformes	tipo II
Leiboldiinae	<i>Stramentopappus congestiflorus</i>	piloso y glandular	cónicos, flageliformes	tipo II
Leiboldiinae	<i>Stramentopappus pooleae</i>	piloso y glandular	cónicos, flageliformes	tipo II
Lepidaploinae	<i>Harleya oxylepis</i>	piloso y glandular	uniseriados con la célula apical subulada	tipo I
Lepidaploinae	<i>Lepidaploa tortuosa</i>	piloso	geminados, uniseriados con la célula apical subulada	NA
Lepidaploinae	<i>Stenocephalum jucundum</i>	piloso y glandular	uniseriados con la célula apical acicular	tipo I
Piptocarphinae	<i>Critoniopsis uniflora</i>	piloso y glandular	uniseriados con la célula apical acicular	tipo I
Piptocarphinae	<i>Piptocarpha poeppigiana</i>	piloso	cónicos	NA
Rolandrinae	<i>Spiracantha cornifolia</i>	piloso y glandular	uniseriados con la célula apical subulada	tipo I
Vernoniinae	<i>Cyrtocymura scorpioides</i>	piloso y glandular	uniseriados con la célula apical acicular	tipo I
Vernoniinae	<i>Vernonanthura patens</i>	piloso y glandular	cónicos, geminados	tipo I
Vernoniinae	<i>Vernonia alamanii</i>	piloso	geminados	NA
Vernoniinae	<i>Vernonia bolleana</i>	tomentoso y glandular	cónicos	tipo I
Vernoniinae	<i>Vernonia lindheimeri</i>	tomentoso y glandular	en forma de T	tipo I

Tabla 4. Características de las cabezuelas. Los nombres precedidos por un asterisco corresponden a taxones introducidos, NA = No aplica.

Subtribu	Especie	Presencia de páleas	Número de flores por cabezuela	Elementos del vilano	Series vilano	Duración vilano	Color del vilano	Color de la corola
Centratherinae	* <i>Centratherum punctatum</i>	ausentes	60-70	cerdas capilares	2	persistente	blanco	morado
Erlangeinae	* <i>Cyanthillium cinereum</i>	ausentes	12-18	cerdas capilares	2	persistente	blanco	morado
Elephantopinae	<i>Elephantopus mollis</i>	ausentes	4	aristas	2	persistente	blanco	blanco
Elephantopinae	<i>Pseudelephantopus spicatus</i>	ausentes	4	aristas	2	persistente	blanco	blanco
Leiboldiinae	<i>Bolanosa coulteri</i>	presentes	80-90	cerdas capilares	2	persistente	blanco	morado
Leiboldiinae	<i>Leiboldia guerreroana</i>	ausentes	80-90	cerdas capilares	2	deciduo	blanco	morado
Leiboldiinae	<i>Leiboldia serrata</i>	ausentes	100-120	cerdas capilares	2	deciduo	blanco	morado
Leiboldiinae	<i>Lepidonia alba</i>	ausentes	90-106	cerdas capilares	2	deciduo	pajizo	blanco
Leiboldiinae	<i>Lepidonia callilepis</i>	ausentes	100-120	cerdas capilares	2	deciduo	pajizo	morado
Leiboldiinae	<i>Lepidonia corae</i>	ausentes	100-120	cerdas capilares	2	deciduo	pajizo	morado
Leiboldiinae	<i>Lepidonia jonesii</i>	ausentes	100-120	cerdas capilares	2	deciduo	pajizo	morado
Leiboldiinae	<i>Lepidonia lankesteri</i>	ausentes	100-120	cerdas capilares	2	deciduo	pajizo	morado
Leiboldiinae	<i>Lepidonia mexicana</i>	ausentes	100-120	cerdas capilares	2	deciduo	pajizo	morado
Leiboldiinae	<i>Lepidonia salvinae</i>	ausentes	100-120	cerdas capilares	2	deciduo	pajizo	morado
Leiboldiinae	<i>Lepidonia wendtiana</i>	ausentes	100-120	cerdas capilares	2	deciduo	pajizo	morado
Leiboldiinae	<i>Stramentopappus congestiflorus</i>	ausentes	20-30	cerdas capilares	3	deciduo	pajizo	morado
Leiboldiinae	<i>Stramentopappus pooleae</i>	ausentes	100-120	cerdas capilares	3	deciduo	pajizo	morado
Lepidaploinae	<i>Harleya oxylepis</i>	ausentes	8-10	vilano ausente	0	NA	NA	morado
Lepidaploinae	<i>Lepidaploa tortuosa</i>	ausentes	25-35	cerdas capilares	2	persistente	blanco	blanco-rosado
Lepidaploinae	<i>Stenocephalum jucundum</i>	ausentes	4	cerdas capilares	2	persistente	blanco	morado
Piptocarphinae	<i>Critoniopsis uniflora</i>	ausentes	1	cerdas capilares	2	persistente	blanco	morado
Piptocarphinae	<i>Piptocarpha poeppigiana</i>	ausentes	4-8	cerdas capilares	2	persistente	blanco	blanco
Rolandrinae	<i>Spiracantha cornifolia</i>	ausentes	1	escamas	1	persistente	blanco	morado
Vernoniinae	<i>Cyrtocymura scorpioides</i>	ausentes	18-22	cerdas capilares	2	persistente	blanco	rosado
Vernoniinae	<i>Vernonanthura patens.</i>	ausentes	15-20	cerdas capilares	2	persistente	blanco	blanco
Vernoniinae	<i>Vernonia alamanii</i>	ausentes	60-70	cerdas capilares	2	persistente	blanco	morado
Vernoniinae	<i>Vernonia bolleana</i>	ausentes	30-50	cerdas capilares	2	persistente	blanco	morado
Vernoniinae	<i>Vernonia lindheimeri</i>	ausentes	15-25	cerdas capilares	2	persistente	morado	morado

Tabla 5. Características del indumento de la corola. Los nombres precedidos por un asterisco corresponden a taxones introducidos, NA = No aplica.

Subtribu	Especie	Indumento de los pétalos	Tipo de tricomas eglandulares	Tipo de tricomas glandulares
Centratherinae	* <i>Centratherum punctatum</i>	glandular y papiloso	papilas	tipo IV
Erlangeinae	* <i>Cyanthillium cinereum</i>	piloso	uniseriados con la célula apical subulada	tipo II
Elephantopinae	<i>Elephantopus mollis</i>	ausente	NA	NA
Elephantopinae	<i>Pseudelephantopus spicatus</i>	papiloso	papilas	NA
Leiboldiinae	<i>Bolanosa coulteri</i>	glandular	cónicos	tipo III
Leiboldiinae	<i>Leiboldia guerreroana</i>	glandular	cónicos	tipo III
Leiboldiinae	<i>Leiboldia serrata</i>	glandular	cónicos	tipo III
Leiboldiinae	<i>Lepidonia alba</i>	glandular	NA	tipo III
Leiboldiinae	<i>Lepidonia callilepis</i>	glandular	NA	tipo III
Leiboldiinae	<i>Lepidonia corae</i>	piloso en los pétalos, glandular en el tubo	cónicos únicamente en los lóbulos	tipo III en el tubo de la corola
Leiboldiinae	<i>Lepidonia jonesii</i>	glandular	NA	tipo III
Leiboldiinae	<i>Lepidonia lankesteri</i>	glandular y papiloso	papilas	tipo III
Leiboldiinae	<i>Lepidonia mexicana</i>	glandular	NA	tipo III
Leiboldiinae	<i>Lepidonia salvinae</i>	glandular y piloso	cónicos, uniseriados con una célula apical acicular	tipo III
Leiboldiinae	<i>Lepidonia wendtiana</i>	glandular y papiloso	papilas	tipo III
Leiboldiinae	<i>Stramentopappus congestiflorus</i>	glandular	NA	tipo III
Leiboldiinae	<i>Stramentopappus pooleae</i>	glandular	NA	tipo III
Lepidaploinae	<i>Harleya oxylepis</i>	glandular y papiloso	papilas	tipo II
Lepidaploinae	<i>Lepidaploa tortuosa</i>	piloso	geminados	NA
Lepidaploinae	<i>Stenocephalum jucundum</i>	papiloso	papilas	NA
Piptocarphinae	<i>Critoniopsis uniflora</i>	glandular	NA	tipo II
Piptocarphinae	<i>Piptocarpha poeppigiana</i>	glandular y piloso	estrellados	tipo II
Rolandrinae	<i>Spiracantha cornifolia</i>	piloso y papiloso	papilas, uniseriados con una célula apical acicular	NA
Vernoniinae	<i>Cyrtocymura scorpioides</i>	piloso y papiloso	papilas, uniseriados con una célula apical subulada	NA
Vernoniinae	<i>Vernonanthura patens</i>	papiloso	papilas	NA
Vernoniinae	<i>Vernonia alamanii</i>	glandular y papiloso	papilas	tipo I
Vernoniinae	<i>Vernonia bolleana</i>	glandular y papiloso	papilas	tipo I
Vernoniinae	<i>Vernonia lindheimeri</i>	glandular y papiloso	papilas	tipo I

Tabla 6. Características de la superficie de los pétalos. Los nombres precedidos por un asterisco corresponden a taxones introducidos. NA = No aplica.

Subtribu	Especie	Forma de las células epidérmicas	Ondulación de las paredes anticlinales	Forma de las paredes periclinales	Escultura primaria	Orientación de pliegues o estrías
Centratherinae	* <i>Centratherum punctatum</i>	tetraedrales	en S	convexas	estriada	irregular
Erlangeinae	* <i>Cyanthillium cinereum</i>	tetraedrales	en S	convexas	estriada principalmente en el ápice de los pétalos	irregular
Elephantopinae	<i>Elephantopus mollis</i>	tetraedrales	en S	convexas	estriada principalmente en el ápice de los pétalos	longitudinal
Elephantopinae	<i>Pseudelephantopus spicatus</i>	tetraedrales	en S	convexas	estriada	irregular
Leiboldiinae	<i>Bolanosa coulteri</i>	tetraedrales	tabular irregular	convexas	plegada	irregular
Leiboldiinae	<i>Leiboldia guerreroana</i>	tetraedrales	en V	convexas	estriada	longitudinal
Leiboldiinae	<i>Leiboldia serrata</i>	tetraedrales	en S	convexas	estriada	longitudinal
Leiboldiinae	<i>Lepidonia alba</i>	tetraedrales	en S	cóncavas	estriada	longitudinal
Leiboldiinae	<i>Lepidonia callilepis</i>	tetraedrales	en S	convexas	lisa	NA
Leiboldiinae	<i>Lepidonia corae</i>	tetraedrales	en S	convexas	estriada	irregular
Leiboldiinae	<i>Lepidonia jonesii</i>	tetraedrales	en S, raro en V	convexas	estriada	transversal
Leiboldiinae	<i>Lepidonia lankesteri</i>	poligonales	en V	cóncavas	plegada	transversal
Leiboldiinae	<i>Lepidonia mexicana</i>	tetraedrales	tabular	convexas	lisa	NA
Leiboldiinae	<i>Lepidonia salvinae</i>	tetraedrales	tabular	convexas	lisa	NA
Leiboldiinae	<i>Lepidonia wendtiana</i>	tetraedrales	tabular irregular	cóncavas	estriada	irregular
Leiboldiinae	<i>Stramentopappus congestiflorus</i>	tetraedrales	en V	convexas	estriada	irregular
Leiboldiinae	<i>Stramentopappus pooleae</i>	tetraedrales	en V	convexas	pustulada	NA
Lepidaploinae	<i>Harleya oxylepis</i>	poligonales	tabular irregular	cóncavas	estriada	irregular
Lepidaploinae	<i>Lepidaploa tortuosa</i>	tetraedrales	en S	convexas	lisa	NA
Lepidaploinae	<i>Stenocephalum jucundum</i>	tetraedrales	tabular	convexas	estriada	longitudinal
Piptocarphinae	<i>Critoniopsis uniflora</i>	tetraedrales	tabular	convexas	plegada	irregular
Piptocarphinae	<i>Piptocarpha poeppigiana</i>	tetraedrales	tabular	convexas	estrida	irregular
Rolandrinae	<i>Spiracantha cornifolia</i>	tetraedrales	tabular	convexas	estriada	longitudinal
Vernoniinae	<i>Cyrtocymura scorpioides</i>	tetraedrales	en V	convexas	plegada	transversal
Vernoniinae	<i>Vernonanthura patens</i>	tetraedrales	en S	convexas	estriada	transversal
Vernoniinae	<i>Vernonia alamanii</i>	tetraedrales	tabular irregular	convexas	plegada	irregular
Vernoniinae	<i>Vernonia bolleana</i>	tetraedrales	en S, raro V	convexas	lisa	NA
Vernoniinae	<i>Vernonia lindheimeri</i>	tetraedrales	en S	convexas	plegada	irregular

Tabla 7. Características del androceo y el gineceo. Los nombres precedidos por un asterisco corresponden a taxones introducidos.

Subtribu	Especie	Forma de los apéndices apicales de las anteras	Longitud de los apéndices apicales (mm)	Forma de la base de las anteras	Longitud de la base (mm)	Forma de las papilas de la superficie estigmática	Forma de la base del estilo	Presencia de nodo estilar
Centratherinae	* <i>Centratherum punctatum</i>	lanceolados	0.56-0.76	sagitada	0.82-1.10	lageniformes	cilíndrica	ausente
Erlangeinae	* <i>Cyanthillium cinereum</i>	oblongo-triangules	0.20-0.33	sagitada	0.23-0.40	lageniformes	bulbiforme	presente
Elephantopinae	<i>Elephantopus mollis</i>	deltados	0.18-0.35	sagitada	0.23-0.40	prismáticas	cilíndrica	ausente
Elephantopinae	<i>Pseudelephantopus spicatus</i>	deltados	0.30-0.35	sagitada	0.64-0.76	prismáticas	obcónica	presente
Leiboldiinae	<i>Bolanosa coulteri</i>	lanceolados	1.30-1.70	sagitada	1.27-1.40	lageniformes	bulbiforme	presente
Leiboldiinae	<i>Leiboldia guerreroana</i>	lanceolados	1.0-1.34	sagitada	1.23-1.35	lageniformes	bulbiforme	presente
Leiboldiinae	<i>Leiboldia serrata</i>	lanceolados	0.80-1.20	sagitada	1.28-2.00	lageniformes	bulbiforme	presente
Leiboldiinae	<i>Lepidonia alba</i>	deltados	0.42-0.54	sagitada	1.30-1.56	lageniformes		
Leiboldiinae	<i>Lepidonia callilepis</i>	lanceolados	0.74-0.84	sagitada	1.84-2.22	lageniformes	cilíndrica	ausente
Leiboldiinae	<i>Lepidonia corae</i>	deltados	0.60-0.72	sagitada	1.41-1.50	lageniformes	cilíndrica	ausente
Leiboldiinae	<i>Lepidonia jonesii</i>	deltados	0.56-0.74	sagitada	1.36-1.68	lageniformes	cilíndrica	ausente
Leiboldiinae	<i>Lepidonia lankesteri</i>	deltados	0.60-0.65	sagitada	1.50-1.60	lageniformes	cilíndrica	ausente
Leiboldiinae	<i>Lepidonia mexicana</i>	deltados	0.30-0.45	sagitada	1.44-1.60	lageniformes	cilíndrica	ausente
Leiboldiinae	<i>Lepidonia salvinae</i>	deltados	0.45-0.60	sagitada	1.54-1.88	lageniformes	cilíndrica	ausente
Leiboldiinae	<i>Lepidonia wendiana</i>	deltados	0.57-0.62	sagitada	1.36-1.42	lageniformes	obcónica	presente
Leiboldiinae	<i>Stramentopappus congestiflorus</i>	deltados	0.45-0.50	sagitada	0.760-1.26	lageniformes	cilíndrica	ausente
Leiboldiinae	<i>Stramentopappus pooleae</i>	deltados	0.46-0.54	sagitada	1.20-1.31	lageniformes	cilíndrica	ausente
Lepidaploinae	<i>Harleya oxylepis</i>	lanceolados	0.50-0.63	sagitada	0.72-1.05	lageniformes	cilíndrica	ausente
Lepidaploinae	<i>Lepidaploa tortuosa</i>	triangulares	0.60-0.75	sagitada	0.88-1.60	lageniformes	cilíndrica	ausente
Lepidaploinae	<i>Stenocephalum jucundum</i>	oblongo-triangules	0.35-0.52	sagitada	0.80-1.00	lageniformes	cilíndrica	ausente
Piptocarphinae	<i>Critoniopsis uniflora</i>	lanceolados	1.00-1.30	sagitada	1.06-1.43	lageniformes	bulbiforme	presente
Piptocarphinae	<i>Piptocarpha poeppigiana</i>	lanceolados	0.60-0.86	triangular	1.24-2.00	lageniformes	bulbiforme	presente
Rolandrinae	<i>Spiracantha cornifolia</i>	lanceolados	0.32-0.42	sagitada	0.32-0.37	lageniformes	cilíndrica	ausente
Vernoniinae	<i>Cyrtocymura scorpoides</i>	triangulares	0.70-0.90	sagitada	0.46-0.73	lageniformes	bulbiforme	presente
Vernoniinae	<i>Vernonanthura patens</i>	lanceolados	0.56-0.75	sagitada	0.68-0.80	lageniformes	bulbiforme	presente
Vernoniinae	<i>Vernonia alamanii</i>	lanceolados	1.00-1.65	sagitada	1.28-1.45	lageniformes	bulbiforme	presente
Vernoniinae	<i>Vernonia bolleana</i>	lanceolados	0.90-1.20	sagitada	1.61-1.83	lageniformes	cilíndrica	ausente
Vernoniinae	<i>Vernonia lindheimeri</i>	lanceolados	1.30-1.46	sagitada	1.27-1.42	lageniformes	cilíndrica	ausente

Apéndice 1. Matriz y lista de caracteres utilizados en el análisis cladístico.

Taxones	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31
<i>Sinc-deppeana</i>	1	1	4	0	0	6	2	1	0	0	0	0	4	0	0	0	1,4	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	2	0	0	0
<i>Liab-bourgeaui</i>	1	1	4	0	0	4	2	1	0	1	0	0	0,3	0	0	0	3	0	0	1	0	2	0	2	0	0	1	2	0	0	0
<i>Cent-punctatum</i>	1	0	0	1	1	6	3	2	0	0	0	0	5	1	0	3	1	3	0	2	0	1	0	1	0	0	0	2	0	0	0
<i>Cyan-cinerum</i>	1	1	1	0	1	3	2	1	0	1,2	0	0	5	1	0	3	5	1	0	2	0	1	0	0,4	0	0	2	2	0	0	0
<i>Elep-mollis</i>	1	1	6	1	1	1	0	0	0	0,1	0	0	5,6	1	0	1	0	0	0	2	0	1	1	3	0	1	0	1	0	0	2
<i>Pseu-spicatus</i>	0	1	3	1	1	1	0	0	0	0,1	0	0	6	1	0	1	1	0	0	2	0	1	0	3	0	1	1	1	0	0	2
<i>Crit-uniflora</i>	1	1	0	1	0	2	1	1	1,3	0	0	0	1	0	3	0	1	0	0	0	2	0	1	0	0	0	2	2	0	0	0
<i>Pipt-poepigiana</i>	0,1	1	4	1	1	2	1	3	1	0,4	0	0	5	0	0	1	7	1	0	0	0	1	0	1	0	0	2	2	0	0	0
<i>Harl-oxylepis</i>	1	1	1	0	1	2	0	3	0	1	0	0	5	1	0	3	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	-	-	-
<i>Lep-tortuosa</i>	1	0	2	1	1	4	2	3	0	0,1	0	0	5	0	0	0,1	3	0	0	2	0	0	-	2	0	0	0	2	0	0	0
<i>Sten-jucundum</i>	0	1	3	1	1	1	0	2	0	0	0	0	6	1	0	3	1	0	0	0	0	1	1	0,2	0	0	0	2	0	0	0
<i>Spir-cornifolia</i>	1	1	6	1	1	0	1	0	0	5	0	1	6	1	0	3	1,6	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1
<i>Cyrt-scorpioides</i>	1	0	2	0	1	3	2	1	0	1	0	0	6	1	0	2	1,5	1	0	3	0	2	2	2	0	0	2	2	0	0	0
<i>Vnt-patens</i>	1	0	2	0	1	3	1	2	0	0,1	0	0	0,1	1	0	1	1	0	0	2	0	1	2	1	0	0	2	2	0	0	0
<i>Ver-alamanii</i>	1	1	5	0	1	6	3	3	0	0	0	0	1	0	0	3	1	1	0	1	0	2	0	1	1	0	2	2	0	0	0
<i>Ver-bolleana</i>	1	1	4	0	1	5	2	3	0	0,1	0	1	0	1	0	3	1	1	0	2,3	0	0	-	1	1	0	0	2	0	0	0
<i>Ver-lindheimeri</i>	1	1	4	0	1	4	2	3	0	0,1	0	1	7	1	0	3	1	1	0	2	0	2	0	1	1	0	0	2	0	2	0
<i>Bol-coulteri</i>	1	1	6	1	1	7	2	3	0	1	0	1	3	2	1	3	2	2	0	1	0	2	0	1	0	0	2	2	0	0	0
<i>Lei-guerreroana</i>	1	1	6	1	1	7	2	3	0	1	0	2	1,3	0	0	3	2	2	0	3	0	1	1	1	0	0	2	2	1	0	0
<i>Lei-serrata</i>	1	1	6	1	1	8	2	3	0	1	0	1	0,2	2	0	3	2	2	0	2	0	1	1	1	0	0	2	2	1	0	0
<i>Lnja-alba</i>	1	1	4	0	1	8	3	3	0	0	1	0	3,6	2	0	1	0	2	0	2	1	1	1	3	0	0	0	2	1	1	0
<i>Lnja-callilepis</i>	1	1	4	0	1	8	3	3	0	0	1	0	6	2	0	3	0	2	0	2	0	0	-	1	0	0	0	2	1	1	0
<i>Lnja-corae</i>	1	1	4	0	1	8	3	3	0	0	1	0	0	2	0	3	2	2	0	2	0	1	0	3	0	0	0	2	1	1	0
<i>Lnja-jonesii</i>	1	1	4	0	1	8	3	3	0	0	1	0	6	2	0	3	0	2	0	2,3	0	1	2	3	0	0	0	2	1	1	0
<i>Lnja-lankesteri</i>	1	1	4	0	1	8	3	3	0	0	1	0	3	2	0	3	1	2	1	3	1	2	2	3	0	0	0	2	1	1	0
<i>Lnja-mexicana</i>	1	1	4	0	1	8	3	3	0	0	1	0	4	2	0	3	0	2	0	0	0	0	-	3	0	0	0	2	1	1	0
<i>Lnja-salvinae</i>	1	1	4	0	1	8	3	3	0	0	1	0	5	2	0	3	2,6	2	0	0	0	0	-	3	0	0	0	2	1	1	0
<i>Lnja-wendtiana</i>	1	1	4	0	1	8	3	3	0	0	1	0	5	2	0	3	1	2	0	1	1	1	0	3	0	0	1	2	1	1	0
<i>Stram-congestiflorus</i>	1	1	6	1	1	4	2	4	0	1	0	0	0,3	2	0	3	0	2	0	3	0	1	0	3	0	0	0	3	1	1	0
<i>Stram-pooleae</i>	1	1	4	0	1	8	3	4	0	1	0	0	0,3	2	0	3	0	2	0	3	0	3	-	3	0	0	0	3	1	1	0

Lista de caracteres

1. Posición de las inflorescencias: axilares = 0; terminales = 1.
2. Forma del paracladio: monocasio = 0; dicasio = 1. .
3. Agrupación de las cabezuelas en inflorescencias secundarias: cabezuelas solitarias = 0; cimosas = 1; cimas escorpioideas = 2; espiciformes = 3; corimbiformes = 4; umbeliformes = 5; glomérulos = 6.
4. Presencia de brácteas asociadas a las cabezuelas: ausentes = 0; presentes = 1.
5. Tipo de cabezuelas: heterógamas = 0; homógamas = 1.
6. Número de flores por cabezuela: 1 = 0; 4 = 1; 10 = 2; 15 = 3; 20-30 = 4; 40-50 = 5; 60-70 = 6; 80-90 = 7; 95-120 = 8.
7. Forma del involucro: turbinado = 0; urceolado = 1; campanulado = 2; hemisférico = 3.
8. Número de series del involucro: 2 = 0; 3-4 = 1; 4-5 = 2; 5-6 = 3; 6-7 = 4.
9. Duración de los filarios: persistentes = 0; deciduos = 1.
10. Forma de los filarios: oblongos = 0; lanceolados = 1; lineares = 2; elípticos = 3; ovados = 4; cimbiformes = 5.
11. Forma y terminación del ápice de los filarios: agudo mucronato = 0; ampliamente ovado apiculado = 1.
12. Indumento del involucro: piloso = 0; tomentoso = 1; lanoso = 2.
13. Tipo de tricomas eglandulares en los filarios: cónicos = 0; geminados = 1; filiformes = 2; flageliformes = 3; uniseriados con la célula apical aguda = 4; uniseriados con la célula apical subulada = 5; uniseriados con la célula apical acicular = 6; en forma de T = 7.
14. Presencia y tipo de glándulas en los filarios: ausentes = 0; Tipo I, con 2-3 células basales = 1; Tipo II, con 3-4 células basales = 2.
15. Presencia de páleas en el receptáculo: ausentes = 0; presentes = 1.
16. Color de la corola: amarillo = 0; blanco = 1; rosado = 2; morado = 3.
17. Tipo de tricomas eglandulares en los lóbulos de la corola: ausentes = 0; papilas = 1; cónicos = 2; geminados = 3; flageliformes = 4; uniseriados célula apical subulada = 5; uniseriados célula apical acicular = 6; estrellados = 7.
18. Presencia y tipo de glándulas en los lóbulos de la corola: ausentes = 0; Tipo I, con 3-4 pares de células basales = 1; Tipo II, con 5-6 pares de células basales = 2; Tipo III, con 8-10 pares de células basales = 3.
19. Forma de las células epidérmicas de la superficie de los pétalos: tetragonales alargadas = 0; poligonales alargadas = 1.
20. Tipo de ondulación en las paredes anticlinales de la superficie de los pétalos: recta regular = 0; recta irregular = 1; en forma de S = 2; en forma de V = 3.
21. Forma de las paredes periclinales en la superficie de los pétalos: convexa = 0; cóncava = 1.
22. Tipo de escultura primaria en la superficie de los pétalos: lisa = 0; estriada = 1; plegada = 2; pustulada = 3.
23. Orientación de la escultura primaria en las células epidérmicas de la superficie de los pétalos: irregular = 0; longitudinal = 1; transversal = 2.
24. Forma del ápice de las anteras: oblongo = 0; lanceolado = 1; triangular = 2; deltado = 3.
25. Presencia de glándulas en las anteras: ausentes = 0; presentes = 1.
26. Forma de las papilas en la superficie estigmática: lageniformes = 0; prismáticas = 1.
27. Forma de la base estilo: cilíndrica = 0; obcónica = 1; bulbiforme = 2.

28. Número de series del vilano: ausente = 0; 1 (uniseriado) = 1; 2 (biseriado) = 2; 3 o más (multiseriado) = 3.

29. Duración del vilano: persistente = 0; deciduo = 1.

30. Color del vilano: blanco = 0; pajizo = 1; morado = 2.

31. Elementos que conforman el vilano: cerdas capilares = 0; escamas = 1; aristas = 2.

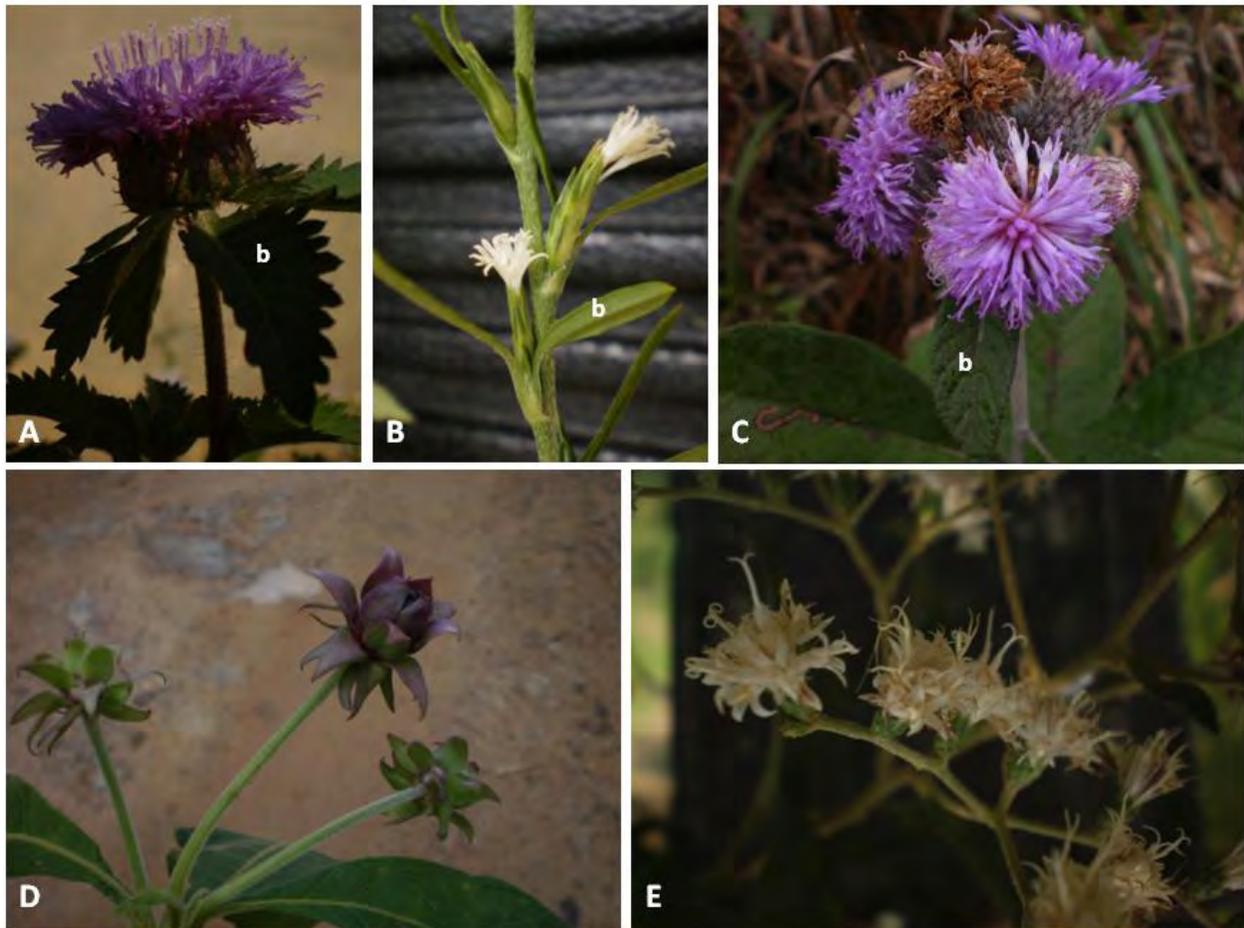


Figura 1. Algunos tipos de inflorescencias en especies neotropicales de Vernoniaceae. A. Cabezuela solitaria de *Centratherum punctatum*. B. Inflorescencia espiciforme de *Pseudelephantopus spicatus*, C. Cabezuelas de *Leiboldia serrata* agregadas en glomérulos. D. Inflorescencia corimbiforme de *Lepidonia callilepis*. E. Cabezuelas de *Vernonanthura patens* agregadas en cimas escorpioides. Con la letra b están señaladas las brácteas asociadas a las cabezuelas.

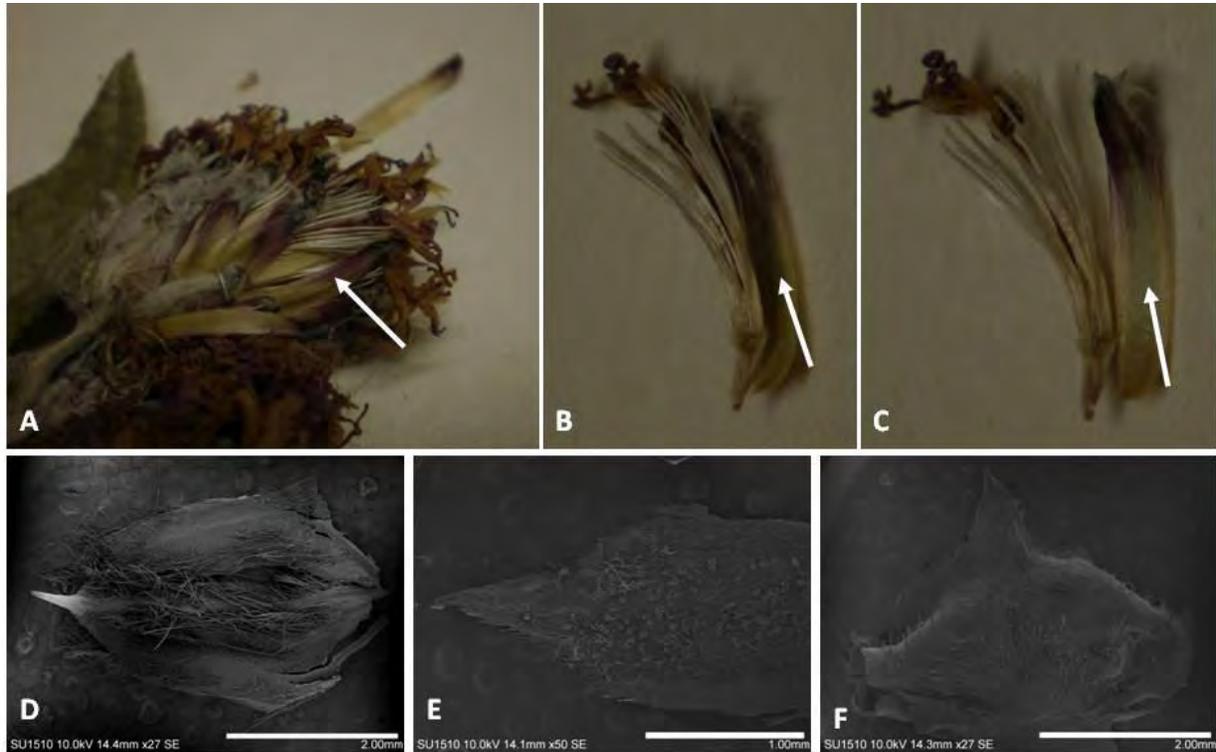


Figura 2. Características del receptáculo y los filarios. A. Cabezuela de *Bolanosa coulteri*. B. Flor con pálea en *B. coulteri*. C. Pálea separada de la flor en *B. coulteri*. D. Filario cimbiforme con el ápice espinoso en *Spiracantha cornifolia*. E. Filario con el ápice agudo mucronato en *Stramentopappus pooleae*. F. Filario con el ápice ampliamente ovado-mucronato en *Lepidonia jonesii*. Las flechas señalan las páleas.

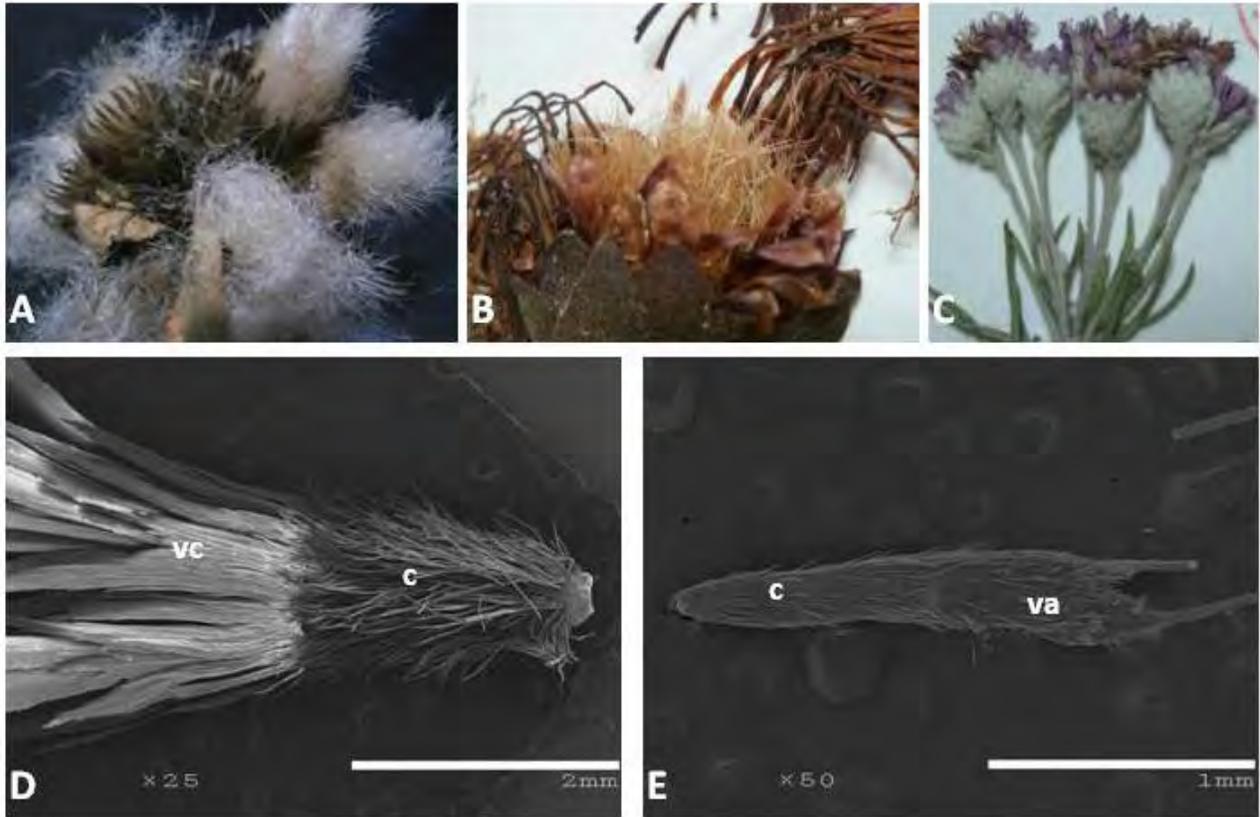


Figura 3. Características del vilano y los elementos que lo conforman. A. Vilano blanco en *Leiboldia serrata*. B. Vilano pajizo en *Lepidonia callilepis*. C. Vilano morado en *Vernonia lindheimeri*. D. Vilano biseriado de cerdas capilares (vc) en *Bolanosa coulteri*. E. Vilano de aristas (va) en *Elephantopus mollis*. c = cipsela.

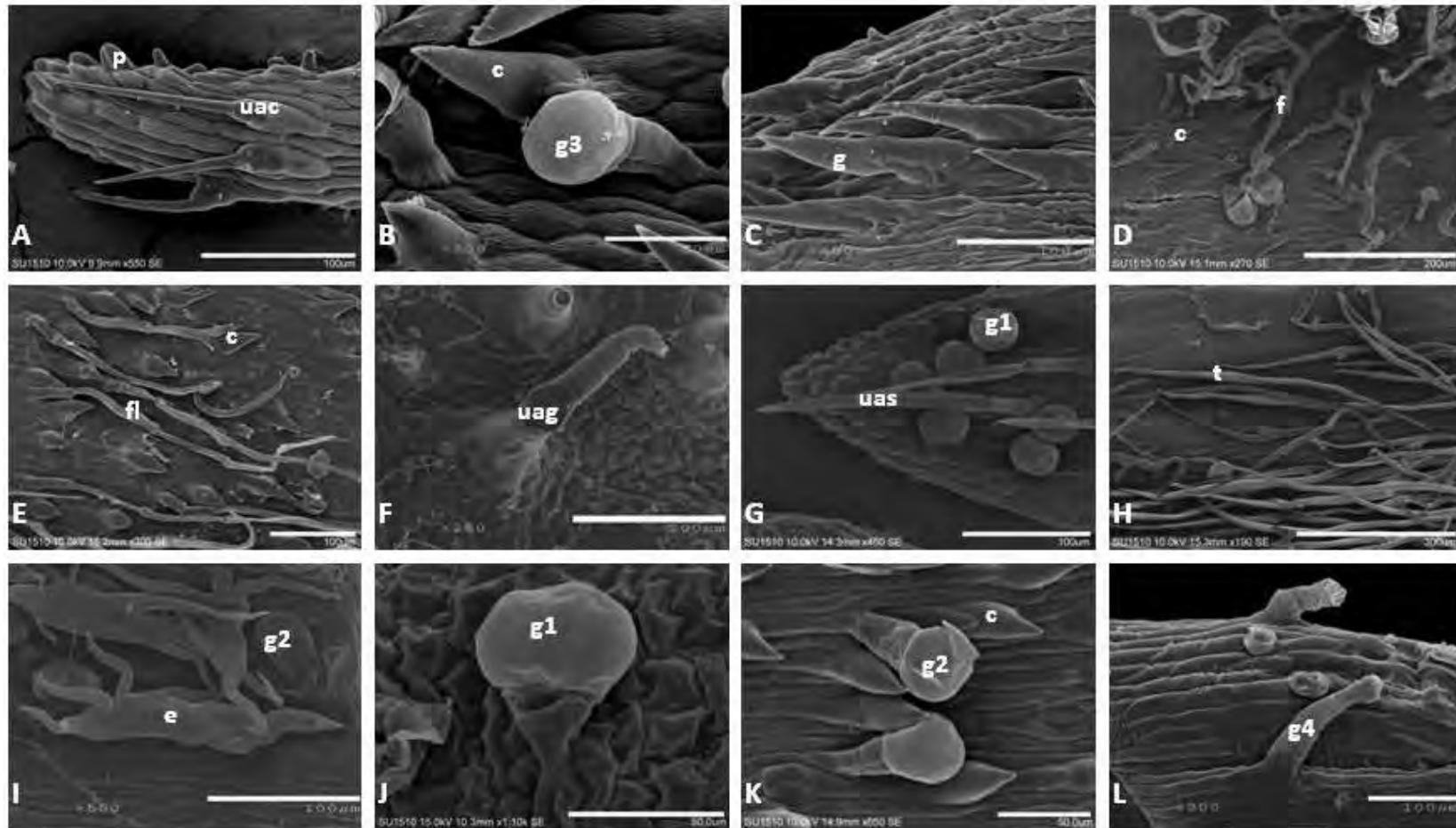


Figura 4. Diversidad de tricomas en las flores. A. Pétalo de *Spiracantha cornifolia*. B. Pétalo de *Leiboldia serrata*. C. Pétalo de *Lepidaploa tortuosa*. D. Filario de *L. serrata*. E. Filario de *Stramentopappus pooleae*. F. Filario de *Lepidonia mexicana*. G. Pétalo de *Cyanthillium cinereum*. H. Filario de *Vernonia lindheimeri*. I. Pétalo de *Piptocarpha poeppigiana*. J. Pétalo de *Vernonia alamanii*. K. Filario de *L. serrata*. L. Pétalo de *Centratherum punctatum*. p = papila, c = tricoma cónico, f = tricoma filiforme, fl = tricomas flageliforme, g = tricoma geminado, e = tricoma estrellado, t = tricoma en forma de T, uac = tricoma uniseriado con la célula apical acicular, uag = tricoma uniseriado con la célula apical aguda, uas = tricoma uniseriado con la célula apical subulada, g1 = glándulas tipo I, g2 = glándulas tipo II, g3 = glándulas tipo III, g4 = glándulas tipo IV.

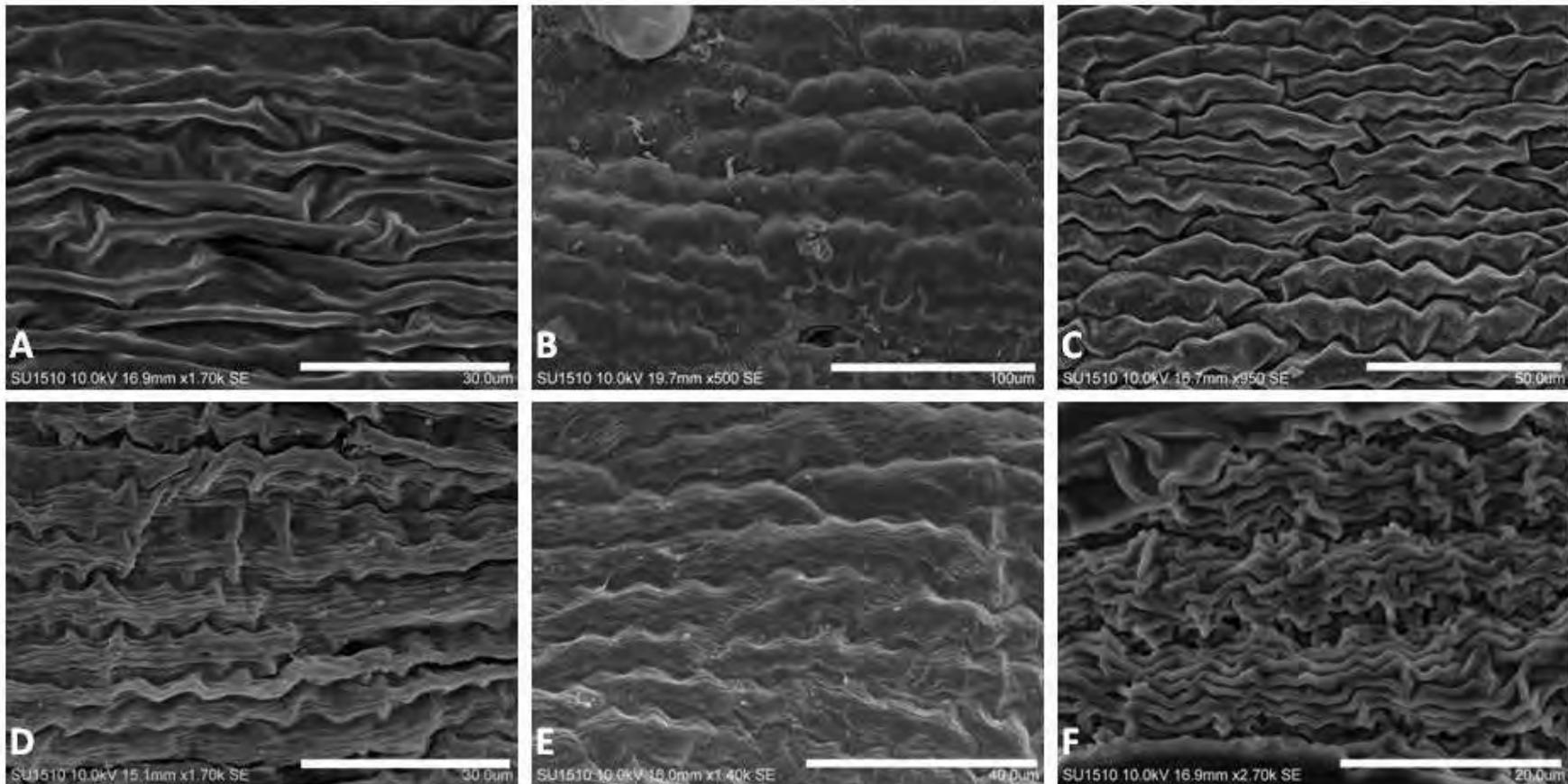


Figura 5. Características de la superficie de los pétalos. A. Superficie con células tabulares, cóncavas, escultura primaria estriada con orientación irregular en *Harleya oxylepis*. B. Superficie con células onduladas en forma de S, convexas, escultura primaria lisa en *Lepidonia calillepis*. C. Superficie con células onduladas en forma de V, convexas, escultura primaria pustulada en *Stramentopappus pooleae*. D. Superficie con células onduladas en forma de V, convexas, escultura primaria plegada con orientación longitudinal en *Cyrtocymura scorpioides*. E. Superficie con células onduladas en forma de S, convexas, escultura primaria estriada con orientación longitudinal en *Elephantopus mollis*. F. Superficie con células tabulares, convexas, escultura primaria plegada con orientación irregular en *Critoniopsis uniflora*.

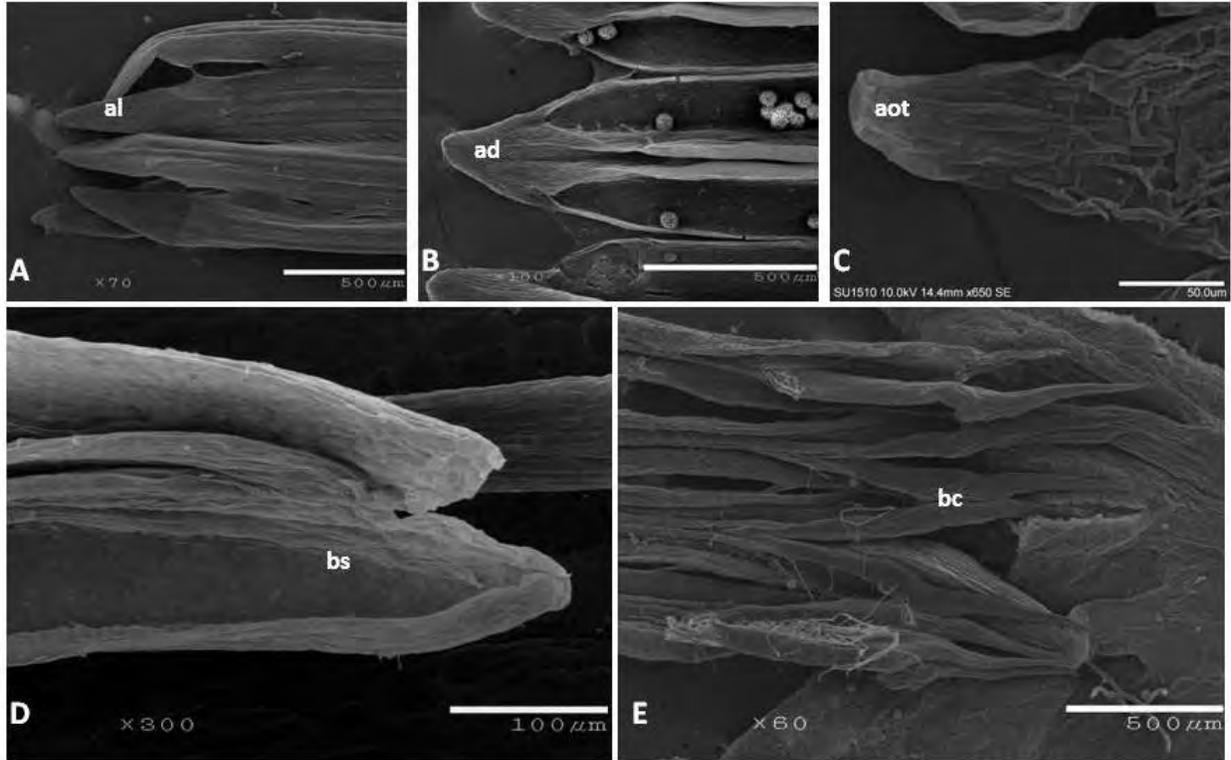


Figura 6. Características del androceo. A. Apéndices apicales lanceolados (al) en las anteras de *Vernonthura patens*. B. Apéndices apicales deltados (ad) en las anteras de *Lepidonia mexicana*. C. Apéndices apicales oblongo-trianguulares (aot) en las anteras de *Cyanthillium cinereum*. D. Antera calcarada con la base sagitada (bs) en *Pseudelephantopus spicatus*. E. Antera calcarada con la base caudada (bc) en *Piptocarpa poeppigiana*.

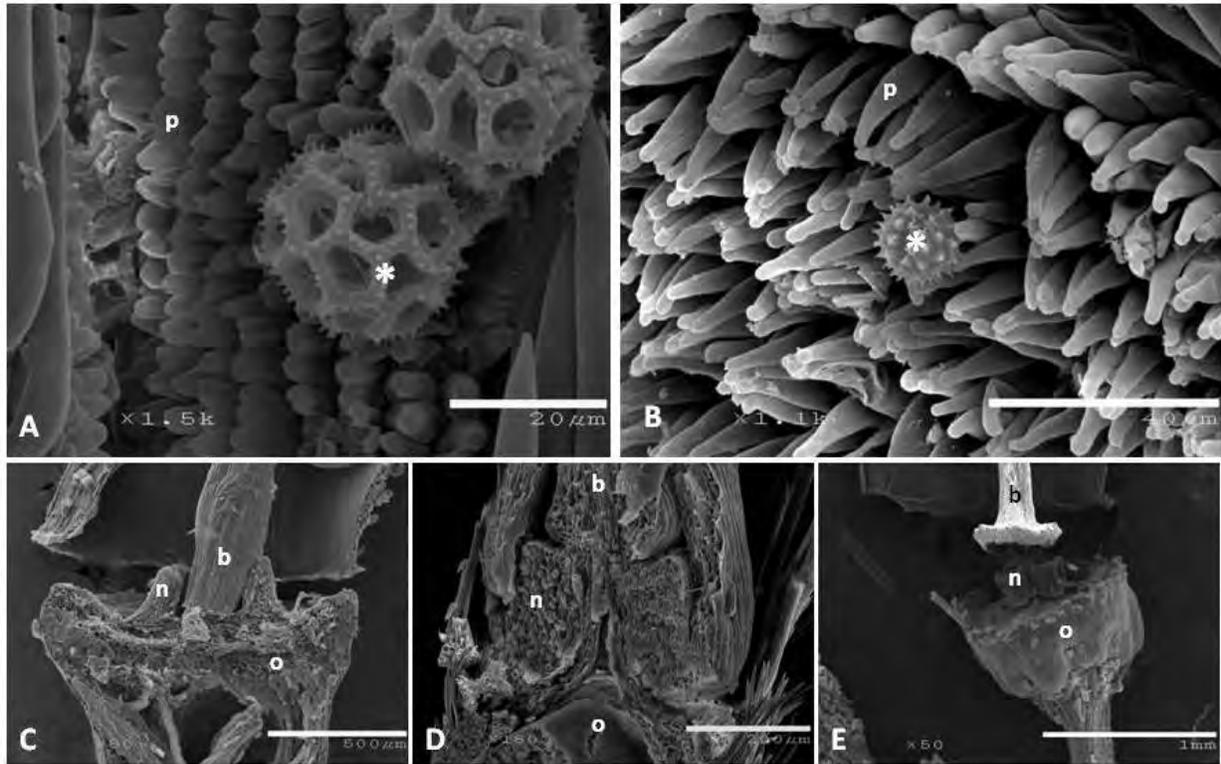


Figura 7. Características del gineceo. A. Superficie estigmática con papilas prismáticas en *Elephantopus mollis*. B. Superficie estigmática con papilas lageniformes en *Leiboldia serrata*. C. Base del estilo cilíndrica inmersa totalmente en el nectario en una flor de *Lepidonia salvinae*. D. Base del estilo obcónica parcialmente inmersa en el nectario en una flor de *Pseudelephantopus spicatus*. E. Base del estilo bulbiforme con inmersión apical en el nectario en una flor de *Vernonia alamanii*. p = papilas, * = polen, b = base estilo, n = nectario, o = ovario.

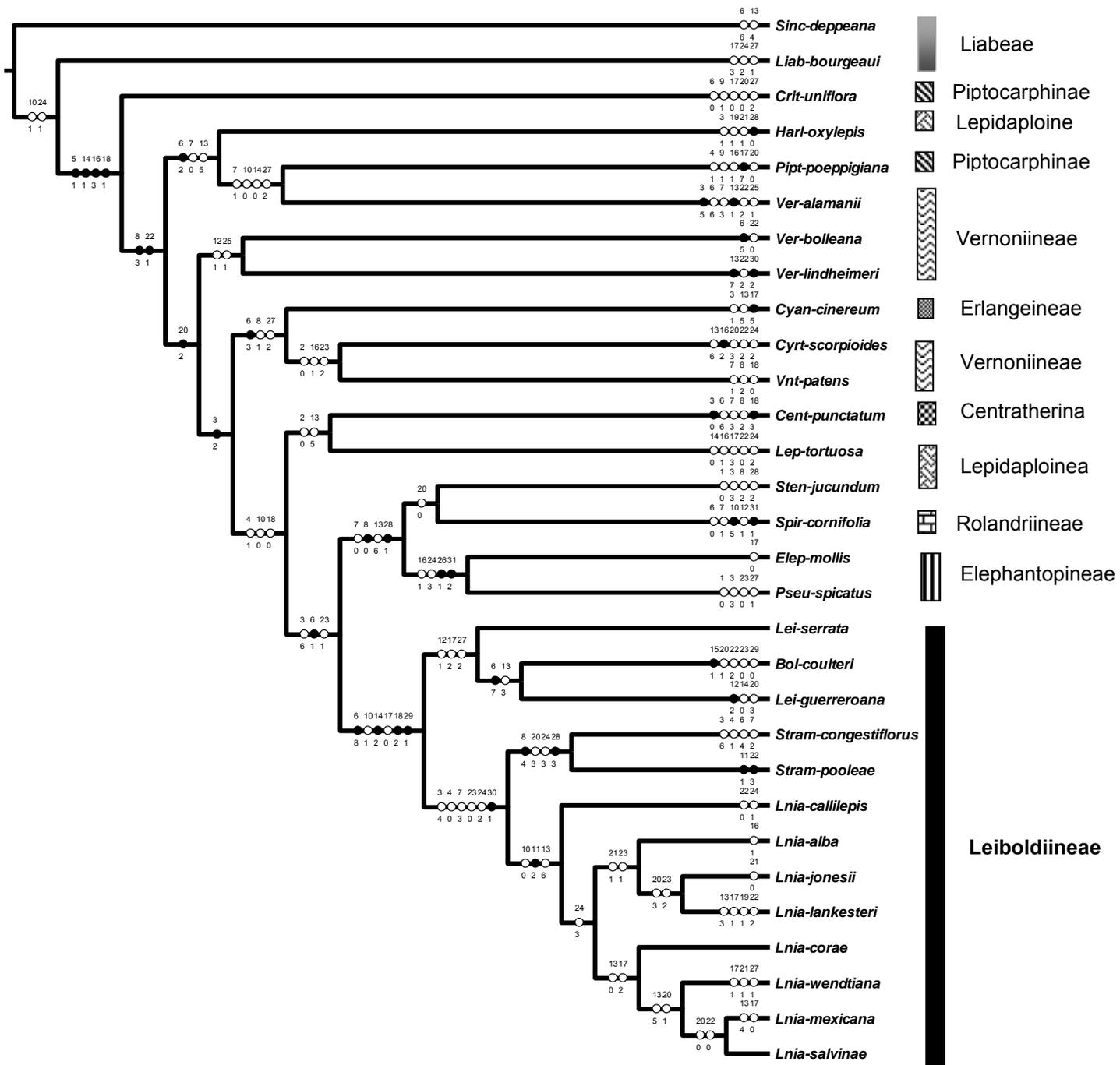


Figura 8. Uno de los 14 cladogramas igualmente parsimoniosos. Longitud (L) =171 pasos, índice de consistencia (IC) = 0.44, índice de retención (IR) = 0.62. Las sinapomorfías están indicadas con círculos negros y las simplesiomorfías con círculos blancos; los números por arriba de las ramas corresponden al número de carácter y los números por debajo de las ramas representan los estados de carácter.

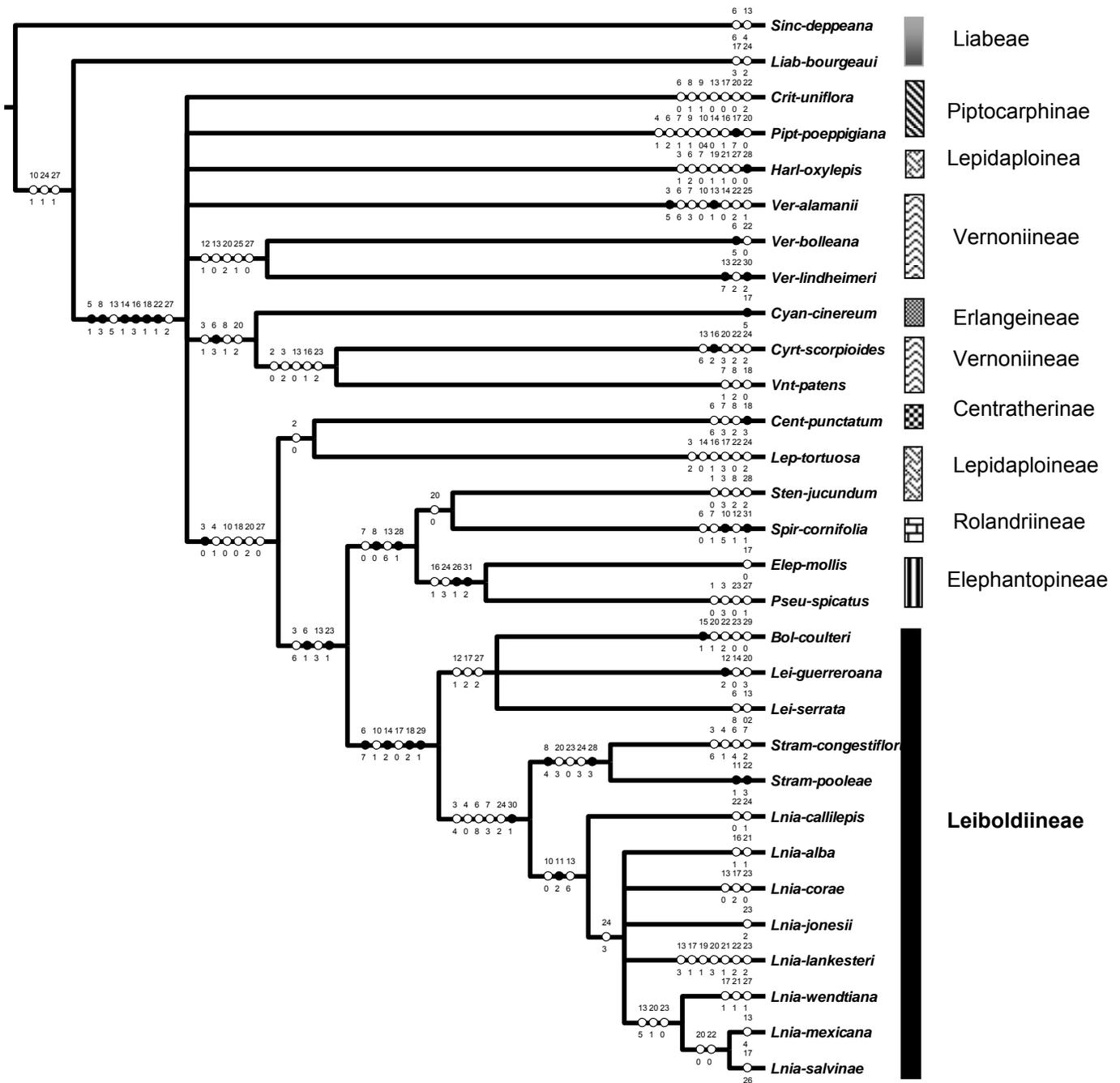


Figura 9. Cladograma de consenso estricto. L =187 pasos, IC = 0.41, IR = 0.56. Las sinapomorfias están indicadas con círculos negros y las simplesiomorfias con círculos blancos; los números por arriba de las ramas corresponden al número de carácter y los números por debajo de las ramas representan los estados de carácter.

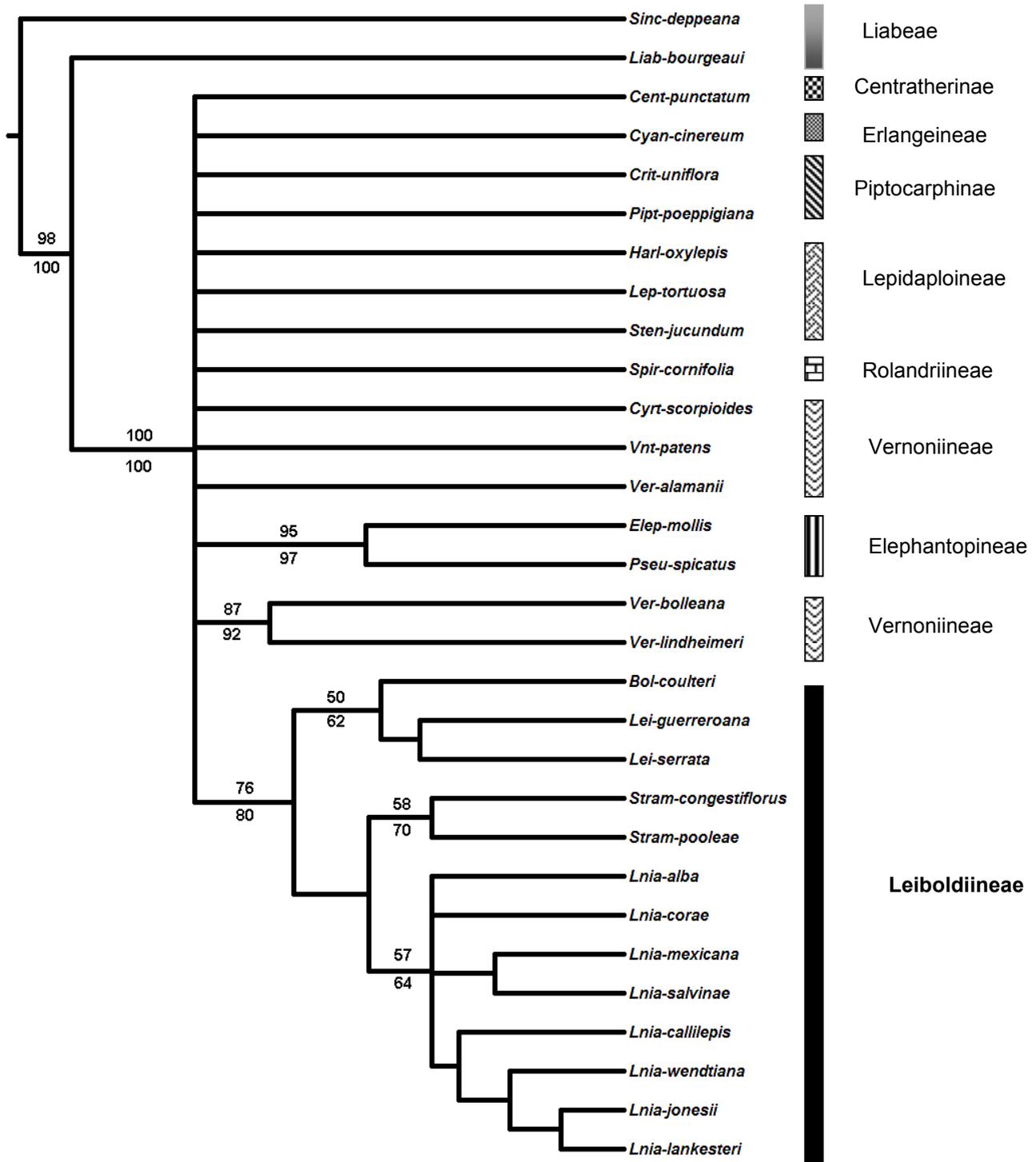


Figura 10. Cladograma con valores de soporte de *bootstrap* (arriba de las ramas) y *jackknife* (debajo de las ramas).

Capítulo I.3

Morfoanatomía de las cipselas de la subtribu Leiboldiinae (Vernonieae, Asteraceae) y taxones relacionados

Rosario Redonda-Martínez^{1,2*}, Teresa Terrazas², Alicia Rojas-Leal² y José Luis Villaseñor²

¹Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Av. Ciudad Universitaria 3000, C.P. 04360, Coyoacán, Distrito Federal, México.

²Departamento de Botánica, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado postal 70-367, C.P. 04510 México, D.F.

*Autor para correspondencia: mrrm.unam@yahoo.com.mx

Resumen. Se realiza una descripción detallada de la superficie y algunas características anatómicas de las cipselas; además de poner a prueba el valor taxonómico de estos caracteres en un análisis cladístico basado en parsimonia. Con la finalidad de comprobar su valor diagnóstico en la delimitación taxonómica de subtribus, géneros y especies Neotropicales de Veronieae.

Palabras clave: indumento, escultura primaria, tricomas geminados, idioblastos, Compositae.

Abstract. A detailed description of the surface and some anatomic characteristics of the cypselae is realized; in addition to testing the taxonomic value of these characters in a cladistic analysis based on parsimony. The aim is to test their diagnostic value in the taxonomic delimitation of Neotropical subtribes, genera and species of Vernonieae.

Key words: indumentum, primary sculpture, twin hairs, idioblasts, Compositae.

Introducción

La familia Asteraceae es la más diversa de Angiospermas, con 24000-30000 especies, agrupadas en 1600-1700 géneros, 12 subfamilias y 43 tribus (Funk *et al.*, 2009). Se caracteriza por la presencia de flores dispuestas sobre un receptáculo formando un pseudanto con desarrollo centripeto (inflorescencia que semeja una flor; Weberling, 1989; Font Quer, 2001) denominado cabezuela o capítulo. La cabezuela está rodeada por un involucre de brácteas llamadas filarios, que simulan un cáliz; las flores son gamopétalas, epíginas, con el cáliz modificado en un vilano, rara vez ausente; el estigma es bifido y los estambres singenesios, siendo este último, el carácter diagnóstico de la familia. Los frutos tienen forma y pubescencia variada, contienen una semilla con un embrión, sin endospermo y han sido importantes en la taxonomía de géneros y especies (Bremer, 1994). Se denominan cipselas porque se originan de un ovario ínfero (Marzinek *et al.*, 2008), aunque también se conocen como aquenios (Jeffrey, 2007; Roque *et al.*, 2009). A pesar de la discrepancia en el nombre de los frutos, en este trabajo se utilizará el término cipsela para referirse a ellos. En la base de las cipselas se encuentra el carpopodio, que es la zona de abscisión del fruto cuando se separa del receptáculo; esta estructura ha sido utilizada para reconocer subfamilias (Haque y Godward, 1984), algunas tribus (Bremer, 1994) y géneros de Asteraceae.

La tribu Vernonieae incluye 21 subtribus, 118 géneros y aproximadamente 1050 especies, que se distribuyen principalmente en regiones tropicales (Keeley y Robinson, 2009). En México, está representada por ocho subtribus, 19 géneros y 72 especies, tres géneros son

endémicos (*Bolanosa* A. Gray, *Leiboldia* Schltld. ex Gleason y *Stramentopappus* H. Rob. & V.A. Funk) y tres introducidos (*Cyanthillium* Blume, *Centratherum* Cass. y *Struchium* P. Browne). La diversidad de Vernonieae presente en el país representa el 38 % de las subtribus, 15.2 % de los géneros y 6% de las especies registradas para la tribu en el mundo.

Las características macro y micromorfológicas de las cipselas de Asteraceae se han analizado en alrededor de cuarta parte de las especies de la familia (Apéndice 1). Aunque se han estudiado con enfoques distintos, ya sea anatómico, morfológico o la superficie, tanto con microscopía óptica como electrónica de barrido; los resultados de todos los trabajos destacan la importancia taxonómica de caracteres como la forma de la cipsela, el número de costillas, tipo de indumento y patrones esculturales de la superficie para delimitar y reconocer taxones a distintos niveles taxonómicos. En la superficie de los frutos secos y las semillas, se han descrito tres tipos esculturales básicos; la escultura primaria relacionada con el contorno celular de las paredes anticlinales y la curvatura de las paredes periclinales. La escultura secundaria, determinada por el relieve de las paredes anticlinales, la presencia o ausencia de estriaciones cuticulares y el engrosamiento secundario de las paredes anticlinales y periclinales, y la escultura terciaria, producto de secreciones epicuticulares (Barthlott, 1981; Koch *et al.*, 2009). Por lo anterior, las características de la superficie constituyen un carácter complejo con un considerable valor taxonómico.

En Asteraceae, las características de las cipselas se han utilizados para delimitar y reconocer taxones, a nivel tribal, subtribal, genérico, o en la delimitación de especies cercanamente relacionadas. En Vernonieae es considerable el número de estudios morfológicos y anatómicos de las cipselas, con 35 géneros y más de 100 especies analizados, lo que representa alrededor de 1/3 de los géneros y la décima parte de las especies (Apéndice 1). El objetivo de este estudio es describir las características macro, micromorfológicas y anatómicas de las cipselas de algunas especies Neotropicales de Vernonieae e identificar mediante un análisis cladístico basado en parsimonia, aquellos caracteres que apoyen la clasificación de subtribus o géneros, particularmente en Leiboldiinae.

Materiales y métodos

Se analizaron las cipselas maduras obtenidas de ejemplares herborizados depositados en el Herbario Nacional de México (MEXU) ubicado en el Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (IB-UNAM). Adicionalmente se realizó trabajo de campo en los estados de Guerrero, Oaxaca y Veracruz, con la finalidad de coleccionar ejemplares con frutos, los cuales se depositaron en MEXU. En total se estudiaron 27 especies de Vernonieae, pertenecientes a ocho subtribus enfocándose particularmente en Leiboldiinae, aunque no fue posible incluir a *Lepidonia corae* (Standl. & Steyerm.) H. Rob. & V.A. Funk y *Lepidonia paleata* (S.F. Blake) H. Rob. & V.A. Funk, debido a que se conocen únicamente de la colección tipo. En *L. corae*, tanto el holotipo como el isotipo solo presentan botones y en *L. paleata*, no fue posible acceder al material para realizar las observaciones correspondientes. La relación de ejemplares analizados se puede solicitar directamente a la primera autora.

Las características de la superficie se describen con base en observaciones realizadas al microscopio electrónico de barrido. Para analizar las cipselas, se colocaron en cinta de carbón doble adherente y se cubrieron con una capa de oro de 20 mÅ, durante 2 minutos, en un metalizador Emitech Sputter Coater K550, repitiendo el proceso en dos ocasiones. Las

muestras se observaron en un microscopio electrónico de barrido Hitachi-S-2460N o Hitachi-SU-1510, con voltaje de aceleración de 10 kV a distintos aumentos y se tomaron las fotografías correspondientes.

Para analizar las características anatómicas, se hicieron cortes transversales de las cipselas a mano alzada con una navaja y se colocaron en microtubos para hidratarlas en NaOH al 20%, enseguida se lavaron y colocaron en etilendiamina durante 15-20 días. Posteriormente, se deshidrataron en una serie gradual de TBA 30%-100%, se incluyeron en paraplast, para hacer cortes transversales con un micrótopo rotatorio Leica, con grosor de 12-14 μm ; se tiñeron con safranina-verde rápido y se montaron en resina sintética. Los cortes se analizaron en un microscopio óptico Olympus BX51 y se tomaron fotografías con y sin el polarizador para corroborar la presencia/ausencia de cristales de oxalato de calcio en el pericarpo de la cipsela.

La descripción macromorfológica se realizó considerando forma e indumento de la cipsela, con base en observaciones al microscopio estereoscópico y electrónico de barrido. La terminología para describir el vilano, la forma de las cipselas y el tipo de indumento se basó en Robinson (1999) y Font Quer (2001).

Los caracteres micromorfológicos (tipo de tricomas del indumento y características de la superficie), se documentaron con base en observaciones de microscopía electrónica de barrido. La descripción de los tipos de tricomas se basa en los trabajos de Narayana (1979) y Redonda-Martínez *et al.* (Capítulos I.1, III); las características de la superficie se hicieron con base la descripción de la superficie de las semillas de Barthlott (1981) y Koch *et al.* (2009), quienes consideran que la superficie epidérmica de las semillas está definida por diferentes patrones microesculturales y éstos pueden ser extrapolados a cualquier otro órgano de la planta. La descripción de las características del carpopodio y la anatomía del pericarpo se basan en los trabajos de Haque y Godward (1984) y Cron *et al.* (1993), respectivamente.

Los resultados de las observaciones se codificaron en una matriz de 29 taxones, por 23 caracteres potencialmente informativos (Apéndice 2). Todos los caracteres se codificaron como no aditivos; los caracteres inaplicables se codificaron con un guión medio (-) y los desconocidos con un signo de interrogación (?). De los 29 taxa incluidos en la matriz, dos corresponden al grupo externo funcional (*Sinclairia deppeana* (Less.) Rydb. y *Liabum bourgeauii* Hieron., representantes de la tribu Liabaeae considerado el grupo hermano de Vernoniaceae (Keeley y Turner, 1990; Keeley y Jansen, 1994; Panero y Funk, 2002, 2008), 15 al grupo externo (subtribus Centrathérineae, Elephantopinae, Erlangeinae, Lepidaploinae, Piptocarphinae, Rolandrinae y Vernoniinae) y 11 al grupo interno (subtribu Leiboldiinae). La matriz se analizó con un método heurístico basado en parsimonia, con un método de búsqueda Múltiple TBR+TBR (mult*max*), con 10000 réplicas en grupos de 100, partiendo de árboles de Wagner contruidos con secuencias de adición al azar, reteniendo 10 árboles en cada repetición, utilizando Nona (Goloboff, 1999) en la interface de Winclada (Nixon, 1999-2002). Después de obtener los cladogramas más parsimoniosos, se colapsaron las ramas con soporte ambiguo y se calculó el árbol de consenso estricto.

Resultados

VILANO. El número de series en que se disponen los elementos del vilano varía de 1-3(-4), cuando el vilano presenta 2 o más series, generalmente la serie externa es más corta que la interna. En *Harleya oxylepis* S.F. Blake el vilano está ausente, en *Elephantopus mollis* Kunth,

Pseudelephantopus spicatus (Juss. ex Aubl.) Rohr y *Spiracantha cornifolia* Kunth, es 1-seriado; es 2-seriado en 22 especies y 3(-4) seriado en *Stramentopappus*. En 23 taxones el vilano presenta cerdas capilares, *E. mollis* y *P. spicatus* tienen aristas y *S. cornifolia* escamas. Con excepción de *Leiboldia*, *Lepidonia* y *Stramentopappus*, géneros de la subtribu Leiboldiinae en los que el vilano es deciduo, en los 15 taxones restantes es persistente. Es blanco en 17 especies, pajizo en *Lepidonia* y *Stramentopappus* y morado en *Vernonia lindheimeri* A. Gray & Engelm.

FORMA DE LAS CIPSELAS. Las cipselas son homomórficas, en todas las especies el ápice es más ancho que la base y se distinguen cuatro formas: oblanceolada (14 especies), prismática (12 especies), obovada (*Stramentopappus*) y elíptico-ovada (*Lepidonia callilepis* (Gleason) H. Rob. & V.A. Funk) (Tabla 1, Figura 1).

NÚMERO DE COSTILLAS. Las costillas son crestas longitudinales en las paredes de las cipselas, el número varía de 4-10. En 15 especies son 8-10-costilladas y en 13 presentan 4-5(-6) costillas (Tabla 1, Figura 1).

CARPOPODIO. Está presente en 21 especies y ausente en seis. Tiene forma anular, por lo que se considera simétrico cuando forma un anillo completo (24 especies), y asimétrico, cuando presentan una interrupción, como ocurre en *E. mollis* y *P. spicatus*. La base del carpopodio es obtusa (19 especies) o cónica (tres especies). El número estratos celulares que conforman el anillo es variable, el más angosto (3-4 estratos) se encuentra en *L. alba* y el más ancho (10-12(-15) estratos) en *Vernonanthura patens* (Kunth) H. Rob., *Vernonia bolleana* Sch. Bip. y *V. lindheimeri* (Tabla 1, Figura 2).

INDUMENTO. Está constituido por tricomas eglandulares y glandulares, ya sea que se encuentre uno o ambos tipos de tricomas. En las especies analizadas se identificaron tres tipos: piloso, seríceo y glandular; así como combinaciones entre ellos (Tabla 2, Figura 2). El indumento piloso presenta tricomas cónicos o geminados, dispersos sobre la superficie de la cipsela, principalmente sobre las costillas o rara vez solo en el ápice (Figura 2C, 2F). El indumento glandular tiene glándulas, que se encuentran principalmente entre las costillas, ocasionalmente solo en el ápice, la base o sobre el carpopodio. (Figura 2B, 2E). El indumento seríceo está compuesto por abundantes tricomas geminados que cubren completamente la superficie de la cipsela. (Figura 2H). El indumento piloso-glandular presenta tricomas geminados y glándulas, los primeros dispersos sobre las costillas y las glándulas en la región intercostal; rara vez, está compuesto por tricomas cónicos y glándulas que se encuentran únicamente en el ápice de la cipsela, como en *Spiracantha cornifolia* (Figura 2G); y el indumento seríceo-glandular está constituido por abundantes tricomas geminados y glándulas que cubren completamente la superficie de la cipsela, aunque las glándulas se encuentran en la región intercostal.

Los tricomas eglandulares son cónicos o geminados; los cónicos se encuentran únicamente en el ápice de las cipselas de *S. cornifolia* (Figura 3A) y los geminados, están dispersos sobre las costillas en 10 especies; en *Leiboldia guerreroana* (S.B. Jones) H. Rob. están únicamente en el ápice de la cipsela (Figura 3B). Su longitud es variable, los más cortos ($\leq 150 \mu\text{m}$) se encontraron en *V. patens* y *C. cinereum* (Figura 3C-D) y los más largos ($\geq 450 \mu\text{m}$) en *B. coulteri*, *S. jucundum* (Figura 3E) y *V. bolleana*. En ocasiones, estos tricomas presentan células ligeramente aplanadas, como en *Lepidaploa tortuosa* (L.) H. Rob., *V. patens*

(Figura 3C) y *C. scorpioides* (Figura 3F), o las células son ornamentadas y uncinadas, como en *Cyanthillium cinereum* (L.) H. Rob. (Tabla 2, Figura 3D).

Las glándulas son estructuralmente similares, el ápice presenta dos células globosas y la base células rectangulares, dispuestas en pares, que al variar en número permiten diferenciar dos tipos. El tipo I presenta 2-3 pares de células y se observó en *Pseudelephantopus*, *Spiracantha*, *Vernonanthura* H. Rob. y *Vernonia* Schreb. (Figura 3G). El tipo II tiene 5-6 pares de células y se encontró en *Bolanosa* A. Gray, *Leiboldia* (Figura 3H) y *Lepidonia alba* Redonda-Martínez & E. Martínez. Las glándulas se disponen principalmente en la región intercostal, rara vez en el ápice como en *S. cornifolia*, en la base por arriba del carpopodio, como en *Leiboldia*, o sobre el carpopodio como en *L. alba*.

CARACTERÍSTICAS DE LA SUPERFICIE. El arreglo complejo de la escultura primaria y secundaria en conjunto permite diferenciar siete patrones esculturales en las especies estudiadas: reticulada, alveolada, verrucosa, buliforme, pustulada, foveolada y plegada. En algunas especies, la superficie presenta dos patrones o tipos de relieve entremezclados (Tabla 3, Figura 4).

La escultura reticulada es similar a una red o retículo, con células tetragonales regulares o poligonales, generalmente hexagonales, alargadas, convexas o cóncavas, con escultura secundaria lisa o estriada, se presenta en 15 taxones y es la más común (Figura 4A-B). La escultura alveolada presenta depresiones en forma de panal, con células poligonales, penta o hexagonales, regulares, cóncavas y escultura secundaria lisa; se observó en *L. alba* y *Lepidonia wendtiana* (B.L. Turner) Redonda-Martínez & Villaseñor. Este patrón escultural se encuentra mezclado con escultura pustulada en *Lepidonia jonesii* (B.L. Turner) H. Rob. & V.A. Funk (Figura 4C). La escultura pustulada está conformada por células esféricas u ovado-elípticas, convexas, similares a ampollas; con escultura secundaria lisa, se encontró en *Lepidonia salvinae* (Hemsl.) H. Rob. y *C. cinereum*. En *L. jonesii* y en *L. callilepis*, este patrón alterna con escultura alveolada y reticulada, respectivamente (Figura 4D).

La escultura verrucosa presenta células circulares u ovaladas, convexas o cóncavas, con escultura secundaria lisa, rara vez estriada; es característica de *Stramentopappus* y *Lepidonia mexicana* (Figura 4E-F). La escultura buliforme tiene células esféricas, convexas, con escultura secundaria estriada, alternando con algunas células tetragonales, elongadas y tabulares, con escultura secundaria también estriada y es distintiva de *Harleya oxylepis* S.F. Blake (Figura 4G). La mezcla más compleja de patrones esculturales ocurre en *C. scorpioides* (Figura 4H) y *S. jucundum* (Figura 4I).

CARACTERÍSTICAS ANATÓMICAS. El pericarpo de la cipsela visto en cortes transversales, presenta epidermis simple, conformada por células cuadradas o rectangulares, de paredes delgadas o gruesas, con cutícula gruesa o delgada, a veces estriada (Figura 5). La pared periclinal puede ser convexa, con apéndices que son tricomas eglandulares o glandulares, ya descritos en la sección anterior. Los idioblastos se distinguen por tener cutícula más gruesa con respecto a las células adyacentes; con pared más gruesa en algunas especies, una vacuola con pared gruesa y contenidos; están asociados o no a las costillas y presentan diversas formas (Tabla 4). El parénquima y esclerénquima se encuentran debajo de la epidermis del pericarpo, dispuestos en estratos que corresponden al mesocarpo. Las células del esclerénquima presentan variaciones en el grosor de sus paredes, orientación de las células y disposición en el mesocarpo, la cual es continua cuando rodea todo el mesocarpo, y

discontinua cuando está únicamente en las costillas donde se dispone en estratos o grupos de fibras, en los que suele variar el número y a veces el grosor de sus paredes. Únicamente *S. cornifolia* carece de esclerénquima. Los cristales tienen forma prismática, son comunes en el mesocarpo de 19 especies, en 17 se encuentran en las fibras de esclerénquima, mientras que en *B. coulteri* y *V. lindheimeri*, están en un estrato parenquimatoso (Tabla 4, Figura 5).

RELACIONES FILOGENÉTICAS. Se encontraron 76 cladogramas igualmente parsimoniosos, con una longitud de 106 pasos, un índice de consistencia de 0.39 y un índice de retención de 0.68 (Figura 6). Leiboldiinae s.s. (*Leiboldia*, *Lepidonia* y *Stramentopappus*), se recupera como un grupo monofilético con una sinapomorfia: el vilano deciduo (carácter 2), y se resuelve como el grupo hermano de *C. punctatum*, *P. poeppigiana*, *L. tortuosa* y *H. oxylepis*. El cladograma de consenso estricto tiene una longitud de 138 pasos, un índice de consistencia de 0.30 y un índice de retención de 0.56 (Figura 7).

Discusión

Las principales características de las cipselas, que permiten diferenciar taxones en Vernoniaceae, son la forma, el número de costillas e indumento. La duración del vilano, el número de series y el tipo de elementos que lo conforman, permiten distinguir taxones a nivel subtribal y generico, ocasionalmente, el color también permite separar géneros o especies. Así, el vilano de aristas en Elephantopinae y el vilano deciduo en Leiboldiinae (excepto *Bolanosa*), son diagnósticos para estas subtribus. Las cipselas obovadas y el vilano 3-seriado son caracteres diagnósticos de *Stramentopappus*; el vilano de escamas es distintivo de *Spiracantha* y su ausencia lo es para *Harleya*. Las cipselas elíptico-ovadas son un carácter distintivo de *L. callilepis*, así como el vilano morado lo es para *V. lindheimeri*.

VILANO. Las características del vilano se encuentran entre los caracteres más utilizados en la delimitación genérica y específica de Vernoniaceae, ya sea que se considere el número de series, y el tipo de elementos que lo integran o su coloración (Gleason, 1906; King y Jones, 1975; Jones y Faust, 1978; Robinson y Funk, 1987, 2011; Rzedowski y Calderón de Rzedowski, 1995; Isawumi, 1999; Mukherjee y Sarkar, 2001; Robinson, 2007; Turner, 2007; Jana y Mukherjee, 2012; Redonda-Martínez y Villaseñor, 2014). A nivel subtribal, el vilano también puede ser importante, como en Elephantopinae, subtribu en la que el vilano de aristas es un carácter diagnóstico, además, las variaciones en el ápice de las aristas permiten diferenciar géneros; en *Elephantopus* el ápice es erecto y en *Pseudelephantopus* uncinado (Gleason, 1906; Cabrera, 1944; Rzedowski y Calderón de Rzedowski, 1995). El vilano de escamas es diagnóstico para la subtribu Rolandriinae (Robinson, 1999) y en Vernoniaceae predomina el vilano de cerdas capilares (Gleason, 1906; Redonda-Martínez y Villaseñor, 2009; Robinson, 1999, 2007; Rzedowski y Calderón de Rzedowski, 1995; Turner, 2007; Keeley y Robinson, 2009), como se observó en la mayoría de las especies estudiadas.

Las subtribus Centratherinae, Erlangeiinae, Lepidaploinae (excepto *Harleya*, que carece de vilano), Piptocarphiinae y Vernoniinae, tienen vilano 2-seriado, persistente en las cipselas maduras. En Leiboldiinae es deciduo, excepto en *Bolanosa*, y el número de series varía entre géneros; en *Bolanosa*, *Leiboldia* y *Lepidonia* es 2-seriado y en *Stramentopappus* 3-4-seriado (Robinson y Funk, 1987; Redonda-Martínez y Villaseñor, 2014). El color del vilano también se ha utilizado para reconocer géneros y/o diferenciar especies; el nombre *Stramentopappus* deriva del color pajizo del vilano, característica que comparte con *Lepidonia* (Robinson y Funk,

1987). En *V. lindheimeri*, el vilano morado permitió diferenciarla de *V. larsenii* B.L. King y S.B. Jones, especie con la que presenta una gran similitud morfológica, pero con vilano blanco (King y Jones, 1975).

FORMA DE LAS CIPSELAS. Las especies estudiadas tienen cipselas homomórficas, carácter común en Vernoniaeae; son escasos los taxones con frutos heteromórficos, los cuales generalmente se encuentran en la periferia de las cabezuelas, como en *Dipterocypsela* S.F. Blake y *Heterocypsela* H. Rob., géneros en los cuales las cipselas periféricas son obcompresas (Robinson, 1999). Robinson (1992) reporta cipselas dimórficas en *Pithecoseris* Mart. ex DC. y *Lychnophoriopsis* Sch. Bip. y heteromórficas en *Lychnophoriopsis heterotheca* Sch. Bip.

La forma de la cipsela no ha sido un carácter muy utilizado en taxonomía, debido posiblemente a que existen dificultades para generar un consenso en cuanto a formas se refiere, si se definen en un plano (Turner, 2007), con base en características tridimensionales (Cron *et al.*, 1993) o fusionando ambos criterios (Pope, 1983; Cron *et al.*, 1993; Isawumi *et al.*, 1996; Isawumi, 1999; Basak y Mukherjee, 2003; Abid y Zehra, 2007; Chehregani y Mahanfar, 2007; Garg y Sharma, 2007; Abid y Qaiser, 2007a, 2007b, 2008, 2009; Shekar *et al.*, 2011; Harcioglu *et al.*, 2012; Bednorz y Podsiedlik, 2013; Roy *et al.*, 2013). Pues al parecer el valor taxonómico de la variación en forma, solo es importante a nivel de género y especie (Bremer, 1994; Isawumi *et al.*, 1996; Mukherjee y Sarkar, 2001).

Las cipselas oblanceoladas y prismáticas son las más comunes en las especies analizadas. Aunque esto podría reducir su valor taxonómico, al combinarse con otros caracteres, como el número de costillas y las características de la superficie, se incrementa su importancia taxonómica. Por ejemplo, en Leiboldiinae la mayor parte de las especies tienen cipselas prismáticas (excepto *Stramentopappus* y *L. callilepis*), al igual que *Centratherum* y *Harleya* S.F. Blake; sin embargo, en Leiboldiinae y *Harleya*, las cipselas tienen 4-5 costillas, mientras que en *Centratherum*, presentan 8-10 costillas. En la superficie también presentan diferencias conspicuas; en *Centratherum* es reticulada, en Leiboldiinae puede ser reticulada, alveolada, pustulada o verrucosa y en *Harleya* es buliforme. Considerando estas características, sería difícil confundir a los miembros de Leiboldiinae con alguno otros géneros. La forma de las cipselas es un carácter diagnóstico para *Stramentopappus* (obovada) y *L. callilepis* (elíptico-ovada).

NÚMERO DE COSTILLAS. Este ha sido un carácter ampliamente utilizado en la delimitación taxonómica de Vernoniaeae; incluso ha sido un carácter diagnóstico a nivel subtribal en Centratherinae, Chrestinae, Leiboldiinae, Lychnophorinae, Sipolisiinae y Trichospirinae (Robinson, 1999); genérico en *Bothriocline* con cipselas 6-costilladas (Mukherjee y Sarkar, 2001) y específico en *Vernonia petersii* Oliv. & Hierr y *V. poskeana* Vatke. & Hildeb., con cipselas 5-costilladas y *V. cistifolia* O. Hoffm., con cipselas 4-costilladas (Mukherjee y Sarkar, 2001). Algunos resultados del presente estudio contrastan con reportes previos, el ejemplo más claro son las especies de Leiboldiinae que tienen cipselas 4-5 costilladas (Robinson, 1999), presentes también en *Harleya* y *Spiracantha*; además, al incluir a *Bolanosa* como miembro de Leiboldiinae, este carácter deja de ser diagnóstico para la subtribu porque *Bolanosa* tiene cipselas 8-10 costilladas, número considerado distintivo de las cipselas de Centratherinae (Robinson, 1999), el cual se corroboró en *Centratherum* y es común en la mayoría de especies analizadas.

CARPOPODIO. Las variaciones en el número de estratos celulares que lo conforman, la forma de la base y la simetría observadas en los taxones estudiados también se han reportado en otras especies de Vernoniaceae (Mukherjee y Sarkar, 2001, Jana y Mukherjee, 2012). El carpopodio se ha considerado simétrico en diversos taxones de la tribu (Haque y Godward, 1984; Mukherjee y Sarkar, 2001; Basak y Mukherjee, 2003; Jana y Mukherjee, 2012), aunque la asimetría que presentan algunas especies es común en otras compuestas; incluso en algún momento este atributo se consideró característico de Cichorieae (como subfamilia Lactucoideae, Haque y Godward, 1984), tribu con la cual Vernoniaceae está cercanamente relacionada (Panero y Funk, 2002, 2008). Entonces, no es extraño que en algunas especies de Vernoniaceae sea asimétrico. La ausencia del carpopodio ha permitido reconocer algunos géneros africanos como *Gutenbergia*, *Ethulia* y *Herderia* (Isawumi, 1999); es este trabajo se observó que *Centratherum*, *Harleya*, *Stramentopappus* y *Spiracantha* también carecen de carpopodio.

INDUMENTO DE LAS CIPSELAS. Es uno de los principales caracteres utilizados en la delimitación de géneros y especies de Vernoniaceae (Jones, 1973, 1976; Rzedowski y Calderón de Rzedowski, 1995; Isawumi, 1996, 1999; Isawumi *et al.*, 1996; Robinson, 1999; Redonda-Martínez, 2006; Redonda-Martínez y Villaseñor, 2009; Robinson, 2007; Turner, 2007, Robinson y Funk, 2011). La ausencia de indumento en las cipselas fue un carácter diagnóstico en las subtribus Sipolisiinae y Leiboldiinae (Robinson, 1999). Con los resultados de este trabajo se comprueba parcialmente la ausencia de indumento en las cipselas de Leiboldiinae; pues son glabras en *Lepidonia* (excepto *L. alba*) y *Stramentopappus*, mientras que *Bolanosa* tiene indumento seríceo y *Leiboldia* glándulas en la base; adicionalmente *L. guerreroana* presenta tricomas geminados en el ápice de la cipsela.

Es importante destacar la presencia de tricomas geminados con células aplanadas, en tres taxones: *L. tortuosa*, *C. scorpioides* y *V. patens*. Estos taxones tienen cipselas oblanceoladas, 8-10 costilladas, indumento piloso y vilano 2-seriado, blanco, persistente; actualmente se clasifican en subtribus distintas (Robinson, 1999, 2007; Keeley y Robinson, 2009). Sin embargo, estuvieron incluidas en la sección *Lepidaploa* del género *Vernonia* Schreb., aunque en series distintas, Schiedeanae, Scorpioides y Deppeanae, respectivamente (Gleason, 1906). A reserva de analizar más especies de *Lepidaploa* (Cass.) Cass., *Cyrtocymura* H. Rob. y *Vernonanthura* H. Rob., géneros en los que se agrupaban las especies antes mencionadas, las características de los tricomas podrían ayudar a diferenciarlas de taxones cercanamente relacionados. En Lepidaploinae, estos tricomas permiten diferenciar a *L. tortuosa* de *S. jucundum*, especie en la que los tricomas tienen células cónicas. En Vernoniinae, los tricomas de *C. scorpioides* miden más de 200 µm y en *V. patens* su longitud es de 50-100 µm. En las otras tres especies analizadas, el indumento también permite distinguirlas, es glandular en *V. alamanni* y *V. lindheimeri*, mientras que en *V. bolleana* es seríceo-glandular.

En Elephantopinae, *E. mollis* tiene indumento piloso y en *P. spicatus* es piloso-glandular, atributos que también fueron documentados por Isawumi (1999). La ausencia de indumento en las cipselas de *Centratherum* permite distinguirlo de *Oiospermum* Less., el otro género de Centratherinae (Robinson, 2007). La presencia de tricomas geminados, uncinados y ornamentados, con pústulas, en *C. cinereum*, podría ser un carácter diagnóstico para esta especie, aunque también ha sido reportado en *Gutenbergia* (Pope, 1983), género con el cual tiene una relación cercana, pues ambos pertenecen a la subtribu Erlangeinae (Robinson, 2007;

Keeley y Robinson, 2009). Finalmente, en Rolandriinae la disposición apical de las glándulas, así como la presencia de tricomas cónicos en *Spiracantha*, permiten diferenciarla de *Rolandra*, que tiene glándulas en toda la cipsela (Robinson, 1999; 2007).

CARACTERÍSTICAS DE LA SUPERFICIE. Este carácter ha sido poco estudiado en Vernonieae aunque se ha utilizado en la delimitación genérica (Mukherjee y Sarkar, 2001, Redonda-Martínez y Villaseñor, 2014), especies con la misma distribución geográfica, pero clasificadas en géneros distintos (Isawumi, 1999) o especies cercanamente relacionadas (Redonda-Martínez y Martínez-Salas, 2015). Los resultados de este trabajo muestran que las características de la superficie permiten delimitar géneros de una subtribu o especies relacionadas. En Leiboldiinae predominan la escultura primaria reticulada y la escultura secundaria lisa; no obstante, *Stramentopappus* tiene escultura primaria verrucosa. En *Leiboldia*, las células del retículo en *L. guerreroana* son poligonales, deprimidas con contorno tabular y escultura secundaria lisa, mientras que *L. serrata* presenta células tetragonales, erectas, con contorno tabular o sinuado y escultura secundaria estriada. En *Lepidonia*, se distingue a *L. mexicana* de las otras especies por la escultura verrucosa; *L. alba* se diferencia de *L. salvinae*, especie con la que convive en simpatria, por la escultura alveolada (Redonda-Martínez y Martínez-Salas, 2015).

Elephantopus mollis y *P. spicatus* (Elephantopinae), tienen escultura primaria reticulada, con células tetragonales, reportada previamente por Isawumi (1999). Sin embargo, la escultura secundaria difiere, es lisa en *E. mollis* y estriada en *P. spicatus*. A reserva de incluir más especies de Lepidaploinae, en otro trabajo, la escultura primaria permite distinguir a los tres géneros analizados en este estudio; en *Harleya* es buliforme, reticulada en *Lepidaploa* y reticulado-pustulada en *Stenocephalum*. En los taxones de Piptocarphinae también se observaron diferencias conspicuas; *C. uniflora* presenta escultura primaria reticulado-pustulada y en *P. poeppigiana* es reticulada. Los taxones de Vernoniinae tienen escultura reticulada; no obstante, en *C. scorpioides*, este patrón escultural se presentan únicamente en las costillas, ya que en la región intercostal es reticulado-pustulado-foveolada, conjunto de patrones esculturales al parecer exclusivos de esta especie.

CRISTALES Y ESCLERÉNQUIMA. Robinson (1999) describe a los cristales de Vernonieae como rafidios y considera que son característicos de los taxones neotropicales de la tribu. En las especies analizadas, 17 presentan cristales prismáticos en el esclerénquima y dos en un estrato parenquimatoso, por lo tanto la forma no concuerda con lo descrito por Robinson (1999). La presencia de cristales prismáticos en las cipselas de otros géneros de Vernonieae y su disposición en el pericarpo han sido utilizados para delimitar especies (Isawumi *et al.*, 1996; Isawumi, 1999; Mukherjee y Sarkar, 2001; Basak y Mukherjee, 2003, Robinson, 1999, 2007; Vega, 2014). En especies africanas de *Bothriocline* y *Vernonia*, también se ha documentado la presencia de cristales posiblemente prismáticos en el esclerénquima (Mukherjee y Sarkar, 2001; Basak y Mukherjee, 2003); posiblemente sea una característica común en Vernonieae, aunque es necesario estudiar más taxones para confirmarlo.

En Leiboldiinae, *Bolanosa* y *Leiboldia* presentan cristales prismáticos; en el primer género están en un estrato parenquimatoso y en el segundo en el esclerénquima, lo cual demuestra su utilidad para delimitar géneros relacionados. Estos taxones también muestran diferencias en el arreglo de las fibras, en *Bolanosa* se encuentran únicamente en las costillas, en grupos de 5-7 y en *Leiboldia* se disponen en 2-4 estratos continuos en todo el pericarpo.

Además el primer estrato está orientado verticalmente. Robinson (1999) reporta la presencia de rafidios en *Lepidonia* y *Stramentopappus*; en este estudio solo se encontraron cristales prismáticos en algunas especies (Tabla 5).

Lepidaploa tortuosa y *H. oxylepis* (Lepidaploinae) tienen cristales en el esclerénquima y *S. jucundum* carece de ellos, como ha sido reportado anteriormente (Robinson, 1999). En Elephantopinae, se ha documentado la presencia de cristales en *P. spicatus* (Isawumi, 1999; Robinson, 1999) pero en las cipselas analizadas en este trabajo no se encontraron, por el contrario, en *E. mollis* se observaron en el parénquima de la región intercostal. En Piptocarphinae también reportan la presencia de cristales (Robinson, 1999; Keeley y Robinson, 2009). En este estudio *C. uniflora* y *P. poeppigiana* los presentan en el esclerénquima, que es continuo; no obstante, en *C. uniflora* la zona intercostal tiene 2-3 estratos y las costillas 2-4 estratos; en ambas regiones el primer estrato está elongado anticlinalmente con orientación vertical. *P. poeppigiana* tiene dos estratos en la región intercostal y 3-4 estratos en las costillas. Centratherinae y Erlangeinae también presentan cristales (Robinson, 1999; Keeley y Robinson, 2009). En *C. punctatum* y *C. cinereum* se observaron en el esclerénquima, pero en *C. cinereum* solo están en el estrato subyacente a la epidermis. *Spiracantha cornifolia* carece de cristales, pues como se ha documentado previamente, en Rolandriinae, los cristales pueden ser diminutos o están ausentes (Robinson, 1999; Keeley y Robinson, 2009).

En Vernoniinae se ha reportado la presencia de cristales en todos sus miembros (Robinson, 1999; Keeley y Robinson, 2009), en los representantes analizados de esta subtribu también se observaron, aunque en estratos distintos; en *C. scorpioides*, *V. patens*, *V. alamanii* y *V. bolleana* están en el esclerénquima y en *V. lindheimeri* en un estrato parenquimatoso. El arreglo del esclerénquima difiere en todas las especies analizadas, *V. patens* presenta 3-4 estratos en la región intercostal y las costillas; *V. alamanii* tiene 3-4 estratos en la región intercostal y 6-7 estratos en las costillas; mientras que *V. bolleana* y *C. scorpioides* presentan 1-2 estratos de esclerénquima continuo; la primera especie tiene grupos de (6-)10-12 fibras en las costillas y la segunda 2-3 estratos; *V. lindheimeri* presenta esclerénquima únicamente en las costillas en grupos de 6-8 fibras.

IDIOBLASTOS. La presencia de idioblastos es común en Vernoniaceae, por lo general son estructuras esféricas o subesféricas, Isawumi *et al.* (1996) consideran que su apariencia es similar a las glándulas aunque se desconoce su función; asimismo, consideran que son una autapomorfía de la tribu. Los idioblastos se han documentado en diversos estudios, ya sea que se observen solitarios o en grupos de dos o más, generalmente adyacentes a las costillas (Pope, 1983; Isawumi *et al.*, 1996; Isawumi, 1999; Robinson, 1999, 2007; Mukherjee y Sarkar, 2001; Basak y Mukherjee, 2003; Jana y Mukherjee, 2012; Mukherjee y Nordenstam, 2012; Vega, 2014).

En las especies con idioblastos, estos se encuentran asociados a las costillas, rara vez en la zona intercostal. En la literatura se han descrito al menos tres formas para los idioblastos de Vernoniaceae, pero en este trabajo se reconocen seis. No obstante, existen coincidencias entre la terminología empleada en trabajos anteriores y la que aquí se utiliza. Los idioblastos ovado-esféricos, piriformes, botuliformes, trapezoides y lageniformes invertidos son iguales a los idioblastos tipo domo, descritos por Pope (1983) para *Muschleria angolensis* S. Moore. También son similares a los cuerpos vesiculares o vesículas observados en taxones asiáticos y africanos (Mukherjee y Sarkar, 2001; Basak y Mukherjee, 2003; Jana y Mukherjee, 2012;

Mukherjee y Nordenstam, 2012) y a los idioblastos ovoides de *Vernonanthura* (Vega, 2014). Los idioblastos infundibuliformes corresponden a idioblastos escuteliformes de *Ageratinastrum polyphyllum* (Baker) Mattf. (Pope, 1983). A pesar de las diferencias en forma, todos tienen cutículas gruesas y vacuolas grandes con contenidos, lo que permite suponer que se trata de células glandulares, además, su apariencia es similar a las glándulas superficiales de las cipselas de *Dicoma* Cass. (Ortiz, 2000). Con la finalidad de corroborar su naturaleza, es necesario realizar estudios que incluyan pruebas histoquímicas para identificar el tipo de contenidos, complementados con observaciones al microscopio electrónico de transmisión, para ver con mayor detalle la estructura de estas células. Es importante resaltar que los idioblastos piriformes e infundibuliformes, se encuentran únicamente en especies de Leiboldiinae; subtribu en la que también se encuentran idioblastos trapezoides como los observados en *Spiracantha* (Rolandrinae). Los idioblastos botuliformes se presentan en Lepidaploinae y Vernoniinae; a reserva de realizar estudios en otras especies de las subtribus antes mencionadas, la forma de los idioblastos podría ser un carácter importante en el reconocimiento subtribal.

RELACIONES FILOGENÉTICAS. Aunque no se recuperó la monofilia de Leiboldiinae, de acuerdo con la clasificación actual (Robinson, 2007; Keeley y Robinson, 2009), tres de los cuatro géneros que incluye son monofiléticos. *Stramentopappus* tiene dos sinapomorfias: el vilano 3(-4) seriado (carácter 1) y las cipselas obovadas (carácter 5); y comparte con *Lepidonia* el vilano pajizo (carácter 3). Si bien *Leiboldia* y *Lepidonia* también se resuelven como grupos monofiléticos, carecen de sinapomorfías. La relación de Leiboldiinae con *C. punctatum* coincide con estudios en los que se ha propuesto que la subtribu está emparentada con especies del viejo mundo (Keeley *et al.*, 2007).

En las otras subtribus, solo Elephantopinae se resuelve como un grupo monofilético, con el vilano de aristas como sinapomorfía que lo sustenta. Las relaciones de las otras subtribus no son claras, debido quizás a que se incluyeron pocas especies representativas, aunque lo más probable es que las características de las cipselas no permitan resolver relaciones de hermandad, debido a la gran cantidad de homoplasia que presentan. Sin embargo, la presencia de autopomorfías en varios taxones destaca su importancia en la delimitación de algunos géneros y especies.

Conclusiones

Los resultados de este trabajo demuestran la importancia de las características del vilano y las cipselas en la delimitación de géneros y especies neotropicales de Vernoniaceae. Aunque no permiten resolver relaciones filogenéticas, su valor taxonómico es relevante, para reconocer subtribus, como Leiboldiinae con vilano deciduo y Elephantopinae con vilano de aristas; géneros como *Stramentopappus* con cipselas obovadas y vilano 3-seriado; *Leiboldia* con glándulas en la base de la cipsela por arriba del carpopodio, o especies como *L. callilepis* con cipselas elíptico-ovadas; *V. lindheimeri* con vilano morado; *H. oxylepis* con vilano ausente y escultura primaria buliforme y *S. cornifolia* con vilano de escamas, tricomas cónicos y glándulas tipo I en el ápice de la cipsela.

Agradecimientos

RRM agradece al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México y al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca (263523) otorgada para realizar estudios de posgrado. Berenit Mendoza-Garfías, responsable del Microscopio Electrónico de Barrido del IB-UNAM, dedicó valioso tiempo para obtener las imágenes que ilustran formas, características de la superficie e indumento de las cipselas. Rosalinda Medina-Lemos, Esteban Martínez-Salas, Mauricio Mora-Jarvio, la familia Pérez-Santiago, Clara Hilda Ramos-Álvarez, Jorge Calónico-Soto, Miriam Reyes-Cornejo e Itzi Fragoso-Martínez, colaboraron de manera entusiasta en el trabajo de campo y recolecta de material botánico. Se agradece también a Rito Vega de la Universidad Autónoma de Sinaloa, por proporcionar material de *Vernonia bolleana*. Finalmente, se agradece a los curadores de los herbarios CIB, CIIDIR, CTES, ENCB, FCME, IEB, MEXU, XAL y XALU, por las facilidades otorgadas para consultar el material y en algunos casos remover algunas cipselas, principalmente en ejemplares depositados en MEXU.

Literatura citada

- Abid, R. y M. Qaiser. 2007a. Micromorphology of cypcela in the tribe Plucheeae from Pakistan. *Pakistan J. Bot.* 39: 671-677.
- Abid, R. y N. Zehra. 2007. Micromorphology of cypcela and its taxonomic significance of some genera in the tribe Inuleae from Pakistan. *Pakistan J. Bot.* 39: 1407-1416.
- Abid, R. y M. Qaiser. 2007b. Cypcela morphology of the genus *Anaphalis* DC. (Gnaphalieae-Asteraceae) from Pakistan. *Pakistan J. Bot.* 39: 1897-1906.
- Abid, R. y M. Qaiser. 2008. Cypcela morphology and its taxonomic significance of the genus *Artemisia* L. (Anthemideae-Asteraceae) from Pakistan. *Pakistan J. Bot.* 40: 1827-1837.
- Abid, R. y M. Qaiser. 2009. Taxonomic significance of the cypcela morphology in the tribe Anthemideae (Asteraceae) from Pakistan and Kashmir. *Pakistan J. Bot.* 41: 555-579.
- Akcin, T.A. y A. Akcin. 2010. Morphological and anatomical characteristics and taxonomical significance of achene micromorphology of *Achillea phrygia* and *A. gypsicola* (Asteraceae), endemic to Turkey. *Nordic J. Bot.* 28: 65-73.
- Barthlott, W. 1981. Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects. *Nordic J. Bot.* 1: 345-355.
- Basak, N. y S.K. Mukherjee. 2003. Taxonomic significance of cypselar features in some species of *Vernonia* (Vernonieae-Asteraceae). *J. Hill Res.* 1: 9-15.
- Bednorz, L. y M. Podsiedlik. 2013. A study on achene macro- and micromorphological characters of polish species of the *Senecio jacobaea* group. *Acta Agrobot.* 66: 13-20.
- Bremer, K. 1994. Asteraceae Cladistics and Classification. Timber Press. Portland, Oregon. 752 p.
- Bruhl, J.J. y C.J. Quinn. 1990. Cypcela anatomy in the Cotuleae (Asteraceae-Anthemideae). *Bot. J. Linn. Soc.* 102: 37-59.
- Cabrera, A.L. 1944. Vernoneias argentinas. *Darwiniana* 8: 265-379.
- Chehregani, A. y N. Mahanfar. 2007. Achene morphology of *Anthemis* (Asteraceae) and its allies in Iran with emphasis on systematics. *Int. J. Agric. Biol.* 9: 486-488.

- Cron, G.V., P.J. Robertse y P.L.D. Vincent. 1993. The anatomy of the cypselae of species of *Cineraria* L. (Asteraceae-Senecioneae) and its taxonomic significance. *Bot. J. Linn. Soc.* 112: 319-334.
- Font Quer, P. 2001. *Diccionario de Botánica*. 2ª ed. Península. Barcelona. 1244 p.
- Funk V.A., A. Susanna, T.F. Stuessy y H. Robinson. 2009. Classification of Compositae. In: Funk, V.A., A. Sussana, T.F. Stuessy y R.J. Bayer (eds.). *Systematics, Evolution and Biogeography of the Compositae*. IAPT. Vienna.
- Garg, S. K. y K. C. Sharma. 2007. Taxonomical significance of the morfological and scanning electron microscopic surface patterns of cypcelas in some members of the tribe Heliantheae (Asteraceae). *Feddes Repert.* 5-6: 165-191.
- Gleason, H.A. 1906. A revision of the North American Vernonieae. *Bull. New York Bot. Gard.* 4: 144-243.
- Goloboff, P. 1999. *NONA (No Name) versión 2*. Publicado por el autor. Tucumán, Argentina.
- Haque, M.Z. y M.B.E. Godward. 1984. New records of the carpopodium in Compositae and its taxonomic use. *Bot. J. Linn. Soc.* 89: 321-240.
- Harcioğlu, B.T., Y. Arslan, I. Subaşı, D. Katar, A.S. Bülbül y T. Çeter. 2012. Achene morphology of Turkish *Carthamus* species. *Aust. J. Crop Sci.* 6: 1260-1264.
- Inceer, H., M. Bal, T. Ceter y N.M. Pinar. 2012. Fruit structure of 12 Turkish endemic *Tripleurospermum* Sch. Bip. (Asteraceae) taxa and its taxonomic implications. *Pl. Syst. Evol.* 298: 845-855.
- Isawumi, M.A. 1996. Infrageneric classification of *Vernonia* (Vernonieae: Compositae). In: West Africa. In: D.J.N. Hind y H.J. Beentje (eds.). *Compositae: Systematics, Proceedings of the International Compositae Conference, Kew, 1994*. Royal Botanic Gardens, Kew. 1: 531-544.
- Isawumi, M.A. 1999. Floral microcharacters and taxonomy of the tribe Vernonieae: Asteraceae (excluding *Vernonia* Schreb.) in West Africa. *Feddes Repert.* 5-6: 359-374.
- Isawumi, M.A., G. El-Ghazaly y B. Nordenstam. 1996. Pollen morphology, floral microcharacters and taxonomy of the genus *Baccharoides* Moench (Vernonieae: Asteraceae). *Grana* 35: 205-230.
- Jana, B.K. y S.K. Mukherjee. 2012. Variations of cipselas of five taxa of the tribe Vernonieae (Asteraceae). *IJPBRS* 1: 420-435.
- Jana, B.K. y S.K. Mukherjee. 2013. Cypselar anatomy of some taxa of Compositae. *Intl. J. Chem. Pharm. Res.* 2: 417-443.
- Jana, B.K. y S.K. Mukherjee. 2014a. Diversity of testal structure among some tribes of Compositae. *Journal of Science* 4: 327-338.
- Jana, B.K. y S.K. Mukherjee. 2014b. Distribution of trichomes on the mature cypselar surface on some species of Compositae. *J. Econ. Taxon. Bot.* 33: 369-383.
- Jana, B.K., R. Bar y S.K. Mukherjee. 2012a. Carpological analysis of the species *Elephantopus carolinianus* Raeusch. of the tribe Moquinieae Asteraceae. *TLS* 1: 1-4.
- Jana, B.K., R. Bar y S.K. Mukherjee. 2012b. Cypselar morpho-anatomy help in the separation of taxa, when flowering stage is not available. *Photon* 112: 160-165.
- Jeffrey, C. 2007. Introduction with key to tribes. In: Kadereit J.W. y C. Jeffrey (eds.) *The Families and Genera of Vascular Plants. Flowering Plants Eudicots Asterales*. Vol. VIII. Springer-Verlag-Wien. Berlin. Pp. 61-87.
- Jones, S.B. 1973. Revision of *Vernonia* section *Eremosis* (Compositae) in North America.

Brittonia 25: 86-115.

- Jones, S.B. 1976. Revision of *Vernonia* (Compositae), subsection Paniculatae, series Umbelliformes of the Mexican highlands. *Rhodora* 78: 180-206.
- Jones, S.B. y W.Z. Faust. 1978. Compositae tribe Vernonieae. In: Rogerson, C.T (ed.) *N. Am. Flora* II 10: 180-196.
- King, B.L. y S.B. Jones. 1975. The *Vernonia lindheimeri* complex (Compositae). *Brittonia* 27: 74-86.
- Koch, K., B. Bhushan y W. Barthlott. 2009. Multifunctional surface structures of plants: An inspiration for biomimetics. *Progr. Mater Sci.* 54: 137-178.
- Keeley, S.C. y B.L. Turner, 1990. A preliminary cladistic analysis of the genus *Vernonia* (Vernonieae: Asteraceae). In: T. J. Mabry y G. Wagenitz (eds.). *Research Advances in the Compositae. Pl. Syst. Evol. Suppl.* 4: 45-66.
- Keeley, S.C. y R.K. Jansen, 1994. Chloroplast DNA restriction site variation in the Vernonieae (Asteraceae), an initial appraisal of the relationship of New and Old World taxa and the monophyly of *Vernonia*. *Pl. Syst. Evol.* 193: 249-265.
- Keeley, S.C. y H. Robinson. 2009. Vernonieae. In: Funk, V. A., A. Sussana, T. F. Stuessy y R. J. Bayer (eds). *Systematics, Evolution and Biogeography of the Compositae*. IAPT. Vienna. p. 439-469.
- Keeley, S.C., Z.H. Forsman y R. Chan. 2007. A phylogeny of the “evil tribe” (Vernonieae: Compositae) reveals Old/New World long distance dispersal: support from separate and combined congruent datasets (*trnL-F*, *ndhF*, ITS). *Molec. Phylogen. Evol.* 44: 89-103.
- Kreitschitz, A. y J. Vallès. 2007. Achene morphology and slime structure in some taxa of *Artemisia* L. and *Neopallasia* L. (Asteraceae). *Flora* 202: 570-580.
- Lovell, P.H., C.D. Maxwell y N. Jacob. 1986. Variation in cypsela morphology in *Soliva valdiviana* and *S. pterosperma* (Anthemideae, Asteraceae) in a local population at Auckland, New Zealand. *New Zeal. J. Bot.* 24: 657-664.
- Marzinek, J., O. Cavalari de-Paula y D.M. Trombert-Oliveira. 2008. Cypsela or achene? Refining terminology by considering anatomical and historical factors. *Revista Brasil. Bot.* 31: 549-553.
- McVaugh, R. 1984. *Vernonia*. In: Anderson, W.R. (ed.). *Flora Novo-Galiciana*. The University of Michigan Press. Ann Arbor, Michigan. 12: 1013-1039.
- Mukherjee, S.K. y A.K. Sarkar. 2001. Study of macro-morphological and anatomical structures of cypselas of eighteen taxa of the tribe Vernoniae (Asteraceae). *J. Natl. Bot. Soc. India* 55: 85-104.
- Mukherjee, S.K. y B. Nordenstam. 2012. Diversity of trichomes from mature cypselar surface of some taxa from basal tribes of Compositae. *Compositae Newslett.* 50: 78-125.
- Narayana, B. M. 1979. Taxonomic value of trichomes in *Vernonia* Schreb. (Asteraceae). *Proc. Indian Acad. Sci., B* 88: 347-357.
- Nixon, K.C. 1999-2002. WinClada, version 1.00.08. Publicado por el autor. Ithaca, New York.
- Ortiz, S. 2000. A phylogenetic analysis of *Dicoma* Cass. and related genera (Asteraceae: Cichorioideae: Mutisieae) based on morphological and anatomic characters. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 87: 459-481.
- Panero, J. L. y V. A. Funk. 2002. Toward a phylogenetic subfamilial classification for the Compositae (Asteraceae). *Proc. Biol. Soc. Washington* 115: 909-922.

- Panero, J. L. y V. A. Funk. 2008. The value of sampling anomalous taxa in phylogenetic studies: Major clades of the Asteraceae revealed. *Molec. Phylogen. Evol.* 47: 757-782.
- Pope, G.V. 1983. Cypselas and trichomes as a source of taxonomic characters in the erlangeoid genera. *Kirkia* 12: 203-231.
- Redonda-Martínez, R. 2006. Delimitación taxonómica de *Vernonia* Schreb. (Familia Asteraceae, Tribu Vernonieae) y géneros afines en México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, Distrito Federal. 76 p.
- Redonda-Martínez, R. y J.L. Villaseñor-Ríos. 2009. Asteraceae. Tribu Vernonieae. In Medina-Lemos R., J.G. Sánchez-Ken, A. García-Mendoza y S. Arias-Montes (eds.). *Fl. del Valle de Tehuacán-Cuicatlán* 72: 1-23.
- Redonda-Martínez, R. y J.L. Villaseñor. 2014. *Stramentopappus congestiflorus* (Asteraceae: Vernonieae: Leiboldiinae) a new species from Oaxaca, Mexico. *Rev. Mex. Biodivers.* 85: 1-8.
- Redonda-Martínez, R. y E.M. Martínez-Salas. 2015. *Lepidonia alba* (Vernonieae: Leiboldiinae) a new species from the state of Chiapas, Mexico. *Syst. Bot.* 40. DOI 10.1600/036364415X690157
- Redonda-Martínez, R. J.L. Villaseñor y T. Terrazas. Trichome diversity in the subtribe Leiboldiinae (Vernonieae, Asteraceae). *J. Torrey Bot. Soc.* Sometido.
- Ritter M.R. y S.T.S.Miotto. 2006. Micromorfología da superfície do fruto de espécies de *Mikania* Willd. (Asteraceae) ocorrentes no Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. *Acta Bot. Bras.* 20: 241-247.
- Robinson, H. 1992. Notes on Lychnophorinae from Minas Gerais, Brazil, a Synopsis of *Lychnophoriopsis* Sch. Bip. and the New Genera *Anteremanthus* and *Minasia* (Vernonieae: Asteraceae). *Proc. Biol. Soc. Washington* 105: 640-652.
- Robinson, H. 1999. Generic and subtribal classification of American Vernonieae. *Smithsonian Contr. Bot.* 89: 1-116.
- Robinson, H. 2007. Tribe Vernonieae. In: J.W. Kadereit y C. Jeffrey (eds.) *The Families and Genera of Vascular Plants. Flowering Plants Eudicots Asterales*, Vol. VIII. Springer-Verlag-Wien. Berlin. Pp. 165-192.
- Robinson, H. y V.A. Funk. 1987. A phylogenetic analysis of *Leiboldia*, *Lepidonia* and a new genus *Stramentopappus* (Vernonieae: Asteraceae). *Bot. Jahrb. Syst.* 108: 213-228.
- Robinson, H. y V.A. Funk. 2011. A new genus, *Nothovernonia*, from tropical Africa (Asteraceae or Compositae, Vernonieae). *PhytoKeys* 3: 21-34.
- Roque, N. y H. Bautista. 2008. *Asteraceae. Caracterização e morfologia floral*. Editora da Universidade Federal da Bahia. Salvador, Bahia. 71 p.
- Roque, N., D.J. Keil y A. Sussana. 2009. Illustrated glossary of Compositae. In: Funk, V. A., A. Sussana, T. F. Stuessy y R. J. Bayer (eds.). *Systematics, Evolution and Biogeography of the Compositae*. IAPT. Vienna. p. 781-806.
- Roy, S., T. Mondal y S.K. Mukherjee. 2013. Diversity of cipselar characters in some members of tribe Inuleae (Asteraceae). *IJPRSB* 2: 82-98.
- Rzedowski, J. y G. Calderón de Rzedowski. 1995. Vernonieae. In: Calderón de Rzedowski, G. y J. Rzedowski (eds.). *Fl. del Bajío y de regiones adyacentes* 38: 1-50.
- Shekhar, S., A.K. Pandey y A.A. Anderberg. 2011. Cypselas morphology and anatomy in some genera formerly placed in *Inula* (Asteraceae: Inuleae – Inulinae). *Rheedea* 21: 13-22.

- Talukdar T. y S.K. Mukherjee. 2014. Cypselar diversity in four species of *Senecio* L. (Asteraceae). *Bangladesh J. Pl. Taxon.* 21: 13-17.
- Turner, B.L. 2007. The comps of Mexico. Chapter 8 Liabeae and Vernoniaeae. *Phytologia Mem.* 12: 35-144.
- Vega, A.J. 2014. Revisión taxonómica de las especies del género *Vernonathura* (Vernoniaeae, Asteraceae) de Argentina y Uruguay. Tesis de doctorado. Instituto de Botánica del Nordeste. Universidad Nacional del Nordeste. Corrientes, Argentina. 219 p.
- Weberling, F. 1992. Morphology of flowers and inflorescences. Cambridge University Press. Cambridge. 405 p.
- Zarebo, E.V. y E.V. Boyko. 2008. Carpology of some East Asian Cardueae (Asteraceae). *Anales Jard. Bot. Madrid* 65: 129-134.
- Zhu, S.-X., H.-N. Quin y C. Shih. 2006. Achene wall anatomy and surface sculpturing of *Lactuca* L. and related genera (Compositae: Lactuceae) with notes on their systematic significance. *J. Integr. Pl. Biol.* 48: 390-399.

Apéndice 1. Características analizadas en las cipselas 6323 especies de Asteraceae, las cuales corresponden a 185 géneros y 26 tribus, respectivamente. En negritas se indica el número de géneros de cada tribu, después de dos puntos está el número de especies y después de la diagonal el número de categorías infraespecíficas, si se incluyeron en el estudio. Los acrónimos ANA, MOR, MEB, corresponden al análisis de anatomía (ANA), morfología (MOR) y superficie (MEB), respectivamente.

Tribu/ Subtribu	Taxones analizados	Características revisadas	Referencias
Anthemideae Cass.	24: 105/2	ANA, MOR, MEB	Lovell <i>et al.</i> , 1986; Bruhl y Quinn, 1990; Chehregani y Mahanfar, 2007; Kreitschitz y Vallès, 2007; Abid y Quaiser, 2008, 2009; Akcin y Akcin, 2010; Inceer <i>et al.</i> , 2012; Jana y Mukherjee, 2014a, b
Arctotideae Cass.	4: 5/1	ANA, MEB	Mukherjee y Nordenstam, 2012; Jana y Mukherjee, 2014a, b
Astereae Cass.	6: 9	ANA, MOR, MEB	Bruhl y Quinn, 1990; Jana <i>et al.</i> , 2012b; Jana y Mukherjee, 2013, 2014a, b
Athroismeae Panero	1: 3	ANA, MOR, MEB	Bruhl y Quinn, 1990
Bahieae B.G. Baldwin	2: 2	ANA, MEB	Jana y Mukherjee, 2014a, b
Cardueae Cass.	15: 37/4	ANA, MOR, MEB	Zarembo y Boyko, 2008; Mukherjee y Nordenstam, 2012; Harcioğlu <i>et al.</i> , 2012; Jana y Mukherjee, 2013, 2014 a, b
Chaenactideae B.G. Baldwin	1: 1	ANA, MEB	Jana y Mukherjee, 2014 a, b
Cichorieae Lam. & DC.	24: 50	ANA, MOR, MEB	Zhu <i>et al.</i> , 2006; Mukherjee y Nordenstam, 2012; Jana y Mukherjee, 2013, 2014a, b
Coreopsideae Lindl.	4: 10	ANA, MOR, MEB	Garg y Sharma, 2007; Jana y Mukherjee, 2013; 2014a, b
Dicomeae Panero & V.A. Funk	2: 25/1	ANA, MOR, MEB	Ortiz, 2000; Mukherjee y Nordenstam, 2012
Eupatorieae Cass.	1: 15	MOR, MEB	Ritter y Miotto, 2006
Gnaphalieae (Cass.) Lecoq. & Juillet	7: 20/6	ANA, MOR, MEB	Abid y Quaiser, 2007b; Roy <i>et al.</i> , 2013; 2014a, b
Gochnatieae (Benth. & Hook. f.) Panero & V.A. Funk	10: 5	ANA-MOR	Ortiz, 2000
Heliantheae Cass.	10: 12	ANA, MOR, MEB	Garg y Sharma, 2007, Jana y Mukherjee, 2014a, b
Inuleae Cass.	12: 29	ANA, MOR, MEB	Abid y Zehra, 2007; Shekhar <i>et al.</i> , 2011; Jana y Mukherjee, 2013; 2014a, b; Roy <i>et al.</i> , 2013
Madieae Jeps.	2: 3	ANA, MOR, MEB	Garg y Sharma, 2007; Jana y Mukherjee, 2013
Millerieae Lindl.	7: 8	ANA, MOR, MEB	Garg & Sharma, 2007; Jana y Mukherjee, 2013; 2014a, b
Mutisieae Cass.	6: 13	ANA, MOR, MEB	Ortiz, 2000; Mukherjee y Nordenstam, 2012
Neurolaeneae Rydb.	1: 1	MEB	Jana y Mukherjee, 2014b
Oldenburgieae S. Ortiz	1: 3	ANA-MOR	Ortiz, 2000
Pertyeae Panero & V.A. Funk	1: 3/1	MEB	Mukherjee y Nordenstam, 2012
Pertyleae B.G. Baldwin	1: 1	ANA, MOR, MEB	Jana y Mukherjee, 2013, 2014b
Plucheeae Anderb.	4: 6/2	MOR, MEB	Abid y Quaiser, 2007a
Senecioneae Cass.	7: 22/4	ANA, MOR, MEB	Bruhl y Quinn, 1990; Cron <i>et al.</i> , 1993; Bednorz y Podsiedlik, 2013; Roy <i>et al.</i> , 2013; Jana y Mukherjee, 2014b
Tageteae Cass.	1: 2	ANA, MEB	Jana y Mukherjee, 2014a, b
Vernonieae Cass.	35: 101/7	ANA, MOR, MEB	Pope, 1983; Isawumi, 1999; Mukherjee y Sarkar, 2001; Basak y Mukherjee, 2003; Mukherjee y Nordenstam, 2012; Jana y Mukherjee, 2012; 2013, 2014a, b; Jana <i>et al.</i> 2012a, Redonda-Martínez y Villaseñor, 2014; Redonda-Martínez y Martínez-Salas, 2015

Apéndice 2. Lista y matriz de caracteres utilizados en el análisis cladístico.

1. Número de series vilano: ausente = 0; 1-seriado = 1; 2-seriado = 2; 3-seriado (multiseriado) = 3.
2. Duración del vilano: persistente = 0; deciduo = 1.
3. Color del vilano: blanco = 0; pajizo = 1; morado = 2.
4. Elementos del vilano: cerdas capilares = 0; escamas = 1; aristas = 2.
5. Forma de la cipsela: oblanceolada = 0; prismática = 1; obovada = 2; elíptico-obovada = 3.
6. Número de costillas en las cipselas: 4-5 = 0; 8-10 = 1.
7. Presencia y forma del carpopodio: ausente = 0; simétrico = 1; asimétrico = 2.
8. Forma de la base del carpopodio: obtusa = 0; cónica = 1.
9. Tipo de indumento en las cipselas: ausente = 0; piloso = 1; seríceo = 2; glandular = 3.
10. Presencia y forma de los tricomas eglandulares en las cipselas: ausentes = 0; cónicos = 1; geminados = 2.
11. Posición de los tricomas eglandulares en la cipsela: en toda la superficie = 0; apical = 1.
12. Presencia y tipo de tricomas glandulares en las cipselas: ausentes = 0; tipo I = 1; tipo II = 2.
13. Posición de las glándulas en las cipselas: apical = 0; intercostal = 1; basal por arriba del carpopodio = 2; en el carpopodio = 3.
14. Contorno de las paredes anticlinales: tabular = 0; sinuado = 1.
15. Altura de las paredes anticlinales: deprimidas = 0; erectas = 1.
16. Curvatura de las paredes periclinales: tabulares = 0; convexas = 1; cóncavas = 2.
17. Escultura secundaria: lisa = 0; estriada = 1.
18. Apariencia de la cutícula: delgada = 0; gruesa = 1.
19. Presencia y posición del esclerénquima: ausente = 0; discontinua (únicamente en las costillas) = 1; continua (en toda la pared del pericarpo) = 2.
20. Características del primer estrato de esclerénquima: igual a los demás = 0; elongado anticlinalmente = 1.
21. Presencia y forma de los cristales: ausentes = 0; prismáticos = 1.
22. Posición de los cristales en el pericarpo: en un estrato parenquimatoso = 0; en el esclerénquima = 1.
23. Presencia y forma de idioblastos: ausentes = 0; esférico-ovados = 1; botuliformes = 2; trapezoides = 3; lageniformes = 4; piriformes = 5; infundibuliformes = 6.

Taxones	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
<i>Sinc-deppeana</i>	2	0	0	0	0	1	0	-	1	2	0	0	-	1	0	1	1	0	2	0	1	1	2
<i>Liab-bourgeaui</i>	2	0	0	0	0	1	0	-	1	2	0	0	-	0,1	1	2	1	?	?	?	?	?	?
<i>Cent-punctatum</i>	2	0	0	0	1	1	0	-	0	0	-	0	-	0	0	1	0	1	2	0	1	1	0
<i>Cyan-cinereum</i>	2	0	0	0	0	1	1	0	1	2	0	0	-	1	0,1	1	1	0	1	0	1	1	0
<i>Elep-mollis</i>	1	0	0	2	0	1	2	0	1	2	0	0	-	0	0,1	0,2	0	1	1	0	1	1	1
<i>Pseu-spicatus</i>	1	0	0	2	0	1	2	0	1,3	2	0	1	1	0	1	2	1	0	1	0	0	-	0
<i>Crit-uniflora</i>	2	0	0	0	0	1	1	0	1,3	2	0	1	1	1	1	1	0	0	2	1	1	1	0
<i>Pipt-poepigiana</i>	2	0	0	0	0	1	1	0	0	0	-	0	-	0	1	2	0	1	2	0	1	1	0
<i>Harl-oxylepis</i>	0	-	-	-	1	0	0	-	0	0	-	0	-	1	1	0,1	1	1	2	0	1	1	0
<i>Lep-tortuosa</i>	2	0	0	0	0	1	1	0	1	2	0	0	-	0	1	2	0	0	2	0	1	1	1,2
<i>Sten-jucundum</i>	2	0	0	0	0	1	1	0	1	2	0	0	-	1	0	1,2	0,1	1	1	0	0	-	2
<i>Spir-cornifolia</i>	1	0	0	1	0	0	0	-	1,3	1	1	1	0	0,1	1	1,2	0,1	0	0	0	0	-	3
<i>Cyrt-scorpioides</i>	2	0	0	0	0	1	2	0	1	2	0	0	-	0	0,1	2	1	0	0	0	1	1	2
<i>Vnt-patens</i>	2	0	0	0	0	1	1	0	1	2	0	0	-	0	1	2	1	0	1	0	1	1	2
<i>Ver-alamanii</i>	2	0	0	0	0	1	1	0	3	0	-	1	1	0	1	2	1	0	2	0	1	1	2
<i>Ver-bolleana</i>	2	0	0	0	0	1	1	0	2,3	2	0	1	1	0	1	2	1	1	2	0	1	1	4
<i>Ver-lindheimeri</i>	2	0	2	0	0	1	1	0	3	0	-	1	1	0	1	2	1	0	1	0	1	0	0
<i>Bol-coulteri</i>	2	0	0	0	0	1	1	0	2,3	2	0	2	1	0,1	1	2	0	0	1	0	1	0	0
<i>Lei-guerreroana</i>	2	1	0	0	1	0	1	0	1,3	2	1	2	2	0	0	1	0	0	2	1	1	1	6
<i>Lei-serrata</i>	2	1	0	0	1	0	1	0	3	0	-	2	2	0,1	1	2	1	1	2	1	1	1	6
<i>Lnia-alba</i>	2	1	1	0	1	0	1	0	3	0	-	2	3	0	1	2	0	1	2	0	0	-	0
<i>Lnia-callilepis</i>	2	1	1	0	3	0	0	-	0	0	-	0	-	0,1	0,1	1	0	1	2	0	1	1	0
<i>Lnia-jonesii</i>	2	1	1	0	1	0	1	1	0	0	-	0	-	0,1	0,1	1,2	1	1	2	0	1	1	0
<i>Lnia-lankesteri</i>	2	1	1	0	1	0	1	1	0	0	-	0	-	1	1	2	1	?	?	?	?	?	?
<i>Lnia-mexicana</i>	2	1	1	0	1	0	1	1	0	0	-	0	-	1	0,1	1,2	0	0	2	0	1	1	3
<i>Lnia-salvinae</i>	2	1	1	0	1	0	1	0	0	0	-	0	-	0	0,1	1	0	1	2	0	1	1	3,5
<i>Lnia-wendtiana</i>	2	1	1	0	1	0	1	0	0	0	-	0	-	0	1	2	0	1	2	0	0	-	0
<i>Stram-congestiflorus</i>	3	1	1	0	2	0	0	-	0	0	-	0	-	1	1	1,2	1	0	2	0	0	-	3,5,6
<i>Stram-pooleae</i>	3	1	1	0	2	0	0	-	0	0	-	0	-	1	0,1	1	0	0	2	0	1	1	3,5,6

Tabla 1. Características del vilano. Los asteriscos señalan las especies introducidas, NA = No aplica.

Subtribu	Especie	Número de series del vilano	Duración del vilano	Elementos del vilano	Color del vilano
Centratherinae	* <i>Centratherum punctatum</i> Cass.	2	persistente	cerdas capilares	blanco
Erlangeinae	* <i>Cyanthillium cinereum</i> (L.) H. Rob.	2	persistente	cerdas capilares	blanco
Elephantopinae	<i>Elephantopus mollis</i> Kunth	1	persistente	aristas	blanco
Elephantopinae	<i>Pseudelephantopus spicatus</i> (Juss. ex Aubl.) Rohr	1	persistente	aristas	blanco
Leiboldiinae	<i>Bolanosa coulteri</i> A. Gray	2	persistente	cerdas capilares	blanco
Leiboldiinae	<i>Leiboldia guerreroana</i> (S.B. Jones) H. Rob.	2	deciduo	cerdas capilares	blanco
Leiboldiinae	<i>Leiboldia serrata</i> (D. Don) Gleason	2	deciduo	cerdas capilares	blanco
Leiboldiinae	<i>Lepidonia alba</i> Redonda-Martínez & E. Martínez	2	deciduo	cerdas capilares	pajizo
Leiboldiinae	<i>Lepidonia callilepis</i> (Gleason) H. Rob. & V.A. Funk	2	deciduo	cerdas capilares	pajizo
Leiboldiinae	<i>Lepidonia jonesii</i> (B.L. Turner) H. Rob. & V.A. Funk	2	deciduo	cerdas capilares	pajizo
Leiboldiinae	<i>Lepidonia lankesteri</i> (S.F. Blake) H. Rob. & V.A. Funk	2	deciduo	cerdas capilares	pajizo
Leiboldiinae	<i>Lepidonia mexicana</i> (Less.) H. Rob. & V.A. Funk	2	deciduo	cerdas capilares	pajizo
Leiboldiinae	<i>Lepidonia salvinae</i> (Hemsl.) H. Rob. & V.A. Funk	2	deciduo	cerdas capilares	pajizo
Leiboldiinae	<i>Lepidonia wendiana</i> (B.L. Turner) Redonda-Martínez & Villaseñor	2	deciduo	cerdas capilares	pajizo
Leiboldiinae	<i>Stramentopappus congestiflorus</i> Redonda-Martínez & Villaseñor	3	deciduo	cerdas capilares	pajizo
Leiboldiinae	<i>Stramentopappus pooleae</i> (B.L. Turner) H. Rob. & V.A. Funk	3	deciduo	cerdas capilares	pajizo
Lepidaploinae	<i>Harleya oxylepis</i> (Benth.) S.F. Blake	0	NA	NA	NA
Lepidaploinae	<i>Lepidaploa tortuosa</i> (L.) H. Rob.	2	persistente	cerdas capilares	blanco
Lepidaploinae	<i>Stenocephalum jucundum</i> (Gleason) H. Rob.	2	persistente	cerdas capilares	blanco
Piptocarphinae	<i>Critoniopsis uniflora</i> (Sch. Bip.) H. Rob.	2	persistente	cerdas capilares	blanco
Piptocarphinae	<i>Piptocarpha poeppigiana</i> (DC.) Baker	2	persistente	cerdas capilares	blanco
Rolandrinae	<i>Spiracantha cornifolia</i> Kunth	1	persistente	escamas	blanco
Vernoniinae	<i>Cyrtocymura scorpioides</i> (Lam.) H. Rob.	2	persistente	cerdas capilares	blanco
Vernoniinae	<i>Vernonanthura patens</i> (Kunth) H. Rob.	2	persistente	cerdas capilares	blanco
Vernoniinae	<i>Vernonia alamanii</i> DC.	2	persistente	cerdas capilares	blanco
Vernoniinae	<i>Vernonia bolleana</i> Sch. Bip.	2	persistente	cerdas capilares	blanco
Vernoniinae	<i>Vernonia lindheimeri</i> A. Gray & Engelm.	2	persistente	cerdas capilares	blanco

Tabla 2. Características de las cipselas. Los asteriscos señalan las especies introducidas, NA = No aplica.

Subtribu	Especie	Forma de la cipsela	Número de costillas	Presencia de carpopodio	Número de estratos celulares que conforman el capopodio	Base del capopodio	Simetría del carpopodio
Centratherinae	* <i>Centratherum punctatum</i>	prismática	8-10	ausente	0	NA	NA
Erlangeinae	* <i>Cyanthillium cinereum</i>	oblanceolada	8-10	presente	5-6	obtusa	simétrico
Elephantopinae	<i>Elephantopus mollis</i>	oblanceolada	8-10	presente	5-8	obtusa	asimétrico
Elephantopinae	<i>Pseudelephantopus spicatus</i>	oblanceolada	8-10	presente	6-8	obtusa	asimétrico
Leiboldiinae	<i>Bolanosa coulteri</i>	oblanceolada	8-10	presente	5-6(-8)	obtusa	simétrico
Leiboldiinae	<i>Leiboldia guerreroana</i>	prismática	4-5	presente	8-10	obtusa	simétrico
Leiboldiinae	<i>Leiboldia serrata</i>	prismática	4-5	presente	8-10	obtusa	simétrico
Leiboldiinae	<i>Lepidonia alba</i>	prismática	4-5	presente	3-4	obtusa	simétrico
Leiboldiinae	<i>Lepidonia callilepis</i>	elíptico-obovada	4-5	ausente	0	NA	NA
Leiboldiinae	<i>Lepidonia jonesii</i>	prismática	4-5	presente	4-5	cónica	simétrico
Leiboldiinae	<i>Lepidonia lankesteri</i>	prismática	4-5	presente	3-5	cónica	simétrico
Leiboldiinae	<i>Lepidonia mexicana</i>	prismática	4-5	presente	4-6	cónica	simétrico
Leiboldiinae	<i>Lepidonia salvinae</i>	prismática	4-5	presente	4-5	obtusa	simétrico
Leiboldiinae	<i>Lepidonia wendtiana</i>	prismática	4-5	presente	8-10	obtusa	simétrico
Leiboldiinae	<i>Stramentopappus congestiflorus</i>	obovada	4-5	ausente	0	NA	NA
Leiboldiinae	<i>Stramentopappus pooleae</i>	obovada	4-5	ausente	0	NA	NA
Lepidaploinae	<i>Harleya oxylepis</i>	prismática	4-5	ausente	0	NA	NA
Lepidaploinae	<i>Lepidaploa tortuosa</i>	oblanceolada	8-10	presente	6-8	obtusa	simétrico
Lepidaploinae	<i>Stenocephalum jucundum.</i>	oblanceolada	8-10	presente	6-8	obtusa	simétrico
Piptocarphinae	<i>Critoniopsis uniflora</i>	oblanceolada	8-10	presente	8-10	obtusa	simétrico
Piptocarphinae	<i>Piptocarpha poeppigiana</i>	oblanceolada	8-10	presente	5-6	obtusa	simétrico
Rolandrinae	<i>Spiracantha cornifolia</i>	oblanceolada	4-5	ausente	0	NA	NA
Vernoniinae	<i>Cyrtocymura scorpioides</i>	oblanceolada	8-10	presente	3-4	obtusa	asimétrico
Vernoniinae	<i>Vernonanthura patens</i>	oblanceolada	8-10	presente	10-12(15)	obtusa	simétrico
Vernoniinae	<i>Vernonia alamanii</i>	oblanceolada	8-10	presente	6-8	obtusa	simétrico
Vernoniinae	<i>Vernonia bolleana</i>	oblanceolada	8-10	presente	8-12	obtusa	simétrico
Vernoniinae	<i>Vernonia lindheimeri</i>	oblanceolada	8-10	presente	8-12(15)	obtusa	simétrico

Tabla 3. Características del indumento de las cipselas. Los asteriscos señalan las especies introducidas, NA = No aplica.

Subtribu	Especie	Tipo de indumento	Tipo de tricomas eglandulares	Tipo de tricomas glandulares	Posición de los tricomas glandulares
Centratherinae	* <i>Centratherum punctatum</i>	ausente	NA	NA	NA
Erlangeinae	* <i>Cyanthillium cinereum</i>	piloso	geminados	ausentes	NA
Elephantopinae	<i>Elephantopus mollis</i>	piloso	geminados	ausentes	NA
Elephantopinae	<i>Pseudelephantopus spicatus</i>	piloso	geminados	tipo I	entre las costillas
Leiboldiinae	<i>Bolanosa coulteri</i>	seríceo	geminados	tipo II	entre las costillas
Leiboldiinae	<i>Leiboldia guerreroana</i>	piloso, glandular	geminados	tipo II	basales
Leiboldiinae	<i>Leiboldia serrata</i>	glandular	ausentes	tipo II	basales
Leiboldiinae	<i>Lepidonia alba</i>	glandular	ausentes	tipo II	en el carpodidio
Leiboldiinae	<i>Lepidonia callilepis</i>	ausente	NA	NA	NA
Leiboldiinae	<i>Lepidonia jonesii</i>	ausente	NA	NA	NA
Leiboldiinae	<i>Lepidonia lankesteri</i>	ausente	NA	NA	NA
Leiboldiinae	<i>Lepidonia mexicana</i>	ausente	NA	NA	NA
Leiboldiinae	<i>Lepidonia salvinae</i>	ausente	NA	NA	NA
Leiboldiinae	<i>Lepidonia wendtiana</i>	ausente	NA	NA	NA
Leiboldiinae	<i>Stramentopappus congestiflorus</i>	ausente	NA	NA	NA
Leiboldiinae	<i>Stramentopappus pooleae</i>	ausente	NA	NA	NA
Lepidaploinae	<i>Harleya oxylepis</i>	ausente	NA	NA	NA
Lepidaploinae	<i>Lepidaploa tortuosa</i>	piloso	geminados	ausentes	NA
Lepidaploinae	<i>Stenocephalum jucundum.</i>	piloso	geminados	ausentes	NA
Piptocarphinae	<i>Critoniopsis uniflora</i>	piloso, glandular	geminados	tipo I	entre las costillas
Piptocarphinae	<i>Piptocarpha poeppigiana</i>	ausente	NA	NA	NA
Rolandrae	<i>Spiracantha cornifolia</i>	piloso, glandular	cónicos	tipo I	apicales
Vernoniinae	<i>Cyrtocymura scorpioides</i>	piloso	geminados	ausentes	NA
Vernoniinae	<i>Vernonanthura patens</i>	piloso	geminados	ausentes	NA
Vernoniinae	<i>Vernonia alamanii</i>	glandular	ausentes	tipo I	entre las costillas
Vernoniinae	<i>Vernonia bolleana</i>	seríceo	ausentes	tipo I	entre las costillas
Vernoniinae	<i>Vernonia lindheimeri</i>	glandular	ausentes	tipo I	entre las costillas

Tabla 4. Características de la superficie de las cipselas. Los asteriscos señalan las especies introducidas, NA = No aplica.

Subtribu	Especie	Escultura primaria	Forma de las células	Contorno de las paredes anticlinales	Altura de las paredes anticlinales	Curvatura de las paredes periclinales	Escultura secundaria
Centratherinae	* <i>Centratherum punctatum</i>	reticulada	poligonales alargadas	tabular	deprimidas	convexa	lisa
Erlangeinae	* <i>Cyanthillium cinereum</i>	pustulada	circulares u ovaladas, regulares e irregulares	sinuado	deprimidas	convexa	estriada
Elephantopinae	<i>Elephantopus mollis</i>	reticulada	tetraedrales alargadas	tabular	deprimidas, erectas	tabular, cóncava	lisa
Elephantopinae	<i>Pseudelephantopus spicatus</i>	reticulada	tetraedrales alargadas	tabular	erectas	cóncava	estriada
Leiboldiinae	<i>Bolanosa coulteri</i>	reticulada	tetraedrales alargadas	tabular, sinuado	erectas	cóncava	lisa
Leiboldiinae	<i>Leiboldia guerreroana</i>	reticulada	poligonales alargadas	tabular	deprimidas	convexa	lisa
Leiboldiinae	<i>Leiboldia serrata</i>	reticulada	tetraedrales irregulares, redondas	tabular, sinuado	erectas	cóncava	estriada
Leiboldiinae	<i>Lepidonia alba</i>	alveolada	tetraedrales y poligonales irregulares	tabular	erectas	cóncava	lisa
Leiboldiinae	<i>Lepidonia callilepis</i>	reticulado-pustulada	tetraedrales y poligonales alargadas, esféricas	tabular, sinuado	deprimidas, erectas	convexa	lisa
Leiboldiinae	<i>Lepidonia jonesii</i>	pustulada-alveolada	poligonales	tabular, sinuado	deprimidas, erectas	convexa, cóncava	lisa
Leiboldiinae	<i>Lepidonia lankesteri</i>	reticulada	tetraedrales irregulares	sinuado	erectas	cóncava	estriada
Leiboldiinae	<i>Lepidonia mexicana</i>	verrucosa	esféricas y umbilicadas	sinuado	deprimidas, erectas	convexa, cóncava	lisa
Leiboldiinae	<i>Lepidonia salvinae</i>	pustulada-reticulada	poligonales y esféricas	tabular	deprimidas, erectas	convexa	lisa
Leiboldiinae	<i>Lepidonia wendtiana</i>	alveolada	poligonales	tabular	erectas	cóncava	lisa
Leiboldiinae	<i>Stramentopappus congestiflorus</i>	verrucosa	tetraedrales y poligonales irregulares	sinuado	erectas	cóncava, convexa	estriada
Leiboldiinae	<i>Stramentopappus pooleae</i>	verrucosa	poligonales irregulares	sinuado	deprimidas, erectas	convexa	lisa
Lepidaploinae	<i>Harleya oxylepis</i>	buliforme	tretraedrales alargadas, esféricas	sinuado	erectas	convexa, tabular	estriada
Lepidaploinae	<i>Lepidaploa tortuosa</i>	reticulada	tretraedrales alargadas, redondas	tabular	erectas	cóncava, convexa	estriada
Lepidaploinae	<i>Stenocephalum jucundum</i>	reticulada	tetraedrales alargadas	sinuado	deprimidas	cóncava, convexa	lisa, rara vez estriada
Piptocarphinae	<i>Critoniopsis uniflora</i>	reticulado-pustulada	tretraedrales alargadas, redondas	sinuado	erectas	convexa	lisa
Piptocarphinae	<i>Piptocarpha poeppigiana</i>	reticulada	tetraedrales y poligonales alargadas, algunas irregulares	tabular	erectas	cóncava	lisa
Rolandrinae	<i>Spiracantha cornifolia</i>	reticulada	tetraedrales y poligonales alargadas,	tabular, sinuado	erectas	convexa, cóncava	lisa, estriada
Vernoniinae	<i>Cyrtocymura scorpioides</i>	reticulado-pustulada-foveolada	redondas, algunas umbilicadas	tabular	deprimidas, erectas	cóncava	estriada
Vernoniinae	<i>Vernonanthura patens</i>	reticulada	tretraedrales alargadas, algunas poligonales irregulares	tabular	erectas	cóncava	estriada
Vernoniinae	<i>Vernonia alamarii</i>	reticulada	poligonales alargadas	tabular	erectas	cóncava	estriada
Vernoniinae	<i>Vernonia bolleana</i>	reticulada	tretraedrales alargadas e irregulares	tabular	erectas	cóncava	estriada
Vernoniinae	<i>Vernonia lindheimeri</i>	reticulada	poligonales alargadas	tabular	erectas	cóncavas	estriada

Tabla 5. Características anatómicas del pericarpo de las cipselas. Los asteriscos señalan las especies introducidas.

Subtribu	Especie	Cutícula	Características de la epidermis	Disposición y número de estratos de esclerénquima debajo de la epidermis	Presencia y número de estratos de esclerénquima en las costillas	Tipo y posición de los cristales	Presencia y forma de idioblastos
Centratherinae	* <i>Centratherum punctatum</i>	gruesa	células convexas con contenidos que cuben casi todo el lumen celular	continua, hasta 10 estratos de fibras de pared muy gruesa	14-15 estratos de pared gruesa	prismáticos en esclerénquima	ausentes
Erlangeinae	* <i>Cyanthillium cinereum</i>	moderadamente gruesa	células papilosas	discontinua	(7-)9-12 estratos de pared gruesa	prismáticos en esclerénquima subyacente a la epidermis	ausentes
Elephantopinae	<i>Elephantopus mollis</i>	gruesa	células rectangulares cortas en las costillas	discontinua	3-4 estratos de pared gruesa	prismáticos en parénquima de la región intercostal	esférico-ovados en los magenes de las costillas
Elephantopinae	<i>Pseudelephantopus spicatus</i>	delgada, estriada	células rectangulares, más cortas en las costillas	discontinuo	5-7 estratos de pared gruesa	ausentes	ausentes
Leiboldiinae	<i>Bolanosa coulteri</i>	delgada	células rectangulares	ausente	grupos de 5-7 fibras de parénquima	prismáticos, en estrato parenquimatoso	ausentes
Leiboldiinae	<i>Leiboldia guerreroana</i>	delgada	células rectangulares cortas, más cortas en las costillas donde son esclerosadas	continua, 3-4 estratos de fibras de pared muy gruesa, el estrato adyacente a epidermis elongado anticlinalmente	3-4 estratos con un patrón similar a la región intercostal	prismáticos, en algunas células del esclerénquima, las cuales son septadas	infundibuliformes escasos
Leiboldiinae	<i>Leiboldia serrata</i>	delgada	células rectangulares no lignificadas	continua, 2-3 estratos de fibras de pared muy gruesa, el primero elongado anticlinalmente, más 5 estratos de parénquima con células de mucílago	2-3 estratos de fibras de pared gruesa	prismáticos en el estrato más externo del esclerénquima	infundibuliformes con pared gruesa y contenidos
Leiboldiinae	<i>Lepidonia alba</i>	gruesa	células rectangulares con taninos	continua, 3-5 estratos de fibras de pared muy gruesa	3-5 estratos	ausentes	ausentes
Leiboldiinae	<i>Lepidonia callilepis</i>	delgada	células cuadradas con taninos	continua, 3-5 estratos de fibras de pared muy gruesa	7-8 estratos	prismáticos en esclerénquima	ausentes
Leiboldiinae	<i>Lepidonia jonesii</i>	delgada	células cuadradas amplias esclerosadas con taninos	continua, 2-3 estratos de fibras de pared muy gruesa	2-3 estratos	prismáticos en el estrato más externo del esclerénquima	ausentes

Leiboldiinae	<i>Lepidonia mexicana</i>	delgada	células amplias esclerosadas con taninos	continua, 2-3 estratos de fibras de pared gruesa de forma redonda con espacios intercelulares	4-5 estratos	prismáticos en esclerénquima	trapezoides angostos
Leiboldiinae	<i>Lepidonia salvinae</i>	gruesa	células rectangulares	continua, 2-3 estratos de fibras de pared gruesa	5-6 estratos	prismáticos escasos en esclerénquima	piriformes, trapezoides angostos
Leiboldiinae	<i>Lepidonia wendtiana</i>	gruesa	células rectangulares cortas con taninos	continua, 2-3 estratos de fibras de pared gruesa, de forma redonda con espacios intercelulares	7-10 estratos	ausentes	ausentes
Leiboldiinae	<i>Stramentopappus congestiflorus</i>	delgada	células papilosas, alargadas anticlinamente	continua, 1-2(-3) estratos de fibras de pared gruesa	1-2 estratos	ausentes	piriformes, trapezoides angostos, infundibuliformes
Leiboldiinae	<i>Stramentopappus pooleae</i>	delgada	células de pared delgada alargadas anticlinamente, alternando con células rectangulares cortas con pared periclinal gruesa	continuo, 2-3 estratos de fibras de pared gruesa	1-2 estratos	prismáticos escasos en esclerénquima	piriformes, trapezoides infundibuliformes
Lepidaploinae	<i>Harleya oxylepis</i>	gruesa, estriada	células buliformes de pared periclinal convexa, alternando con células rectangulares cortas de pared periclinal tabular	continuo, 1-2 estratos de fibras de pared muy gruesa, otras son parenquimatosas	7-11 estratos	lenticulares, escasos en el esclerénquima subyacente a la epidermis	ausentes
Lepidaploinae	<i>Lepidaploa tortuosa</i>	delgada, lisa	células cuadradas, alternando con células alargadas anticlinamente con taninos	continua, 2-3 estratos de fibras de pared delgada o gruesa	2-3 estratos	prismáticos en el esclerénquima, a veces más de uno por célula	botuliformes, esférico-ovados, en grupos
Lepidaploinae	<i>Stenocephalum jucundum</i>	gruesa	células papilosas cortas en las costillas, células rectangulares de paredes delgadas con taninos, alternando con células alargadas anticlinamente con paredes moderadamente gruesas, en las regiones intercostales	discontinua	2-3 estratos de paredes muy gruesas en las costillas, en el resto con paredes helicoidales	ausentes	botuliformes, adyacentes a las costillas
Piptocarphinae	<i>Critoniopsis uniflora</i>	delgada, lisa	células rectangulares cortas	continua, 2-3 estratos de fibras con pared moderadamente gruesa, el primer estrato orientado verticalmente	1-2(-4) estratos	prismáticos en esclerénquima	ausentes
Piptocarphinae	<i>Piptocarpha poeppigiana</i>	moderadamente gruesa y delgada,	células rectangulares cortas	continua, 2 estratos de fibras de pared	3-4 estratos	prismáticos en esclerénquima	ausentes

		lisa		gruesa			
Rolandriinae	<i>Spiracantha cornifolia</i>	delgada	células rectangulares cortas, alternando con células rectangulares alargadas anticlinalmente	ausente	ausente	ausentes	trapezoides
Vernoniinae	<i>Cyrtocymura scorpioides</i>	delgada, lisa	células rectangulares, aveces ovadas, algunas con taninos, paredes periclinales tabulares o cóncavas	continua, 2 estratos de fibras con pared moderadamente gruesa	3-4 estratos	prismáticos en esclerénquima	ausentes
Vernoniinae	<i>Vernonanthura patens</i>	delgada, lisa	células rectangulares	continua 2-3 estratos de fibras con paredes muy gruesas	3-4 estratos	prismáticos en algunas células del esclerénquima	botuliformes, adyacentes a las costillas
Vernoniinae	<i>Vernonia alamanii</i>	delgada, lisa	células rectangulares, alternado con células alargadas anticlinalmente, con taninos	continua, 3-4 estratos de fibras de pared gruesa	6-7 estratos	prismáticos en algunas células del esclerénquima	botuliformes, solitarios o en grupos en las regiones intercostales
Vernoniinae	<i>Vernonia bolleana</i>	gruesa, estriada	células cuadradas, con taninos	continua, 1-2(-3) estratos de fibras de pared gruesa	2-3 estratos y grupos de (6-) 10-12 fibras	prismáticos en algunas células del esclerénquima	lageniformes con contenidos
Vernoniinae	<i>Vernonia lindheimeri</i>	delgada, lisa	células cuadradas	discontinua	grupos de 6-8 fibras	prismáticos en un estrato parenquimatoso debajo de la epidermis	ausentes

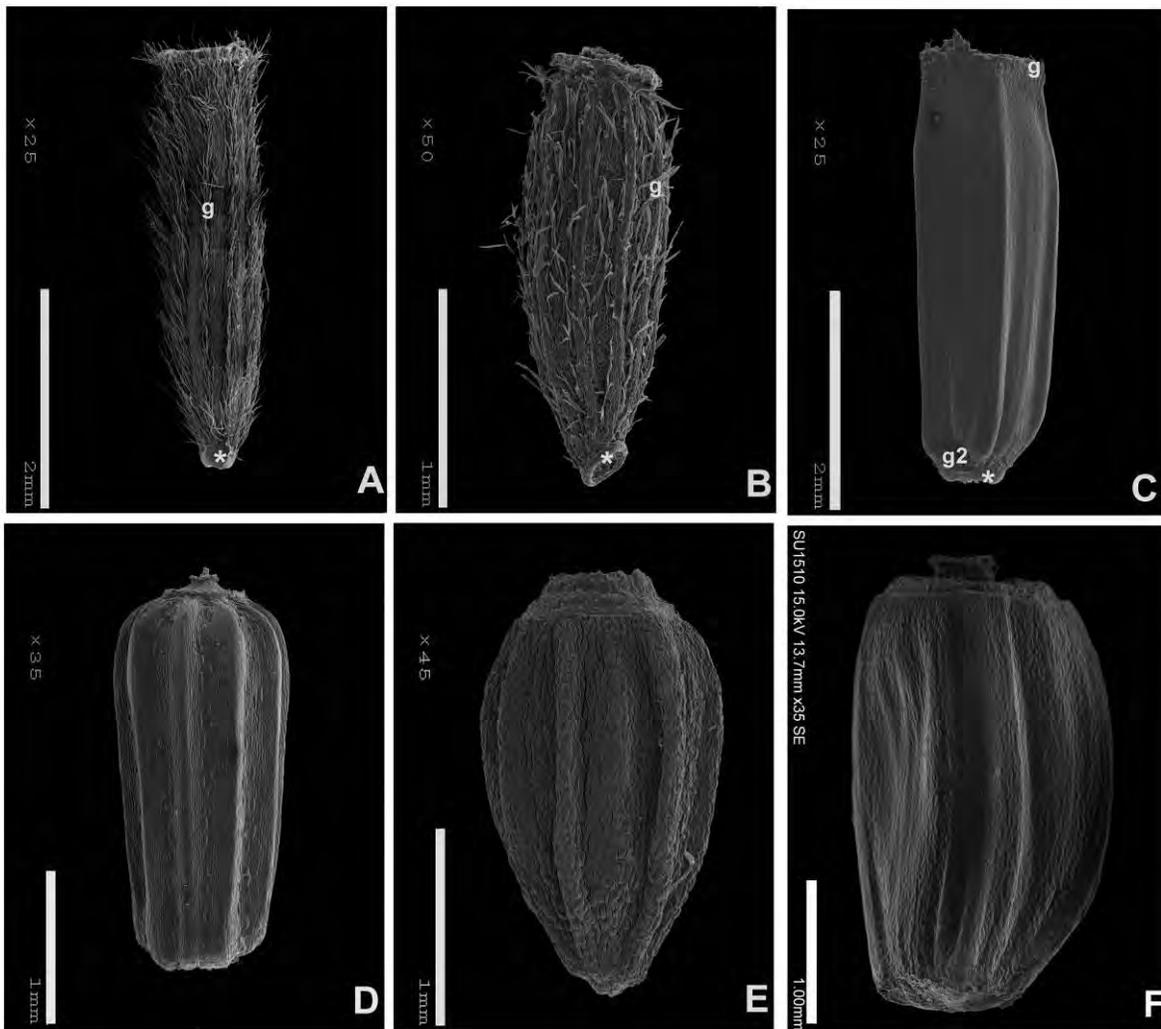


Figura 1. Forma de las cipselas. A-B. Cipselas oblanceoladas 8-10-costilladas. A. *Critoniopsis uniflora*, B. *Cyrtocymura scorpioides*. C-D. Cipselas prismáticas. C. Cipsela 4-5-costillada de *Leiboldia guerreroana*, D. Cipsela 8-10-costillada de *Centratherum punctatum*. E. Cipsela obovada 4-5-costillada de *Stramentopappus pooleae*. F. Cipsela elíptico-ovada 4-5-costillada de *Lepidonia callilepis*. g = tricomas geminados, g2 = glándulas tipo II, * = carpopodio.

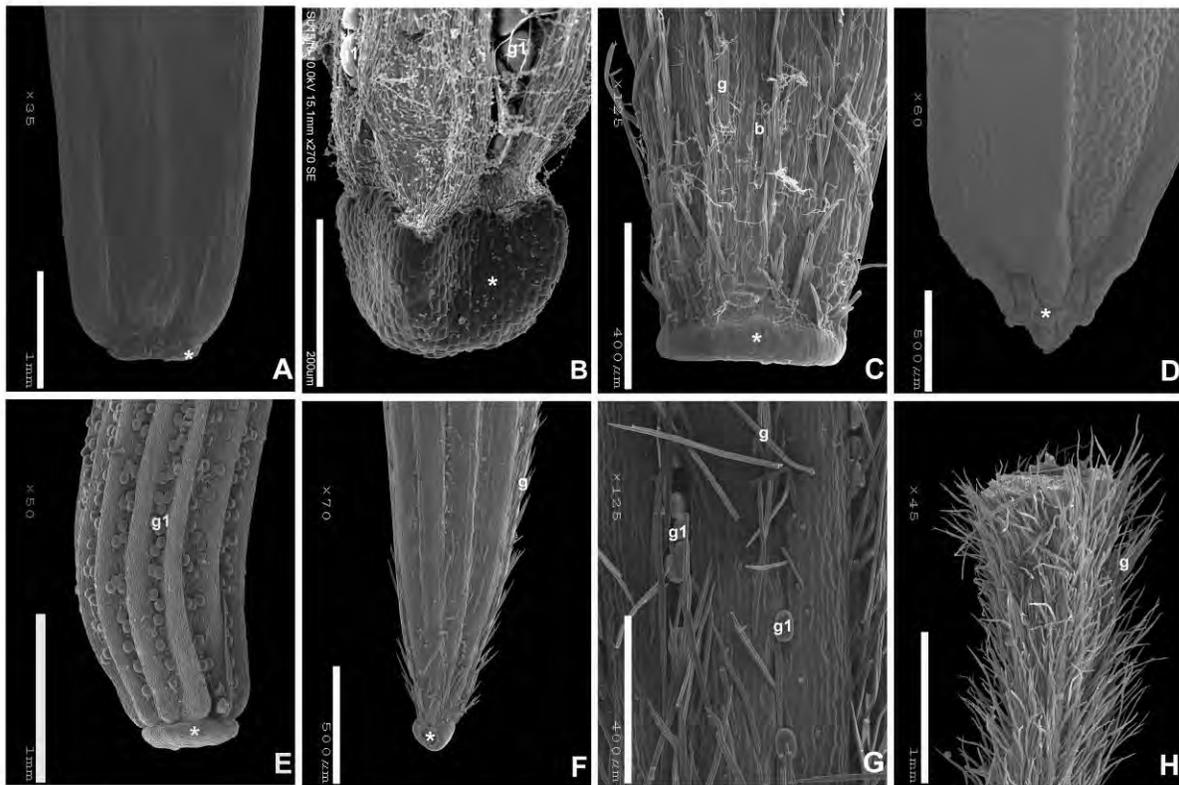


Figura 2. Carpopodio e indumento de las cipselas. A. Cipsela glabra, carpopodio con 3-4 estratos en *Lepidonia alba*. B. Cipsela con indumento glandular, carpopodio con 10-12 estratos en *Vernonia lindheimeri*. C. Cipsela con indumento piloso, carpopodio con base obtusa en *Stenocephalum jucundum*. D. Cipsela glabra, carpopodio con base cónica en *Lepidonia jonesii*. E. Cipsela con indumento glandular, carpopodio simétrico en *Vernonia alamanii*, F. Cipsela con indumento piloso, carpopodio asimétrico en *Elephantopus mollis*. G. Cipsela con indumento piloso-glandular en *Pseudelephantopus spicatus*. H. Cipsela con indumento seríceo en *Vernonia bolleana*. g = tricomas geminados, g1 = glándulas tipo I, * = carpopodio.

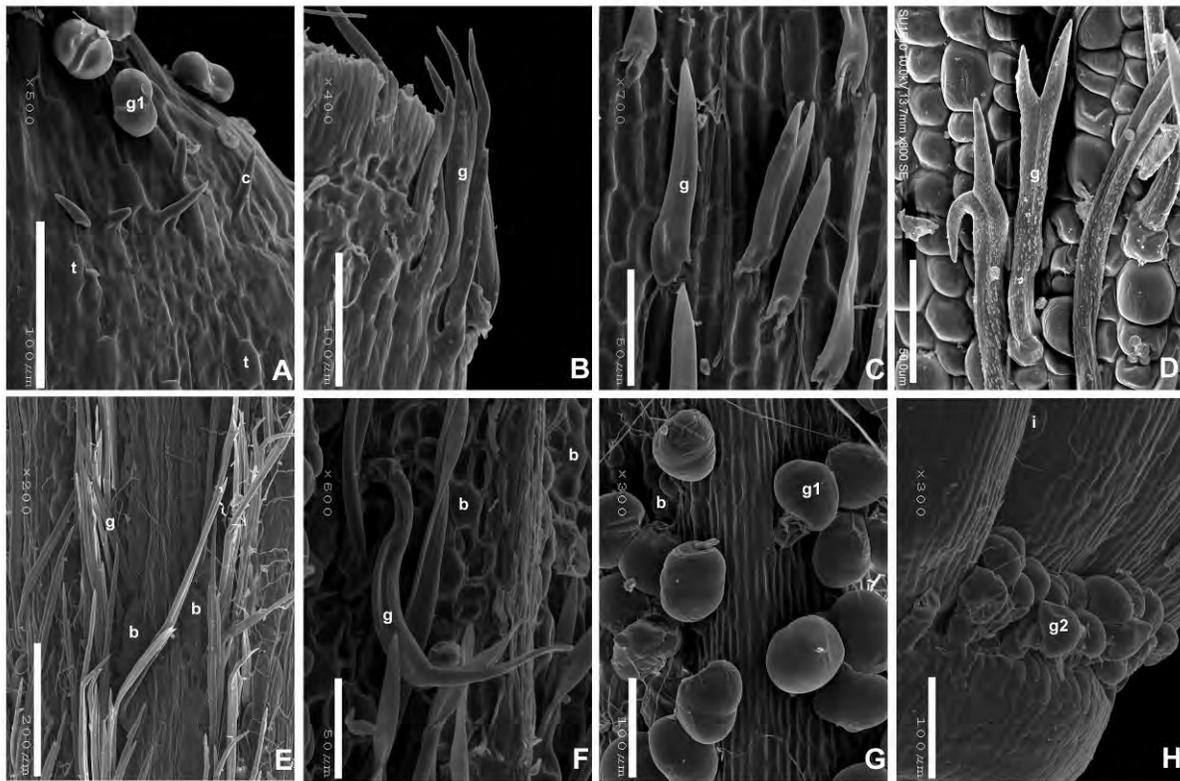


Figura 3. Diversidad de tricomas e idioblastos en las cipselas. A-B. Ápice de la cipsela. A. *Spiracantha cornifolia*. B. *Leiboldia guerreroana*. C-G. Tricomas e idioblastos en superficie. C. *Vernonthura patens*. D. *Cyanthillium cinereum*. E. *Stenocephalum jucundum*. F. *Cyrtocymura scorpioides*. G. *Vernonia alamanii*. H. Base de la cipsela en *Leiboldia guerreroana*. c = tricomas cónicos, g = tricomas geminados, g1 = glándulas tipo I, g2 = glándulas tipo II, b = idioblastos botuliformes, i = idioblastos infundibuliformes, t = idioblastos trapecoides.

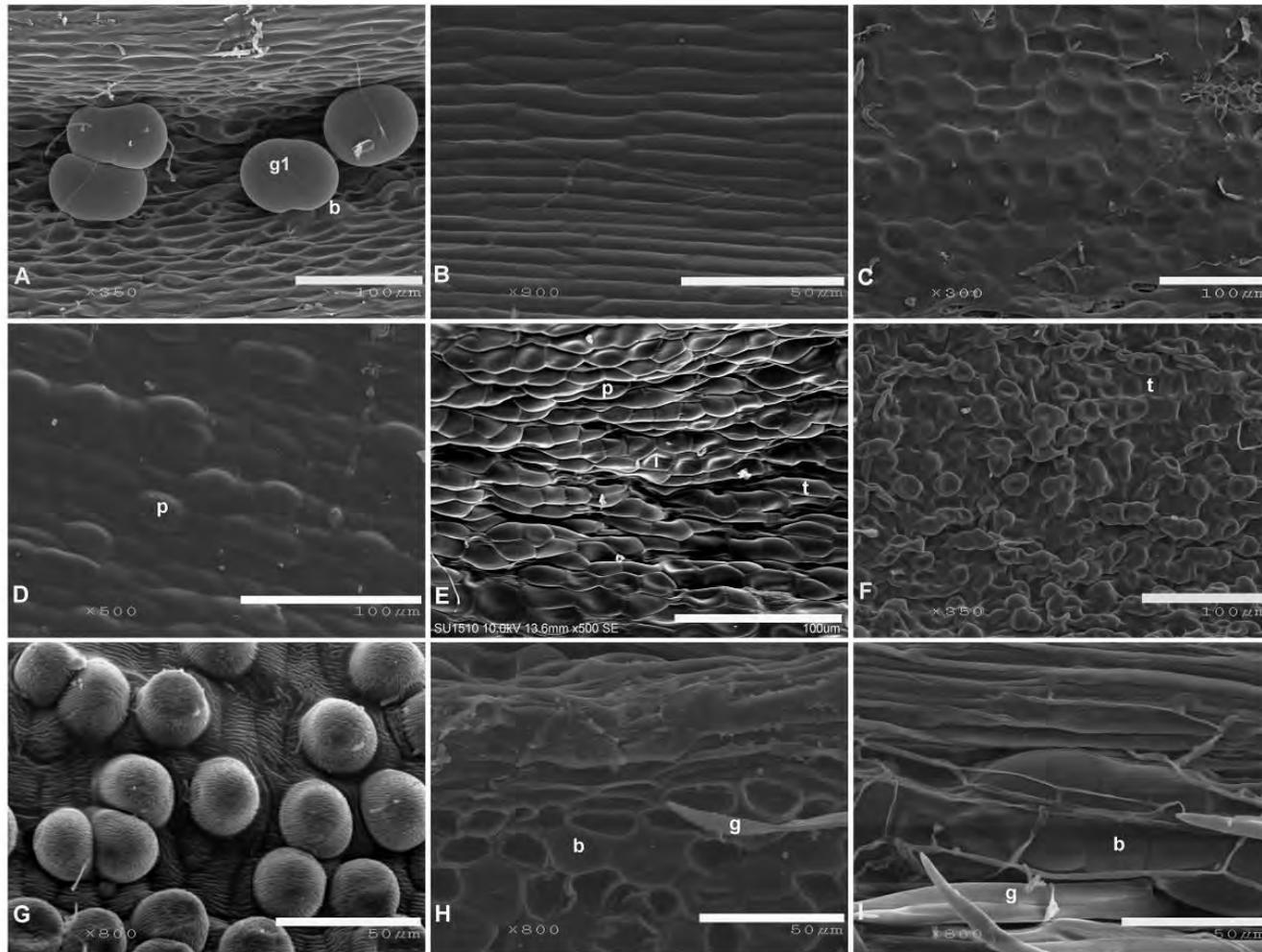


Figura 4. Escultura de la superficie de las cipselas. A-B- Escultura reticulada. A. *Vernonia alamanii*. B. *Leiboldoa guerreroana*. C. Escultura alveolada en *Lepidonia wendtiana*. D. Escultura pustulada *L. salvinae*. E-F. Escultura verrucosa. E. *Stramentopappus congestiflorus*. F. *Lepidonia mexicana*. G. Escultura buliforme en *Harleya oxilepis oxylepis*. H. Escultura foveolada en *Cyrtocymura scorpioides*. I. Escultura plegada con algunos idioblastos (i) en *Stenocephalum jucundum*. g = tricomas geminados, b = idioblastos botuliformes, i = idioblastos infundibuliformes, p = idioblastos piriformes, t = idioblastos trapezoides.

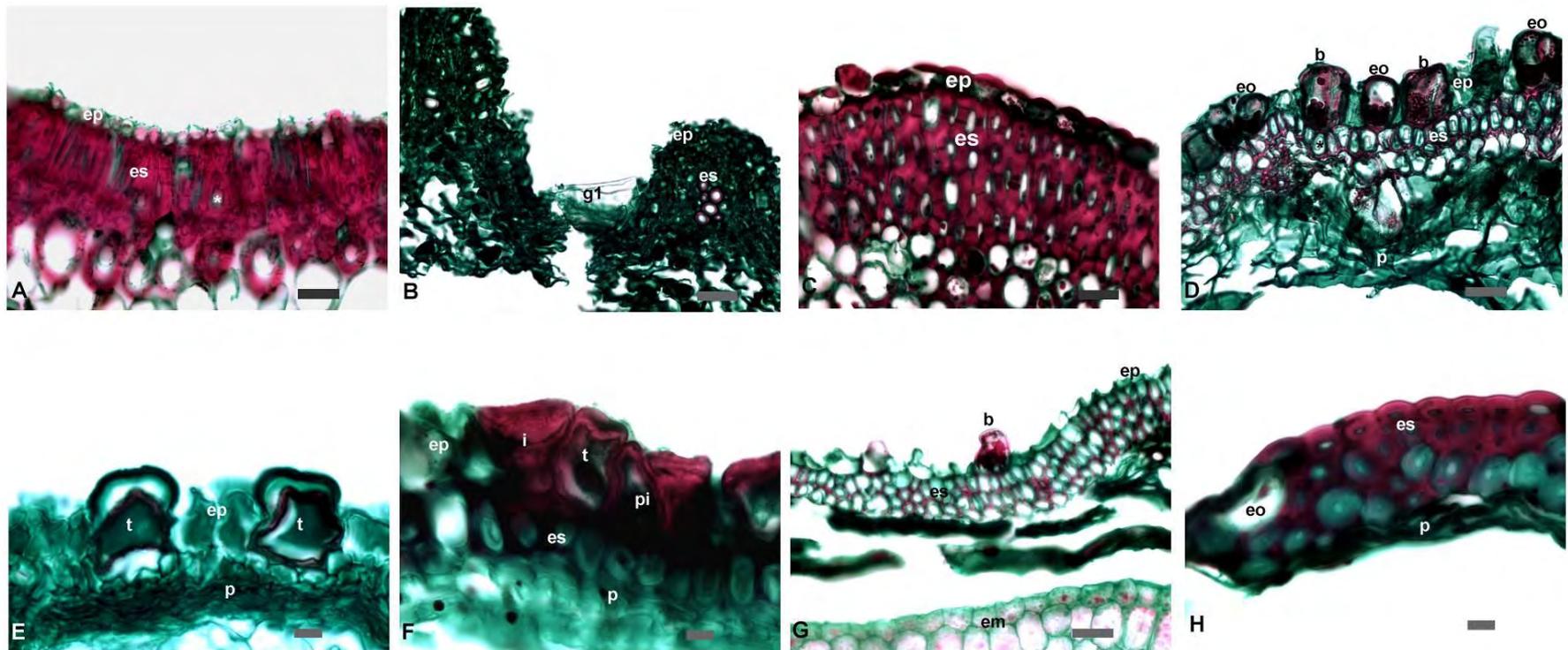


Figura 5. Características anatómicas del pericarpio de las cipselas. A. *Leiboldia guerreroana*. B. *Vernonia lindheimeri*. C. *Lepidonia alba*. D. *Lepidaploa tortuosa*. E. *Spiracantha cornifolia*. F. *Stramentopappus congestiflorus*. G. *Vernonia alamanii*. H. *Elephantopus mollis*. ep = epidermis, es = esclerenquima, p = parénquima, em = embrión, g1 = glándulas tipo I, b = idioblastos botuliformes, eo = idioblastos esférico-ovados, i = idioblastos infundibuliformes, pi = idioblastos piriformes, t = idioblastos trapezoides, * = cristales prismáticos. Escalas A-D, G = 20 μ m, E-F, H = 5 μ m.

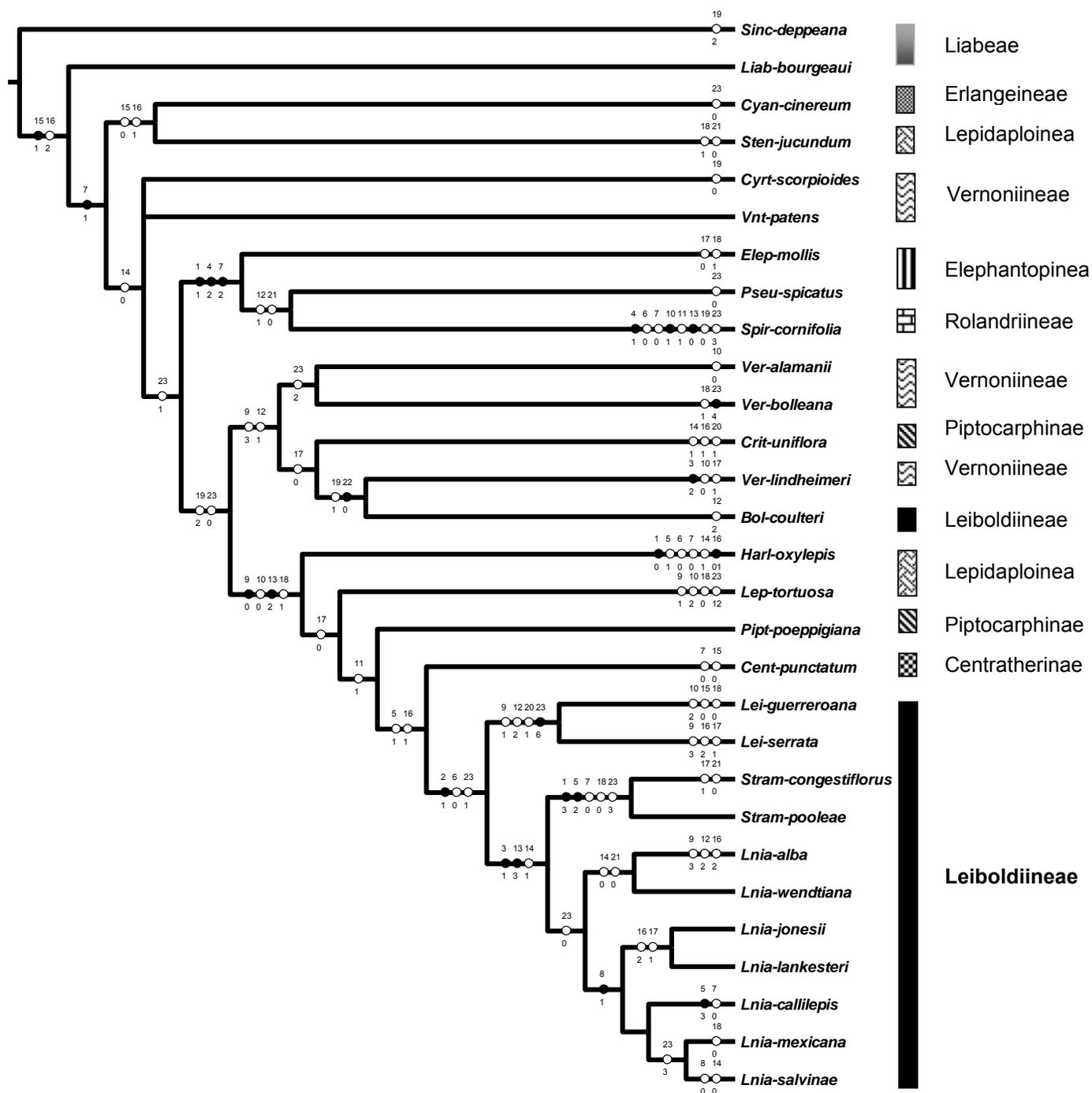


Figura 6. Uno de los 100 cladogramas más parsimoniosos. Longitud (L) = 107, índice de consistencia (IC) = 0.39, índice de retención (IR) = 0.68. Las sinapomorfías están indicadas con círculos negros y las simplesiomorfías con círculos blancos; los números por arriba de las ramas corresponden al número de carácter y los números por debajo de las ramas representan los estados de carácter.

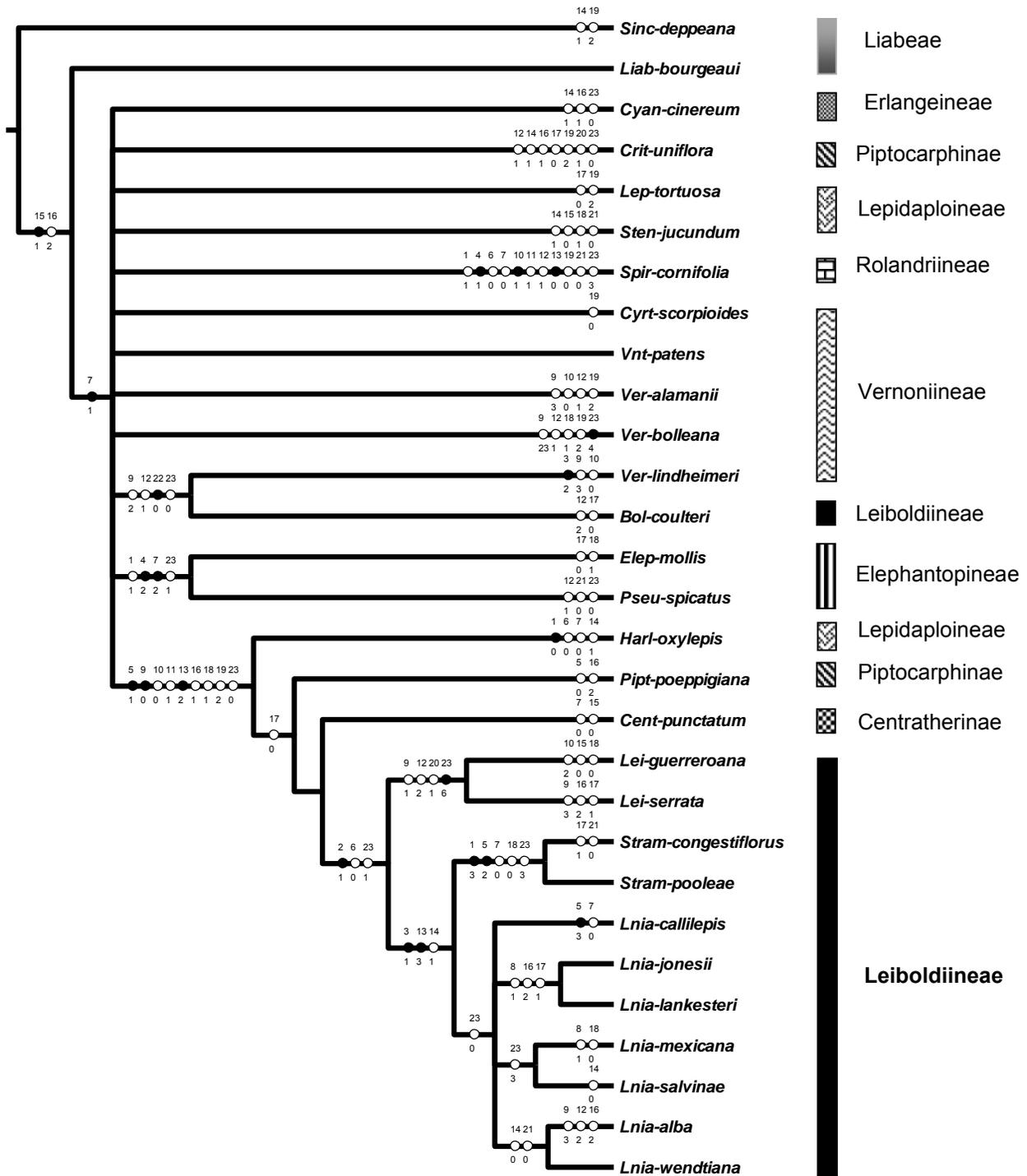


Figura 7. Cladograma de consenso estricto. Longitud (L) = 138, índice de consistencia (IC) = 0.30, índice de retención (IR) = 0.56. Las sinapomorfías están indicadas con círculos negros y las simplisimorfías con círculos blancos; los números por arriba de las ramas corresponden al número de carácter y los números por debajo de las ramas representan los estados de carácter.

Capítulo II

Palinología

Redonda-Martínez, R., J.L. Villaseñor y M. Dematteis. Pollen diversity of subtribe Leiboldiinae (Vernonieae, Asteraceae) and some related taxa. *Palynology* (Sometido).

Capítulo II

Pollen diversity of subtribe Leiboldiinae (Vernonieae, Asteraceae) and some related taxa

Rosario Redonda-Martínez^{1,2*} José Luis Villaseñor² and Massimiliano Dematteis³.

¹ Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México; Av. Ciudad Universitaria 3000, C.P. 04360, Coyoacán, Distrito Federal, México.

² Departamento de Botánica, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado postal 70-367, C.P. 04510, Coyoacán, Distrito Federal, México.

³ Instituto de Botánica del Nordeste, Casilla de Correo 209, C.P. 3400, Corrientes, Argentina.

*Corresponding author: mrrm.unam@yahoo.com.mx

Abstract: Pollen diversity for 12 species of Leiboldiinae subtribe and other 25 Neotropical taxa of Vernonieae was described and illustrated. Based on observations using a scanning electron microscopy (SEM), supplemented with optical microscopy, four pollen types were identified: A, C, F, and H. Type A was the most common and variable, showing three sub-types. Types C, F, and H differed in aperture type, tectum perforations, and length and shape of the spine apex. Differences in exine ornamentation of the pollen grain and quantitative features allowed distinction of some closely related subtribes and/or generic and specific taxa. Pollen morphology of *Lepidonia lankesteri*, *Lepidonia wendtiana*, *Stramentopappus congestiflorus*, *Vernonia bolleana* and *Harleya oxylepis* is herein described and illustrated for the first time.

Keywords: Compositae, pollen morphology, Neotropic, tectum, SEM.

1. Introduction

The Asteraceae family is the most diverse of the angiosperms and includes 24,000-30,000 species grouped into 1,600-1,700 genera, 12 subfamilies, and 43 tribes (Funk *et al.*, 2009a). It is characterized by the presence of florets arranged on a common receptacle, forming a pseudanthium called a flower head or capitulum surrounded by an involucre of bracts that simulate a calyx. The flower head contains epigynous gamopetalous flowers with the calyx modified into a pappus, which is rarely absent, bifurcated stigma and syngenesious stamens, the latter constituting the diagnostic character of the family. Asteraceae is a monophyletic group, related to the Goodeniaceae and Calyceraceae, the latter of which is its sister group (Funk *et al.*, 2005, 2009b). Vernonieae is one of the 43 tribes of Asteraceae, characterized by the presence of homogamous discoid flower heads with actinomorphic flowers, styles that are pilous over their full length, caudated anthers, and echinate, triaperturate pollen. It is a monophyletic group that is segregated into 21 subtribes containing 118 genera and around 1,050 species, mostly distributed in the tropics (Keeley & Robinson, 2009). Leiboldiinae is one subtribe of Vernonieae containing 4 genera and 14 Neotropical species, most of them endemics to Mexico and Central America, area including a large number of endemic species of the full tribe (Redonda-Martínez, unpublished data).

Asteraceae is a euripolinic family, meaning that it presents wide variation in pollen ornamentation, a principal characteristic of the Vernonieae and Cichorieae tribes. The majority of

Asteraceae pollen lacks bacula or columellae and the sexine consists only of the tectum located underneath the lophae, which form regular and distinctive patterns in some tribes. In the specific case of Vernoniaeae, Erdtman (1952) makes reference to the term crystallopollen which was coined by Steetz to refer to the pollen of *Vernonia* s.1. Depending on the characteristics and arrangement of the lophae, this author classified the pollen of this tribe into three types: lophate (with rough lophae), psilolophate (with smooth lophae), or spinose, also called echinate, because it presents spines on the lophae. With respect to the number of apertures, Vernoniaeae pollen is triaperturate, colporate or porate; the tectum is continuous or discontinuous, smooth or microperforated, with or without spines.

The pollen morphological variation of *Vernonia* was discussed by Keeley & Jones (1977, 1979), proposing six pollen types for this genera, named with letters A to F, which correlated with geographic distribution. However, with discovery of new species and use of pollen types for taxa delimitation, Robinson (1992, 1999) made an upgrade of pollen types to avoid using the intermediate pollen types; in this manner he increases the pollen types, and also used letters (A-J) to name them. This and additional studies (Kingham, 1976) concluded in the lack of the apparent correlation between pollen types and geographic distribution of species. On the other hand, pollen morphology and the exine ornamentation are characters that overlap in groups that are not apparently closely related, making difficult to use these features for phylogenetic reconstructions in Vernoniaeae (Bollick & Keeley, 1994). Nonetheless, is common to include the pollen morphology in description of new subtribe or genera, because the it taxonomic utility to define some taxa, specially when combined with macromorphological and distributional data, as is the case of the genus *Vernonia* (Jones, 1970, 1979, 1981; Keeley & Jones, 1977, 1979, and Jeffrey, 1988; Skvarla *et al.*, 2005). In other genera and several subtribes of Vernoniaeae, the features of pollen also have been used for taxonomic delimitation in combination with other data (Kingham, 1976; Robinson, 1992, 1999). The goal of this study was to identify pollen characters of potential taxonomic value for delimitation taxa in subtribe Leiboldiinae and other Neotropicals subtribes of Vernoniaeae.

2. Materials and methods

We analyzed 37 species of tribe Vernoniaeae with Neotropical distribution, principally from Mexico and Central America. At least one representative species of each genus for each subtribe present in this region was included, except in the case of Leiboldiinae subtribe, in which 12 out of 13 species were analyzed, since the type collection of *Lepidonia paleata* S.F.Blake was not available, therefore not possible to remove buds for this study. Also, two introduced species were included, *Centratherum punctatum* Cass. and *Cyanthillum cinereum* (L.) H.Rob. (from the Centratherinae and Erlangeinae subtribes, respectively), because they are currently naturalized in Neotropical region. Pollen was obtained from anthers removed from floral buds of herbarium specimens housed in the Herbario Nacional de México (MEXU). The list of specimens, including duplicates, is found in Appendix 1. The availability of specimens that included buds was a determining factor in the number of taxa analyzed. In order to avoid measurement bias and to detect possible morphological variation in exine ornamentation, analyses were repeated three times for each taxon (except in those cases where there was insufficient material), considering the geographic distribution of each taxon. For species with widespread distributions, specimens were selected from the center and extremes of the

distribution, while for taxa with restricted distribution to 1-2 states of Mexico, samples were chosen from three different localities as far from each other as possible.

The floral buds were macerated in microcentrifuge tubes using a spatula. Pollen was acetolyzed using the Erdtman method (1943), with some modifications. Pollen morphology was analyzed using both optical and scanning electron microscopy.

For analyses using optical microscopy, pollen grains were prepared using glycerinated gelatin as a mounting medium, allowing slides to dry at room temperature for two weeks. Subsequently, 30 grains of each sample were measured; additionally pollen types were identified based on ornamentation, following the classification suggested by Robinson (1992). Also, the aperture type simple or compound (porate or colpporate) was determined as well as the type of tectum ornamentation based on the work of Sáenz-Laín (2004). In addition, the polar and equatorial diameters, spine length, endoaperture (pore) diameter, and colpus length were measured using a measuring slide on an Olympus model IX81 inverted optical microscope.

For observations using scanning electron microscopy, acetolyzed pollen samples were dehydrated by gradual series of 30-100% alcohol, with changes every two hours. They were brought to a critical point using 99.8% pure CO₂ in an Emitech K850 dryer. Then, pollen grains were placed on an adherent double carbon ribbon fixed on a sample holder covered with 20 mÅ gold film in a Quorum Q150R ES sputter coater for 2 min. This process was repeated twice. Observations were made using a Hitachi SU1510 scanning electron microscope with a voltage of 10 kV, at varying magnifications, and corresponding photographs were taken. Descriptions of pollen morphology follow the structural order of used by Robinson (1992), supplemented with terminology suggested by Sáenz-Laín (2004).

To perform a principal component analyses (PCA) we used the software R version 3.1.2, in which a matrix of 38 taxa by 13 characters (variables), 4 of them cualitatives and 9 cuantitatives were analyzed. To carry out the analysis for the quantitative characters we only included the average values of measurements for each species (table 1).

3. Results

In the analyzed species four pollen types were recognized, hereafter called A, C, F, and H according to Robinson (1992). The main differences were found in the tectum (continuity vs. discontinuity; presence vs. absence of sculpturing [foveolate vs. rugulate]) and the type of aperture (colporate vs. porate). The morphological differences and measurement data for each taxon and pollen type are summarized in table 2. The different types of pollen grains are described below:

TYPE A. Oblate spheroidal, sub-echinolophate, tricolporate grains; continuous, foveolate, rarely rugulate tectum with lacunae present, rarely absent or not well-defined; lacunae, when present are quadrangular, pentagonal, hexagonal or irregular, surrounded by lophae and spines. Recorded in subtribes Centratherinae, Leiboldiinae, Piptocarphinae, and Vernoniinae. This was the most common and variable pollen type, found in 18 analyzed species. Three subtypes were identified.

SUBTYPE AI. Presents a higher number of spines than subtypes AII and AIII, quadrangular or hexagonal lacunae. Polar axis 35.0-40.0 µm; equatorial diameter 36.0-38.0 µm. Colpi 16.0-22.0 µm length; small ovate endoapertures 3.0-5.0 µm length, 3.0-4.5 µm width.

Sexine 3.0-3.5 μm thickness; nexine 1.0-1.5 μm thickness. Spines 4.5-5.0 μm length, with acute apex. Characteristic of *Centratherum punctatum* (plate 1).

SUBTYPE AII. Shows relatively dispersed spines compared to subtypes AI and AIII, longer colpi and larger endoapertures diameter than subtype AI; irregular or hexagonal lacunae, circular or ovate endoapertures. Polar axis 23.0-56.2 μm ; equatorial diameter 23.0-58.0 μm . Colpi 13.0-38.5 μm length; circular, ovate or oblong endoapertures 4.0-19.7 μm length, 3.0-16.0 μm width. Sexine 2.0-6.0 μm thickness; nexine 0.3-4.0 μm thickness. Spines 2.5-7.3 μm length, with acute apex. Recorded in subtribes Leiboldiinae, Piptocarphinae, and Vernoniinae (plate 2).

SUBTYPE AIII. Presents scarce spines, shorter than in subtypes AI and AII; rugulate tectum, pentagonal lacunae. Polar axis 32.0-38.0 μm ; equatorial diameter 36.0-38.0 μm . Colpi 14.0-16.0 μm length; ovate endoapertures 8.0-10.0 μm length, 6.0-9.3 μm width. Sexine 3.0-3.5 μm thickness; nexine 1.5-2.0 μm thickness. Spines 2.0-2.5 μm length, with acute apex. Characteristic of *Lepidonia wendtiana* (B.L.Turner) Redonda-Mart. & Villaseñor (plate 3).

TYPE C. Oblate spheroidal, echinolophate, tricolporate, spinose grains; discontinuous, foveolate tectum, restricted to lophae surrounding round or pentagonal lacunae, regularly spaced, paired poral lacunae. Polar axis 26.0-36.4 μm ; equatorial diameter 28.0-38.0 μm . Colpi 15.0-26.0 μm length; round endoapertures 7.3-9.6 μm length, 5.0-7.8 μm width. Sexine 3.0-5.0 μm thickness, nexine 2.0-3.0 μm thickness. Spines 2.5-3.5 μm length, with acute apex. Present in *Lepidaploa tortuosa* (L.) H.Rob. and *Stenocephalum jucundum* (Gleason) H.Rob., representative members of the Lepidaploinae subtribe (plate 4).

TYPE F. Oblate spheroidal, echinolophate, triporate, sinose grains; discontinuous, smooth tectum restricted to lophae surrounding pentagonal or hexagonal lacunae, regularly spaced. Polar axis 29.0-33.0 μm , equatorial diameter 27.0-34.0 μm ; round endoapertures 5.0-8.6 μm length, 4.0-8.2 μm width. Sexine 3.0-4.2 μm thickness, nexine 0.4-0.8 μm thickness. Spines 0.3-0.8 μm length, with acute or obtuse apex. Recorded in members of Elephantopinae (*Elephantopus mollis* Kunth and *Pseudelephantopus spicatus* (Juss. ex Aubl.) Rohr) and Rolandrinae (*Spiracantha cornifolia* Kunth) (plate 5).

TYPE H. Oblate spheroidal or prolate spheroidal, echinolophate, triporate grains; discontinuous, foveolate tectum, restricted to the lophae surrounding pentagonal, hexagonal or sometimes round lacunae, regularly spaced. Polar axis 25.0-33.0 μm , equatorial diameter 21.0-35.0 μm ; round endoapertures 4.0-10.2 μm length, 3.2-8.0 μm width. Sexine 2.0-4.0 μm thickness, nexine 0.5-2.5 μm thickness. Spines 1.0-2.0 μm length, acute apex. Present in *Harleya oxylepis* (Benth.) S.F.Blake (Lepidaploinae) and *Cyanthillium cinereum* (Erlangeinae) (plate 6).

PRINCIPAL COMPONENT ANALYSES. In the PCA scatter plot (plate 7) we clearly identify five groups each one corresponding with four of the principal pollen types recorded: A, C, F and H. The most important pollinic characters for recognizing taxa are pollen type (pollen) and lacunae shape (lacunae), such characters present the higher loading values (Table 3). The first two principal components explains 64.4% of the morphological variation of pollen; the component 1 explains 48.9%, and component 2 explains 15.5% of variance (Table 4).

4. Discussion

Pollen type A is the most common in tribe Vernonieae, as discussed in previous studies (Keeley & Jones, 1977; Jones, 1979, 1981; Robinson, 1992, 1999), and was detected in 29 taxa

(28 species and two infraspecific categories) studied. This pollen type predominates in North American species of Vernoniaeae, and is considered the ancestral pollen type, because also found in African species (Keeley & Jones, 1977; Jones, 1979, 1981; Robinson, 1999). The pollen type A is tricolporate, spinose and has a perforated tectum continuous over all non colpar areas. Some variations in this pollen type are observed and not formal subdivisions have been proposed (Robinson, 1992). We identified at least three subtypes of pollen type A; the subtype AI was restricted to the Centratherinae subtribe, represented by *Centratherum punctatum*, a naturalized species with distribution from southern Mexico to South America. The AII subtype is the most common, found in three subtribes: Leiboldiinae (except in *Lepidonia wendtiana*), Piptocarphinae, and Vernoniinae, represented by the genera *Bolanosa* A.Gray, *Leiboldia* Schltld. ex Gleason, *Lepidonia* S.F.Blake, *Stramentopappus* H.Rob. & V.A.Funk, *Critoniopsis* Sch.Bip., *Piptocarpha* R.Br., *Cyrtocymura* H.Rob., *Vernonanthura* H.Rob., and *Vernonia* Schreb. The exine ornamentation of subtype AIII is constant; although the taxa with this pollen type showed variations in the polar and equatorial diameters, spine length, and endoaperture (pore) shape (table 1). The smallest pollen grains are found in *Cyrtocymura scorpioides* (Lam.) H.Rob., *Vernonanthura patens* (Kunth) H. Rob. and *Vernonia karvinskiana* DC. subsp. *karvinskiana*, and the largest in several members of Leiboldiinae as *Lepidonia callilepis* (Gleason) H. Rob & V.A. Funk, *Leiboldia guerreroana* (S.B. Jones) H. Rob. and *Leiboldia serrata* (D. Don) Gleason. The taxa with this pollen subtype present a variety of endoapertures (pores) shapes; endoapertures may be round, ovate, oblong, or with projections toward the interior in the middle, providing an outline similar to the number eight. These “8” shaped endoapertures are observed in some grains of *Leiboldia guerreroana* (S.B.Jones) H.Rob., *Leiboldia serrata*, *Vernonanthura cordata* (Kunth) H.Rob., and *Vernonanthura patens* (fig. 2B). Round endoapertures are found in the pollen of *Bolanosa coulteri* A.Gray, *Critoniopsis uniflora* (Sch. Bip.) H.Rob., *Cyrtocymura scorpioides*, *Lepidaploa tortuosa*, *Lepidonia mexicana* (Less.) H.Rob. & V.A.Funk, *Stramentopappus pooleae* (B.L.Turner) H.Rob. & V.A.Funk, *Vernonanthura cronquistii* (S.B.Jones) H.Rob., *V. serratuloides* (Kunth) H.Rob., *Vernonia alamanii* DC. and *V. bolleana* Sch.Bip. Ovate endoapertures are observed in *Lepidonia salvinae* (Hemsl.) H.Rob. & V.A.Funk (fig. 2C), *Lepidonia wendtiana*, *Stramentopappus congestiflorus* Redonda-Mart. & Villaseñor, *Vernonanthura liatroides* (DC.) H. Rob., *V. oaxacana* (Sch.Bip. ex Klatt) H.Rob., *Vernonia bealliae* McVaugh, *V. lindheimeri* A.Gray & Engelm., *V. karvinskiana* DC. subsp. *inuloides* (DC.) S.B.Jones. Finally, oblong endoapertures are found in *Lepidonia jonesii* (B.L.Turner) H.Rob. & V.A.Funk (fig. 2D), *Piptocarpha poeppigiana* Baker, *Vernonanthura hintoniorum* (B.L.Turner) H.Rob., *Vernonia greggii* A.Gray, *V. karvinskiana* DC. subsp. *karvinskiana* and *V. marginata* (Torr.) Raf.

The thinnest sexine among the Type A pollen is found in *Vernonanthura cordata* and *Vernonanthura patens* (2.0-3.0 μm), while *Critoniopsis uniflora* and *Piptocarpha poeppigiana*, recorded the thickest exine (5.5-6.0 μm). Related to the nexine, *Cyrtocymura scorpioides* is the taxon with the thinnest intine (0.3-0.5 μm) while *Vernonia bealliae* and *V. marginata* showed the thickest one (2.0-3.1 μm and 2.0-4.0 μm , respectively). The shortest spines (2.5-3.5 μm) were observed in *Cyrtocymura scorpioides*, *P. poeppigiana* and *Vernonanthura patens*, while the longest ones were found (4.8-5.5-7.3 μm) in *Vernonia alamanii*, *Vernonia greggii*, *Lepidonia lankesteri*, and *Leiboldia serrata*.

The AIII subtype was found only in *Lepidonia wendtiana* and it can be considered as a

diagnostic character of this taxon within the Leiboldiinae subtribe. Differences in pollen ornamentation patterns among genera or species of the same subtribe are common in Vernonieae. Tellería (2012) reports variations in the ornamentation of *Orthopappus angustifolius* (Sw.) Gleason and *Elephantopus elongatus* Gardner, which differ from observed here by the rest of the taxa of the subtribe Elephantopinae, though they conserve the lophate pattern characteristic of the Vernonieae.

In the Neotropics, pollen type C is apparently restricted to the Lepidaploinae subtribe, represented in this study by the genera *Lepidaploa* (Cass.) Cass. and *Stenocephalum* Sch.Bip., reported previously (Robinson, 1992). However, in some regions of South America, some species of *Lepidaploa* also present grains with ornamentation type G (Robinson, 1992). On the other hand, pollen grains with an intermediate ornamentation between type B and C in *Lepidaploa*, have been reported in *Lepidaploa pluvialis* (Gleason) H. Rob. and *Lepidaploa trinitaris* (Ekman) H. Rob., West Indies species (Keeley & Jones 1977). Despite the similarities in ornamentation between type C and type H, the apertures allow them to be distinguished without major difficulty, since in type C the pollen grains are tricolporate, while in type H they are porate. The spine length is also different between types; in the analyzed species, the type C spines are $\geq 2.5 \mu\text{m}$ long, while in type H they measure $\leq 2.0 \mu\text{m}$ (Table 2).

The subtribes Elephantopinae (represented by *Elephantopus* L. and *Pseudelephantopus* Rohr) and Rolandrinae (represented by *Spiracantha* Kunth) shows pollen type F, a characteristic they share with the genus *Rolandra* Rottb. (Robinson, 1992, 1999). The taxa with this pollen type present differences in the apex of the spines, with *Spiracantha* having acute spine apex, while *Elephantopus* and *Pseudelephantopus*, the spines have an obtuse apex. This type also show some similarities with type H; however, it is distinguished by its smooth tectum and spines $\leq 1.0 \mu\text{m}$ long.

Pollen type H is the less common, found only in *Cyanthillium* Blume –an introduced genus belonging to the Erlangeinae subtribe (Robinson, 1992)- and in *Harleya* S.F.Blake (subtribe Lepidaploinae). The presence of pollen type H in *Harleya* may be considered a diagnostic character to distinguish it from other members of the subtribe Lepidaploinae, especially those with pollen type C, highlighting the aperture type (porate vs. colporate) and the spines length ($\geq 2.5 \mu\text{m}$ vs. $\leq 2.0 \mu\text{m}$).

Most analyzed species exhibit sub-echinolophate, tricolporate pollen grains, agreeing with previous reports (Keeley & Jones, 1977; Jones, 1979, 1981; Robinson, 1992, 1999, Skvarla *et al.*, 2005); the only species with some inaperturate pollen grains was *Vernonanthura liatroides*. On the other hand, differences observed not only in ornamentation patterns and aperture type, but also in diameter of pollen grains among the studied taxa coincide with Erdtman (1952), who mentions that the variation in ornamentation pattern, highlights the fact that within Asteraceae and pollen grains with lesser and longer diameter are found in Vernonieae.

In the five groups identified with principal component analyses (plate 7), the major group includes all taxa with pollen type A, also with the largest pollen grains for example *Leiboldia serrata* (7), *Lepidonia lankesteri* (12) and *Vernonia marginata* (38) (at bottom). Species with the smaller pollen grains includes *Centratherum punctatum* (1), *Lepidonia jonesii* (10), *Piptocarpha poeppigiana* (21) and *Cyrtocymura scorpioides* (23) (on top). The second group consists of two species: *Lepidaploa tortuosa* (17) and *Stenocephalum jucundum* (18) which have pollen type C.

The third group corresponds to species with pollen type F: *Elephantopus mollis* (3), *Pseudelephantopus spicatus* (4) and *Spiracantha cornifolia* (22). The fourth group comprises only *Harleya oxylepis* (17) and the last group includes only *Cyanthillium cinereum* (2). The latter two species with pollen type H differ in pollen diameter. Following Erdtman's (1952) pollen classification based on size, the pollen grains in most analyzed species are considered of medium size (25-50 μm), *Cyrtocymura scorpioides* have small pollen grains (< 25 μm), and *Leiboldia serrata* have large pollen grains (> 50 μm). Robinson (1999) proposed that the pollen grains size of Leiboldiinae subtribe was 50-60 μm of diameter, but this feature is recorded only in *Leiboldia serrata*, the other species of Leiboldiinae showing pollen grains with an average diameter < 46 μm (table 1). Finally, the most important loading values in the principal components analyses are the pollen type, the equatorial diameter, and the tectum continuity, all of them with values largest than 0.3. In addition, the endoaperture (pore) length and endoaperture width also have high loading values in the second principal component.

5. Conclusions

The principal components analyses support the use of qualitative and quantitative data as good taxonomic characters for recognizing subtribes of Vernoniae in the Neotropics. Despite pollen type A similarity, some species shows conspicuous differences in exine ornamentation, as *Lepidonia wendtiana* with pollen grains subtype AIII, and *Centratherum punctatum* with pollen grains subtype AI. Results allow us to consider ornamentation as a diagnostic character for these species. In this pollen type, the quantitative variations in size, sexine and nexine thickness among grains allow also the distinction of genera and/or species; for example, in *Cyrtocymura* the pollen diameter can be considered a diagnostic character of the genus, while in *Stramentopappus*, the pollen diameter and spines length allow distinction among species. On the other hand, the pollen type and apertures types also can be used as taxonomic characters to differentiate genera within the same subtribe. For example, in the subtribe Lepidaploinae; the analyzed genera shows differences in ornamentation, corresponding to type H in *Harleya*, while in *Lepidaploa* and *Stenocephalum* ornamentation is type C. The pollen features along with macro-morphological characters, help to distinguish each of the aforementioned genera without great difficulty, highlighting the importance of pollen traits as taxonomically informative characters.

Acknowledgements

RRM thanks the Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México and the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología for the stipend (263523) granted to carry out postgraduate studies and for supporting a research stay at the Instituto de Botánica del Nordeste (IBONE) Corrientes, Argentina. Also thanks to Rosalinda Medina-Lemos, Esteban Martínez-Salas, Mauricio Mora-Jarvio, the Pérez-Santiago family, Clara Hilda Ramos-Álvarez, Miriam Reyes-Cornejo, and Itzi Fragoso-Martínez, for their enthusiastic collaboration in the collection of botanical materials. Pedro Mercado-Ruaro provided the facilities to process the material at the Laboratorio de Fanerogamia del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Berenit Mendoza-Garfías, responsible of the Scanning Electron Microscope at the Instituto de Biología (UNAM), for dedicated valuable time to obtain the images

illustrating pollen diversity and features. Rosaura Grether and Socorro Lozano provided valuable comments that greatly enriched the manuscript.

References

- Bolick M, Keeley S. 1994. Pollen morphology and classification of Vernonieae. *Acta Bot. Gallica* 141: 279-284.
- Erdtman G. 1943. *An introduction to pollen analysis*. New York. The Ronald Press Company.
- Erdtman G. 1952. *Pollen morphology and plant taxonomy*. Stockholm. Almqvist & Wiksells.
- Funk VA, Randall JB, Keeley SC, Chan R, Watson L, Gemeinholzer B, Schilling E, Panero JL, Baldwin BG, García-Jacas N, Sussana A, Jansen RK. 2005. Everywhere but Antarctica: Using a supertree to understand the diversity and distribution of the Compositae. *Biol. Skr.* 55: 343-373.
- Funk VA, Sussana A, Stuessy TF, Robinson H. 2009a. Classification of Compositae. Pp. 171-189. In: Funk VA, Sussana A, Stuessy TF, Bayer RJ, editors. *Systematics, Evolution and Biogeography of the Compositae*. IAPT. Vienna.
- Funk VA, Anderberg AA, Baldwin BG, Bayer RJ, Bonifacio JM, Bretitwieser I, Brouillet L, Carbajal R, Chan R, Coutinho AXP, Crawford DJ, Crisci JV, Dillon MO, Freire SE, Galbany-Casals M., García-Jacas N, Gemeinholzer B, Gruenstaeudl M, Hansen HV, Himmelreich S, Kadereit JW, Källersjö M, Karaman-Castro V, Karis PO, Katinas L, Keeley SC, Kilian N, Kimball RT, Lowrey TK, Lundberg J, McKenzie RJ, Tadesse M, Mort ME, Nordenstam B, Oberprieler C, Ortiz S, Pelser PB, Randle CP, Robinson H, Roque N, Sancho G, Semple JC, Serrano M, Stuessy TF, Sussana A, Unwin M, Urbatsch L, Urtbey E, Vallès J, Vogt R, Wagstaff S, Ward J, Watson LE. 2009b. Compositae metatrees: the next generation. Pp. 747-777. In: Funk VA, Sussana A, Stuessy TF, Bayer RJ, editors. *Systematics, Evolution and Biogeography of the Compositae*. IAPT. Vienna.
- Jeffrey C. 1988. The Vernonieae in East Tropical Africa. Notes on Compositae V. *Kew Bull.* 43: 195-277.
- Jones SB. 1970. Scanning electron microscopy of pollen as an aid to the systematics of *Vernonia* (Compositae). *Bull. Torrey Bot. Club* 97: 325-335.
- Jones SB. 1979. Synopsis and pollen morphology of *Vernonia* (Compositae: Vernonieae) in the New World. *Rhodora* 81: 425-447.
- Jones SB. 1981. Synoptic classification and pollen morphology of *Vernonia* (Compositae: Vernonieae) in the Old World. *Rhodora* 83: 59-75.
- Keeley SC, Jones SB. 1977. Taxonomic implications of external pollen morphology to *Vernonia* (Compositae) in the West Indies. *Amer. J. Bot.* 64: 576-584.
- Keeley SC, Jones SB. 1979. Distribution of pollen types in *Vernonia* (Vernonieae: Compositae). *Syst. Bot.* 4: 195-202.
- Keeley SC, Robinson H. 2009. Vernonieae. Pp. 439-469. In: Funk VA, Sussana A, Stuessy TF, Bayer RJ, editors. *Systematics, Evolution and Biogeography of the Compositae*. IAPT. Vienna.
- Kingham DL. 1976. A study of the pollen morphology of tropical African and certain other Vernonieae (Compositae). *Kew Bull.* 31: 9-26.

- R Core Team 2014. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, R version 3.1.2 (2014-10-31) "Pumpkin Helmet". Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Robinson H. 1992. The Asteraceae of the Guianas, III: Vernonieae and restoration of the genus *Xiphochaeta*. *Rhodora* 94: 348-361.
- Robinson H. 1999. Generic and subtribal classification of American Vernonieae. *Smithsonian Contr. Bot.* 89: 1-116.
- Sáenz-Lain C. 2004. Glosario de términos palinológicos. *Lazaroa* 25: 93-112.
- Skvarla JJ, DeVore ML, Chissoe WF. 2005. Lophate sculpturing of Vernonieae (Compositae) pollen. *Rev. Paleobot. Palynol.* 133: 51-68.
- Tellería MC. 2012. Palynological survey of the subtribe Elephantopinae (Asteraceae, Vernonieae). *Pl. Syst. Evol.* 298: 1133-1139.
- Thiers B. Continuously updated. *Index Herbariorum: a global directory of public herbaria and associated staff*. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <http://sweetgum.nrbg.org/ih/>; last access 25 jan 2015.

Appendix 1. Specimens used for the pollen study of the subtribe Leiboldiinae and other neotropicals Vernoniaeae, their geographical distribution can be observed in the plate 8. The acronym of the herbarium where the specimens are deposited is cited according to Index Herbariorum (Thiers, 2015).

SUBTRIBU CENTRATHERINAE

Centratherum punctatum Cass., *Dic. Sci. Nat. (ed. 2)* 7: 384. 1817. GUERRERO. Atoyac de Álvarez. Nueva Delhi, *R. Redonda M. et al.*, 684 (MEXU). OAXACA. Putla. Putla Villa de Guerrero. Zimatlán, *R. Redonda M.* 686 (MEXU). VERACRUZ. Misantla. 2 km NNE de Paso Blanco, camino a Misantla, *E. Martínez S. & M. Mora*, 42690 (MEXU).

SUBTRIBU ELEPHANTOPINAE

Elephantopus mollis Kunth, *Nov. Gen. Sp. (folio ed.)* 4: 20. 1820 [1818]. GUERRERO. Atoyac de Álvarez. Ejido de conservación El Molote, *R. Redonda M. et al.*, 683 (MEXU). OAXACA. Putla. San Andres Cabecera Nueva. 1 km N de El Violín, *R. Redonda M. et al.*, 700 (MEXU). PUEBLA. Hueytamalco. Campo Experimental las Margaritas (INIFAP), *G. Cornejo T & G. Ibarra M.* 2510 (MEXU). ***Pseudelephantopus spicatus*** (Juss. ex Aubl.) Rohr, *Skr. Naturhist.-Selsk.* 2: 214. 1792. GUERRERO. Atoyac de Álvarez. Nueva Delhi, *R. Redonda M. et al.*, 685 (MEXU). OAXACA. Pochutla. Pluma Hidalgo. 0.8 km en línea recta SO de Pluma Hidalgo, *R. Redonda M. et al.*, 373 (MEXU). VERACRUZ. Teocelo. Santa Rosa, 2.27 km en línea recta NO de Teocelo, *R. Redonda M. et al.*, 752 (MEXU).

SUBTRIBU ERLANGEINAE

Cyanthillium cinereum (L.) H. Rob., *Proc. Biol. Soc. Washington* 103: 252. 1990.

CAMPECHE. Calakmul. 2 km SE de Dos Naciones, *E. Martínez S. et al.*, 29446 (MEXU). CHIAPAS. Ocosingo. Campamento COLOFASA, 24 km SE de Crucero Corozal, sobre el camino Palenque-Boca Lacantum, *E. Martínez S.* 9140 (MEXU). VERACRUZ. San Andrés Tuxtla. Estación de Biología Tropical, lote 67 junto a los edificios, *A. Campos V.* 7189 (MEXU).

SUBTRIBU LEIBOLDIINAE

Bolanosa coulteri A. Gray, *Smithson. Contrib. Knowl.* 3: 82. 1850.

JALISCO. Zapopan. Río Blanco, *Álvarez* 236 (ENCB, MEXU). MICHOACÁN. Uruapan. 21 km S de Uruapan, carretera a Nueva Italia, *J. Rzedowski* 33691 (ENCB, MEXU). NAYARIT. Nayar. Arroyo El Fraile, SE de La Mesa del Nayar, *P. Tenorio L. & G. Flores F.* 16635 (MEXU). ***Leiboldia guerreroana*** (S.B. Jones) H. Rob., *Phytologia* 87: 82. 2005. GUERRERO. Chilpancingo de los Bravo. 0.3 km en línea recta NO del tunel Agua de Obispo, Autopista del Sol, *R. Redonda M. et al.*, 634 (MEXU); Along road from Acapulco-Cuernavaca, 0.5 mi S of Agua de Obispo, *D.M. Spooner & A. Burgos* 2625 (MEXU). OAXACA. Putla. Putla Villa de Guerrero. 4 km NE de Putla, hacia Tlaxiaco, *R. Torres C.* 7600 (MEXU). ***Leiboldia serrata*** (D. Don) Gleason, *Bull. New York Bot. Gard.* 4: 164. 1906. PUEBLA. Zapotitlán de Méndez. 5 km NO de Zapotitlán, brecha a Zacatlán, *P. Tenorio L. et al.* 10670 (MEXU). QUERÉTARO. Jalpan de Serra. 4-5 km SE de La Parada, *B. Servín* 604 (IEB, MEXU). VERACRUZ. Jilotepec. 0.5 km en línea recta NO de El Esquilón, Colonia Miravalles, El rancho de Juquila, Las Rocas, *R. Redonda M. & C.H. Ramos A.* 745 (MEXU). ***Lepidonia callilepis*** (Gleason) H. Rob. & V.A. Funk, *Bot. Jahrb. Syst.* 108: 225. 1987. GUERRERO. Atoyac de Álvarez. 7.6 km NE de Nueva Delhi, *R. Redonda M. et al.* 673 (MEXU). Petatlán. 1 km de La Guayabera, *J.C. Soto N. et al.* 12246 (MEXU). OAXACA. Putla. San Andrés Cabecera Nueva. 2.52 km en línea recta N de Guadalupe Río Grande, *R. Redonda M. et al.* 740 (MEXU). ***Lepidonia corae*** (Standl. & Steyererm.) H. Rob. & V.A. Funk, *Bot. Jahrb.*

Syst. 108: 225. 1987. GUATEMALA. San Marcos. Esquipulas Palo Gordo, *L. García & R. Galicia* 7 (BIGU). ***Lepidonia jonesii*** (B.L.Turner) H.Rob. & V.A.Funk, *Bot. Jahrb. Syst.* 108: 225. 1987. OAXACA. Tehuantepec. Santiago Lachiguiri. Arroyo Lagarto, 4 km SO de Crucero Buenavista, carretera a Lachiguiri, *A. Campos* V. 4315 (MEXU). Mixe. Totontepec Villa de Morelos. El Mirador de Amatepec, 5 km N de Totontepec, camino a Choapan, *E. Ramírez & P. Ramírez* 9 (IEB, MEXU). Ixtlán. 22-26 mi fron Valle Nacional on Tuxtepec-Oaxaca (highway 175), *C.A. Todzia et al.* 2835 (MEXU, US). ***Lepidonia lankesteri*** (S.F.Blake) H.Rob. & V.A.Funk, *Bot. Jahrb. Syst.* 108: 225. 1987. COSTA RICA. CARTAGO. Reserva Tapantí, *L. Gómez* 18742 (MEXU); Parque Nacional Tapanti, sendero La Pava, *V. Nilsson et al.* 170 (F); SAN JOSÉ. 6.8 km W of El Empalme on the Carretera Interamericana, *J.R. Grant & J.R. Rundell* 1655 (US). ***Lepidonia mexicana*** (Less.) H.Rob. & V.A.Funk, *Bot. Jahrb. Syst.* 108: 225. 1987. PUEBLA. Teziutlán. Río Frío, 12 km N de Teziutlán, carretera a Nautla, *P. Tenorio* L. 15080 (MEXU); Xochitlán de Vicente Suárez. 1 km E de Pahuata, *J.L. Contreras* J. 5613 (HUAP, MEXU). VERACRUZ. Misantla. 3.18 km SSE de Pueblo Viejo, camino a Manuel Gutiérrez Nájera, *E. Martínez S. et al.* 42655 (MEXU). ***Lepidonia salvinae*** (Hemsl.) H.Rob. & V.A.Funk, *Bot. Jahrb. Syst.* 108: 225. 1987. CHIAPAS. Cacahoatán. 5 km SSE de Agua Caliente, *E. Martínez S. et al.* 42629 (MEXU). Cintalapa. Rancho Alegre, camino Cintalapa-Cal y Mayor, *E. Martínez S. & M.S. Samain* 42608 (MEXU). Motozintla. Near Niviquil at the junction with a small side ridge to Cerro Boquerón, *D.E. Breedlove* 42800 (ENCB, F, MEXU). ***Lepidonia wendtiana*** (B.L.Turner) Redonda-Mart. & Villaseñor, *Rev. Mex. Biodivers.* 84: 984. 2013. OAXACA. Juchitán. Santa María Chimalapa. Cabecera del Río Solozúchil, Arroyo Garrobo, Sierra Tres Picos, *P. Tenorio* L. 19322 (MEXU). ***Stramentopappus congestiflorus*** Redonda-Mart. & Villaseñor, *Rev. Mex. Biodivers.* 85: 2. 2014. OAXACA. Ixtlán. Santa María Yalina. Sierra de Juárez, camino de Calpulalpan a Talea, 2.5 km N de la desviación a Yalina, *D.H. Lorence & R. Cedillo* T. 4221 (MEXU). Santiago Laxopa. Sierra de Juárez, camino de Natividad a Talea de Castro, 2 km S de la desviación a Yalina (comedor Maravillas), *D.H. Lorence* 4700 (MEXU). Calpulalpan de Méndez. NE del río Natividad, *S. Figueroa B. & F.Y. Guzmán* R. 671 (MEXU). ***Stramentopappus pooleae*** (B.L.Turner) H.Rob. & V.A.Funk, *Bot. Jahrb. Syst.* 108: 227. 1987. OAXACA. Ixtlán. Ixtlán de Juárez. Cerro El Algodón, *J. López* S. 2 (MEXU). 15 km N de Comaltepec, *R. Cedillo T. & D.H. Lorence* 625 (MEXU). Tuxtepec. San Felipe Usila. Parteaguas S de la cuenca del Río Perfume, 10.5 km en línea recta S de Santa Cruz Tepetotutla, *C. Gallardo H. et al.*, 1335 (MEXU).

SUBTRIBU LEPIDAPLOINAE

Harleya oxylepis (Benth.) S.F.Blake, *J. Wash. Acad. Sci.* 22: 381. 1932. CHIAPAS. Ocosingo. SO de frontera Corozal, *G. Aguilar & M. Méndez* 9674 (MEXU). QUINTANA ROO. Othón P. Blanco. Brecha La Pantera-Divorciados, vía corta a Mérida, *E. Cabrera & G. Ibarra* M. 1372 (MEXU). GUATEMALA. Petén. La Libertad, sitio arqueológico La Joyanca, *M. Véliz* 8102 (BIGU, MEXU). ***Lepidaploa tortuosa*** (L.) H.Rob., *Proc. Biol. Soc. Washington* 103: 495. 1990. CHIAPAS. Ocosingo. Ejido Mariscal (antes Santa Clara), *G. Aguilar* 5775 (MEXU). PUEBLA. Tlataluquitepec, Portezuelo, *J.L. Contreras* J. 4655 (MEXU). VERACRUZ. Misantla. 0.5 km NE de Manuerl Guitierrez Nájera, camino a Pueblo Viejo, *E. Martínez S. & M. Mora* 42745 (MEXU). ***Stenocephalum jucundum*** (Gleason) H.Rob., *Proc. Biol. Soc. Washington* 100: 583. 1987. CHIAPAS. Jiquipilas. 7.5 km ONO de Francisco Villa, *E. Martínez S. & G. Aguilar* 36926 (MEXU). OAXACA. Juchitán. 2 km S de Las Petacas, 1 km antes de la desviación a El Zopilote, *A.*

Delgado S. et al. 765 (MEXU). Asunción Ixtaltepec. Faldas del cerro Naranjo próximas a las vías del trens transísmico, 4 km N de Nizanda, *E. Pérez G. & B. Reyes* 1960 (MEXU).

SUBTRIBU PIPTOCARPHINAE

Critoniopsis uniflora (Sch.Bip.) H.Rob., *Proc. Biol. Soc. Washington* 106: 625. 1993. AGUASCALIENTES. San José de Gracia. 3 km E de la Congoja, camino a San José de Gracia, *J. Rzedowski & R. McVaugh* 900 (ENCB, MEXU, MICH). MORELOS. Tepoztlán. Tepoztlán antes de llegar a Amatlán, *F. Miranda G.* 914 (MEXU). OAXACA. Coixtlahuaca. Villa Tejupan de la Unión. Cañada Obscura, 5 km O de Tejupan camino a Coixtlahuaca, *A.J. García M. et al.* 2090b (MEXU). ***Piptocarpha poeppigiana*** (DC.) Baker, *Fl. Bras.* 6: 131. 1873.

CHIAPAS. Ocosingo. 2.26 km S de Frontera Corozal, *G. Aguilar & M. Méndez* 9625 (MEXU), Centro Arqueológico Bonampak, *J. Meave C. et al.*, 399 (MEXU). VERACRUZ. San Andrés Tuxtla. 2 km NE de la Estación de biología Tropical Los Tuxtlas, *G. Ibarra M. et al.*, 2384 (MEXU).

SUBTRIBU ROLANDRINAE

Spiracantha cornifolia Kunth, *Nov. Gen. Sp. (folio ed.)* 4: 23. 1820 [1818]. VERACRUZ. Tlaliscoyan, *G. Calderón M.* 1573 (MEXU). CAMPECHE. Calakmul. Pioneros del Río Xno-ha, *E. Martínez S.* 31817 (MEXU). HONDURAS. Copán. La Vegona, 2 km E de Copán, *A. Molina R.* 33459 (MEXU).

SUBTRIBU VERNONIINAE

Cyrtocymura scorpioides (Lam.) H.Rob., *Proc. Biol. Soc. Washington* 100: 852. 1987. QUINTANA ROO. Felipe Carrillo Puerto. 14.2 km E de Señor, *J. Calónico S. & E. Martínez S.* 22500 (MEXU); 10 km E de Felipe Carrillo Puerto, camino a Vigía Chico, *E. Cabrera* 16423 (MEXU). NICARAGUA. Zelaya. 3.9 km SE of Empalme, on road to Limbaika, *W.D. Stevens & B.A. Krukoff* 8120 (MEXU). ***Vernonanthura cordata*** (Kunth) H.Rob., *Phytologia* 73: 70. 1992. GUERRERO. Pungarabato, en el Cuidancito, 94 km SO de Ciudad Altamirano, *E. Martínez S.* 3668 (MEXU). JALISCO. Tonila, Cuesta al volcán de Colima, 6 km de la carretera Atenquique-Colima, *J. Sandoval s.n.* (MEXU) MICHOACÁN. Zitácuaro, La Garita, 3 km SO de Zitácuaro, *J.C. Soto N.* 7237 (MEXU). ***Vernonanthura cronquistii*** (S.B.Jones) H.Rob., *Phytologia* 73: 70. 1992. GUERRERO. Chilpancingo. 34 km S of Chilpancingo, overlooking the road to Acapulco, *A.J. Cronquist* 11226 (MEXU). Malinaltepec, *I. Wagenbreth* 335 (MEXU). OAXACA. Putla, Santa María Yucuhiti, 7 km NE de Putla, *L. Rico A. et al.* 575 (MEXU). ***Vernonanthura hintoniorum*** (B.L.Turner) H.Rob., *Smithsonian Contr. Bot.* 85: 89. 1999. TAMAULIPAS. Hidalgo, 33 km N de Adelaida, *McDonald* 623 (MEXU). ***Vernonanthura liatroides*** (DC.) H.Rob., *Phytologia* 73: 71. 1992. GUERRERO. Eduardo Neri. Cañada Carrizalillo 2.5 km ESE de Amatitlán, *R. Cruz D. et al.* 437 (FCME, MEXU). NAYARIT. Tepic. 15 km O de Tepic, camino a Jalcocotán *J. Rzedowski* 15614 (MEXU). QUERÉTARO. Landa de Matamoros, 2.5 km SE de El Humo, *H. Rubio* 295 (MEXU). ***Vernonanthura oaxacana*** (Sch.Bip. ex Klatt) H.Rob., *Phytologia* 73: 72. 1992. CHIAPAS. Cintalapa, 11 km N de Cintalapa, terracería a Francisco I. Madero, *A. Reyes G. et al.* 1467 (MEXU). OAXACA. Pochutla. San Miguel del Puerto, 1.5 km de Santa María Xadani, carretera rumbo a San Miguel del Puerto, *J. Pascual* 289 (MEXU). Tehuantepec. Santo Domingo Tehuantepec, Cerro Guiengola 11 km NO de Tehuantepec, carretera a Oaxaca, *A. Campos V.* 4236 (MEXU). ***Vernonanthura patens*** (Kunth) H.Rob., *Phytologia* 73: 72. 1992. OAXACA. Pochutla. Pluma Hidalgo. 0.8 km en línea recta SO de Pluma Hidalgo, *R. Redonda M. et al.* 376 (MEXU). NAYARIT. 12 mi NE of San Blas, *R. McVaugh* 12072 (MEXU). VERACRUZ.

Teocelo. Santa Rosa, 2.27 km en línea recta NO de Teocelo, *R. Redonda M. et al.* 750 (MEXU). ***Vernonanthura serratuloides*** (Kunth) H. Rob., *Phytologia* 73: 73. 1992. CHIHUAHUA. Moris. Moris, *P. Tenorio L. et al.* 10062 (MEXU). SINALOA. Badiraguato. 5 km adelante de Santiago los Caballeros, *J.A. Hernández* 768 (MEXU). ZACATECAS. Trinidad García de la Cadena, 2 km S de la Ciudad de García de la Cadena, carretera a Guadalajara, *J.J. Balleza* 7312 (MEXU). ***Vernonia alamanii*** DC., *Prodr.* 5: 61. 1836. GUANAJUATO. Guanajuato. Parte alta del cerro del Cubilete, *J. Rzedowski* 42106 (IEB, MEXU). GUERRERO. Coahuayutla de Guerrero. Los Aguacates, 0.38 km NO, *J. Calónico S.* 13712 (MEXU). SAN LUIS POTOSÍ. Xilitla. Soledad de Zaragoza, *J. Rzedowski* 7150 (MEXU). ***Vernonia bealliae*** McVaugh, *Contr. Univ. Mich. Herb.* 9: 479. 1972. JALISCO. 0.5-0.75 km W to NW of Rincón de Manantlán. At base of Sierra de Manantlán, 13 km due S of El Chante, *H. Iltis et al.* 1175 (MEXU). Ciudad Guzmán, proximidades a El Jazmín, *E. Guízar N.* 878 (MEXU) Tlapalpa, 13 km SO de Tlapalpa, brecha a El Salto del Nogal, *E. Lott et al.* 316 (MEXU). ***Vernonia bolleana*** Sch. Bip., *Bot. Voy. Herald.* 297. 1856. NAYARIT. Huajicori. Rancho de los Sauces, *I. Solís* 520 (CIIDIR, IEB). SINALOA. Concordia. Camino Potrerillos-La Petaca-El Cuantatal, desecho La Laja, 10 km de La Petaca, *R. Vega A. et al.* 11666 (MEXU). ***Vernonia greggii*** A. Gray, *Proc. Amer. Acad. Arts* 17: 204. 1882. COAHUILA. Castaños. Sierra La Gavia, in Cañada la Gavia; 8 km W of Saltillo-Monclova Hwy, *A.L. Mayfield et al.* 1331 (MEXU). DURANGO. Mapimí. De Bermejillo a Mapimí, *H. Sánchez M.* 2578 (MEXU). QUERÉTARO. Jalpan de Serra. Cañada del Pinalito, *S. Zamudio et al.* 9931 (IEB, MEXU). ***Vernonia karvinskiana*** DC. **subsp. *karvinskiana***, *Prodr.* 5: 61. 1836. OAXACA. Ixtlán. Santiago Comaltepec, Loma Colorada, *F. Ventura A.* 15550 (ENCB, MEXU). Centro. Oaxaca de Juárez, Cerro San Felipe del Agua, *A. Saynes V.* 87 (MEXU, SERO). Tlaxiaco. Santiago Yosundúa, Imperio Santiago Yosundúa, carretera a Santiago Yosundúa, *M. Mendoza O.* 99 (MEXU, SERO). ***Vernonia karvinskiana*** DC. **subsp. *inuloides*** (DC.) S.B. Jones, *Rhodora* 78: 194. 1976. OAXACA. Centro. San Andrés Huayapan, 2 km S del Estudiante, carretera Oaxaca-Ixtlán, *A.J. García M. et al.* 1957 (MEXU). Mixe. Santa María Tlahuitoltepec, 4 km E de Tlahuitoltepec, 3 km N de Tamazulapan, *A.J. García M. et al.* 1983 (MEXU). Tlacolula. Villa Díaz Ordaz, 8 km N de Díaz Ordaz, *R. Cedillo T. et al.* 1919 (MEXU). ***Vernonia lindheimeri*** A. Gray & Engelm., *Proc. Amer. Acad. Arts* 1: 46. 1846 [1847]. COAHUILA. Múzquiz. Hacienda Mariposa, *Anónimo*, s.n. (MEXU). ***Vernonia marginata*** (Torr.) Raf., *Atl. Jour.* 146. 1832. COAHUILA. Guerrero. 6 km SW of Castillon, *R.M. Stewart* 561 (MEXU).

Table 1. Matrix of palynological characters used in Principal Component Analyses. The values of quantitative characters (decimal numbers) correspond to the average of features measured for each species. Integers correspond to the following qualitative characters. Pollen types 0 = AI, 1 = AII, 2 = AIII, 3 = C, 4 = F, 5 = H. Lacunae shape 0 = irregulars, 1 = polygonal (which include quadrangular, pentagonal and hexagonal lacunae). Tectum continuity 0 = discontinuous, 1 = continuous. Tectum perforations 0 = absent (pollen psilate), 1 = microperforated, 2 = regulate. Species marked with an asterisk are introduced in the neotropic.

Species	pollen type	polar axis	equatorial diameter	PE ratio	colpus length	endoaperture length	endoaperture width	sexine thickness	nexin thickness	spines length	lacunae shape	tectum continuity	tectum perforations
* <i>Centratherum punctatum</i>	0	38.30	37.60	1.02	19.40	4.50	3.60	3.10	1.10	5.00	1	1	1
* <i>Cyanthillium cinereum</i>	5	26.80	23.50	1.14	0.00	5.00	4.10	2.00	0.50	2.00	1	0	1
<i>Elephantopus mollis</i>	4	30.40	31.20	0.98	0.00	6.90	6.10	4.00	0.80	0.60	1	0	0
<i>Pseudelephantopus spicatus</i>	4	32.50	33.20	0.98	0.00	7.40	6.70	4.00	0.80	0.50	1	0	0
<i>Bolanosa coulteri</i>	1	37.30	37.80	0.99	28.13	10.40	9.50	3.10	1.05	5.06	0	1	1
<i>Leiboldia guerreroana</i>	1	40.70	43.00	0.90	31.10	11.50	9.60	3.00	1.30	4.90	0	1	1
<i>Leiboldia serrata</i>	1	49.50	51.20	1.00	33.00	12.70	10.20	3.00	2.00	6.30	0	1	1
<i>Lepidonia callilepis</i>	1	45.50	46.40	1.00	32.40	10.10	8.20	4.00	2.00	5.00	0	1	1
<i>Lepidonia corae</i>	1	42.90	44.20	1.00	24.20	9.10	8.00	5.00	1.50	5.00	0	1	1
<i>Lepidonia jonesii</i>	1	31.50	32.20	1.00	18.80	6.60	4.20	2.90	1.00	3.10	0	1	1
<i>Lepidonia lankesteri</i>	1	39.60	40.20	1.00	14.80	6.70	6.10	3.50	1.50	6.00	0	1	1
<i>Lepidonia mexicana</i>	1	43.40	46.20	0.90	29.60	11.80	10.70	3.00	1.00	5.20	0	1	1
<i>Lepidonia salvinae</i>	1	37.60	39.00	1.00	23.10	11.00	9.90	3.50	1.50	5.00	0	1	1
<i>Lepidonia wendtiana</i>	2	35.20	37.00	1.00	14.60	9.00	7.70	1.80	2.00	2.50	1	1	2
<i>Stramentopappus congestiflorus</i>	1	41.90	44.50	0.90	22.60	10.40	9.10	3.00	1.00	4.50	0	1	1
<i>Stramentopappus pooleae</i>	1	35.00	36.40	1.00	22.50	8.50	5.40	3.00	1.00	5.10	0	1	1
<i>Harleya oxylepis</i>	5	31.00	33.50	0.90	0.00	8.70	7.30	3.50	1.60	1.00	1	0	1

<i>Lepidaploa tortuosa</i>	3	34.60	36.20	1.00	21.10	8.50	6.50	4.00	2.00	3.50	1	0	1
<i>Stenocephalum jucundum</i>	3	27.20	28.70	0.90	15.90	8.30	6.30	3.00	2.00	3.00	1	0	1
<i>Critoniopsis uniflora</i>	1	33.10	35.80	0.90	20.70	8.60	7.30	5.00	1.50	4.00	0	1	1
<i>Piptocarpha poeppigiana</i>	1	30.00	30.60	1.00	18.90	5.50	3.80	5.50	2.40	3.00	0	1	1
<i>Spiracantha cornifolia</i>	4	29.90	29.60	1.00	0.00	5.70	4.30	3.00	0.50	0.30	1	0	0
<i>Cyrtocymura scorpioides</i>	1	24.30	25.10	1.00	14.50	5.50	3.90	4.00	0.50	3.00	0	1	1
<i>Vernonanthura cordata</i>	1	30.80	31.90	1.00	22.80	9.40	7.60	2.30	1.70	4.70	0	1	1
<i>Vernonanthura cronquistii</i>	1	35.40	36.20	1.00	18.30	8.40	6.90	2.40	1.30	4.90	0	1	1
<i>Vernonanthura hintoniorum</i>	1	39.20	41.50	0.94	29.80	9.20	6.40	3.00	2.10	5.10	0	1	1
<i>Vernonanthura liatroides</i>	1	35.20	36.50	1.00	21.00	8.60	7.10	3.00	2.00	5.00	0	1	1
<i>Vernonanthura oaxacana</i>	1	34.90	36.20	1.00	21.10	6.30	5.10	3.00	2.00	4.50	0	1	1
<i>Vernonanthura patens</i>	1	30.50	31.90	1.00	17.70	8.10	5.20	3.00	2.00	3.10	0	1	1
<i>Vernonanthura serratulooides</i>	1	32.00	34.70	0.90	20.70	10.30	7.80	3.00	2.00	5.00	0	1	1
<i>Vernonia alamanii</i>	1	36.90	38.80	1.00	18.30	9.70	8.10	4.00	2.00	5.60	0	1	1
<i>Vernonia beallieae</i>	1	31.70	32.40	1.00	19.40	8.20	5.50	3.10	2.00	5.00	0	1	1
<i>Vernonia bolleana</i>	1	37.40	40.50	0.90	23.80	8.20	4.90	3.60	1.20	5.00	0	1	1
<i>Vernonia greggii</i>	1	30.50	32.10	1.00	18.10	9.00	5.90	3.20	2.10	5.10	0	1	1
<i>Vernonia karvisnkiana</i> subsp. <i>karvinskiana</i>	1	28.50	30.50	0.90	17.40	8.20	7.00	3.40	2.10	4.80	0	1	1
<i>Vernonia karvisnkiana</i> subsp. <i>inuloides</i>	1	40.10	42.30	0.90	23.80	8.70	7.50	3.30	2.10	4.80	0	1	1
<i>Vernonia lindheimeri</i>	1	35.30	37.00	1.00	19.40	8.30	5.70	3.70	2.00	4.80	0	1	1
<i>Vernonia marginata</i>	1	40.50	42.50	1.00	30.60	13.60	11.90	4.00	3.00	5.40	0	1	1

Table 2. Pollen types and measurements of pollen grains. All measurements are in μm . NA = Not applicable, in porate grains. Species marked with an asterisk are introduced in the neotropic.

Subtribe	species	pollen type	polar axis	equatorial diameter	P/E ratio	lacunae shape	colpus length	endoaperture (pore) length	endoaperture (pore) width	exine thickness	intine thickness	spines length
Centratherinae	* <i>Centratherum punctatum</i>	AI	35.0-40.0	36.0-38.0	0.94-1.09	quadrangular, hexagonal	16.0-22.0	3.5-5.0	3.0-4.5	3.0-3.5	1.0-1.5	4.5-5.0
Erlangeinae	* <i>Cyanthillium cinereum</i>	H	25.0-28.0	21.0-24.0	1.04-1.22	hexagonal, sometimes round	NA	4.0-5.5	3.2-5.0	2.0-2.5	0.5-0.8	1.5-2.0
Elephantopinae	<i>Elephantopus mollis</i>	F	29.0-31.0	28.6-32.0	0.93-1.04	pentagonal, hexagonal	NA	5.4-8.6	5.0-7.8	3.8-4.0	0.6-0.8	0.5-0.8
Elephantopinae	<i>Pseudelephantopus spicatus</i>	F	31.0-33.0	31.0-34.0	0.94-1.02	pentagonal, hexagonal	NA	6.0-8.5	6.0-8.2	3.8-4.2	0.3-0.5	0.6-0.8
Leiboldiinae	<i>Bolanosa coulteri</i>	All	35.0-39.0	35.2-39.0	0.95-1.01	irregular	25.0-32.0	10.0-11.0	9.0-10.8	3.0-4.0	1.0-1.5	4.5-5.5
Leiboldiinae	<i>Leiboldia guerreroana</i>	All	30.0-46.0	32.0-48.0	0.83-1.04	irregular	22.0-38.0	8.0-15.0	4.5-12.4	2.5-3.0	0.5-2.0	3.5-5.5
Leiboldiinae	<i>Leiboldia serrata</i>	All	42.5-56.2	45.0-58.0	0.92-1.03	irregular	30.0-38.5	9.0-16.6	5.0-15.4	3.0-3.5	2.0-2.5	4.8-7.3
Leiboldiinae	<i>Lepidonia callilepis</i>	All	44.0-48.0	42.0-50.2	0.94-1.05	irregular	30.0-38.0	7.6-12.4	5.0-11.0	4.0-5.0	1.5-2.0	4.5-5.0
Leiboldiinae	<i>Lepidonia corae</i>	All	42.0-44.0	43.2-46.2	0.95-0.99	irregular	23.6-25.4	8.8-9.5	6.8-9.0	4.5-5.0	1.4-1.8	4.6-5.0
Leiboldiinae	<i>Lepidonia jonesii</i>	All	26.0-37.0	27.0-37.0	0.93-1.08	irregular	16.0-22.0	5.0-8.0	3.5-6.5	2.5-4.0	1.0-1.5	2.5-3.5
Leiboldiinae	<i>Lepidonia lankesteri</i>	All	38.0-41.0	38.2-41.5	0.93-1.04	irregular	14.0-16.0	6.0-7.6	5.0-7.0	3.5-4.0	1.2-1.5	5.5-6.2
Leiboldiinae	<i>Lepidonia mexicana</i>	All	42.0-45.0	46.0-49.0	0.89-0.99	irregular	28.0-32.0	11.0-13.0	10.0-11.5	2.5-3.0	1.0-1.5	5.0-5.5
Leiboldiinae	<i>Lepidonia salvinae</i>	All	36.0-39.0	37.0-42.0	0.92-1.03	irregular	22.0-28.8	10.0-12.4	9.0-11.5	3.5-4.0	1.5-2.0	4.5-5.0
Leiboldiinae	<i>Lepidonia wendtiana</i>	All	32.0-38.0	36.0-38.0	0.89-1.02	pentagonal	14.0-16.0	8.0-10.0	6.0-9.3	3.0-3.5	1.5-2.0	2.0-2.5
Leiboldiinae	<i>Stramentopappus congestiflorus</i>	All	40.0-44.0	42.0-48.0	0.91-0.98	irregular	22.0-24.0	10.0-10.8	9.0-9.6	3.0-3.5	0.5-1.0	4.0-4.5
Leiboldiinae	<i>Stramentopappus pooleae</i>	All	34.0-36.0	35.0-38.0	0.90-1.01	irregular	22.0-24.0	8.0-9.8	5.0-6.0	3.0-3.5	1.0-1.5	5.0-5.5
Lepidaploinae	<i>Harleya oxylepis</i>	H	30.0-33.0	32.5-35.0	0.87-1.00	pentagonal, hexagonal	NA	8.0-10.2	6.7-8.0	3.5-4.0	1.5-2.5	1.0-1.5
Lepidaploinae	<i>Lepidaploa tortuosa</i>	C	33.0-36.4	33.0-38.0	0.88-	irregular, rounded	20.0-26.0	8.0-9.6	5.0-7.8	4.0-5.0	2.0-3.0	3.0-3.5

					1.02							
Lepidaploinae	<i>Stenocephalum jucundum</i>	C	26.0-29.0	28.0-30.0	0.88-1.03	pentagonal, rounded	15.0-18.0	7.3-9.5	5.0-7.5	3.0-3.5	2.0-2.5	2.5-3.0
Piptocarphinae	<i>Critoniopsis uniflora</i>	All	29.0-37.0	33.0-40.0	0.85-1.02	irregular	18.0-28.5	8.0-9.5	7.0-7.8	5.0-6.0	1.2-1.5	3.8-4.2
Piptocarphinae	<i>Piptocarpha poeppigiana</i>	All	28.0-32.0	29.0-32.0	0.87-1.03	irregular	18.0-21.0	5.0-6.4	3.5-4.0	5.5-6.0	1.0-1.5	2.5-3.0
Rolandrinae	<i>Spiracantha cornifolia</i>	F	29.0-31.0	27.0-30.0	0.97-1.07	pentagonal, hexagonal	NA	5.0-6.6	4.0-4.8	3.0-3.5	0.4-0.6	0.3-0.5
Vernoniinae	<i>Cyrtocymura scorpioides</i>	All	23.0-26.0	24.0-26.0	0.88-1.04	irregular	13.0-16.0	4.0-6.5	3.3-4.2	4.0-4.5	0.3-0.5	2.5-3.0
Vernoniinae	<i>Vernonanthura cordata</i>	All	26.0-33.6	28.0-38.0	0.90-1.02	irregular	21.0-26.0	6.2-12.5	5.5-10.0	2.0-3.0	1.0-2.2	3.0-5.2
Vernoniinae	<i>Vernonanthura cronquistii</i>	All	31.0-39.4	29.4-39.0	0.92-1.06	irregular	16.0-28.0	5.0-11.4	4.0-10.0	2.0-4.3	1.0-2.0	4.0-6.2
Vernoniinae	<i>Vernonanthura hintoniorum</i>	All	34.0-43.0	37.6-45.0	0.87-1.00	irregular	28.0-32.0	7.0-11.4	5.2-7.3	2.0-4.0	2.0-3.0	4.2-6.0
Vernoniinae	<i>Vernonanthura liatroides</i>	All	28.0-40.5	29.0-40.0	0.88-1.05	irregular	20.0-23.2	5.0-11.6	5.0-10.4	3.0-4.0	2.0-2.5	3.1-6.4
Vernoniinae	<i>Vernonanthura oaxacana</i>	All	27.0-39.5	29.0-40.4	0.92-1.01	irregular	19.0-26.0	4.2-7.5	3.0-6.7	2.8-4.0	1.5-2.0	3.0-5.2
Vernoniinae	<i>Vernonanthura patens</i>	All	24.0-36.0	23.0-37.0	0.89-1.04	irregular	15.0-24.0	6.0-10.5	3.5-6.0	2.0-3.0	2.0	2.5-3.5
Vernoniinae	<i>Vernonanthura serratuloides</i>	All	25.0-36.0	28.0-40.0	0.80-1.00	irregular	18.0-23.5	8.0-15.0	5.0-11.0	2.5-3.0	1.5-2.0	4.0-5.5
Vernoniinae	<i>Vernonia alamanii</i>	All	32.0-41.5	32.0-43.6	0.88-1.03	irregular	16.0-22.0	4.2-13.5	4.0-12.0	3.8-4.0	1.0-2.0	5.5-6.0
Vernoniinae	<i>Vernonia bealliae</i>	All	29.0-34.2	29.0-35.0	0.91-1.06	irregular	16.0-24.0	5.5-10.4	4.8-6.0	2.0-4.2	2.0-3.1	4.0-5.4
Vernoniinae	<i>Vernonia bolleana</i>	All	36.0-39.0	39.0-43.0	0.87-1.00	irregular	22.0-30.0	6.2-10.4	3.0-6.0	3.5-4.0	1.0-1.5	4.5-5.0
Vernoniinae	<i>Vernonia greggii</i>	All	27.0-33.2	26.0-36.3	0.88-1.04	irregular	15.4-21.0	5.2-12.5	4.1-8.4	3.0-5.2	2.0-3.0	5.0-6.2
Vernoniinae	<i>Vernonia karvinskiana</i> subsp. <i>karvinskiana</i>	All	23.0-35.0	26.0-39.0	0.72-1.01	irregular	15.0-22.0	5.2-10.4	5.0-9.3	3.1-4.2	2.0-3.0	3.0-5.2
Vernoniinae	<i>Vernonia karvinskiana</i> subsp. <i>inuloides</i>	All	32.0-46.6	32.0-48.8	0.89-1.00	irregular	21.0-29.0	6.2-11.4	5.8-10.5	3.0-4.2	2.0-3.0	3.0-5.0
Vernoniinae	<i>Vernonia lindheimeri</i>	All	31.0-40.0	32.0-41.5	0.91-1.00	irregular	18.0-22.0	4.0-11.4	3.5-7.2	3.5-5.0	1.5-3.0	3.0-5.0
Vernoniinae	<i>Vernonia marginata</i>	All	34.0-45.0	36.5-48.0	0.81-1.07	irregular	28.0-33.2	10.4-19.7	8.3-16.0	3.0-5.2	2.0-4.0	4.0-6.2

Table 3. Loading values of characters in Principal Components Analysis. Abbreviations PT = pollen type; PA = polar axis; ED = equatorial diameter; PE = P/E ratio; CL = colpus length, PL = endoaperture (pore) length, PW = endoaperture (pore) width; SE = sexine, NE = nexin; SL = spines length; LS = lacuna shape; TC = tectum continuity; TP = tectum perforations.

Chars	Comp.1	Comp.2	Comp.3	Comp.4	Comp.5	Comp.6	Comp.7	Comp.8	Comp.9	Comp.10	Comp.11	Comp.12	Comp.13
PT	0.323	-0.341	-0.133		-0.117				0.467	0.352		0.603	-0.119
PA	-0.298	0.289		-0.381	-0.204	0.330	0.104	-0.200			0.106		0.676
ED	-0.318	-0.305		-0.269	-0.109	0.341		-0.237			-0.136	-0.191	-0.687
PE	0.115	0.256	-0.283	-0.394	-0.720	-0.362	-0.129						
CL	-0.370							0.589	-0.367	0.501	0.240	0.236	
PL	-0.291	-0.381	-0.130	0.172		-0.385	-0.126			0.113	-0.715		0.148
PW	-0.256	-0.453	-0.125			-0.356	-0.310		-0.101	-0.368	0.570		
SE			0.785		-0.367	0.109	-0.437	0.129					
NE	-0.202			0.656	-0.470		0.491	-0.232					
SL	-0.353	0.168					0.217	0.449	0.588	-0.450		0.165	
LS	0.304	-0.257	-0.235		-0.186	0.427		0.280	-0.410	-0.463	-0.187	0.256	
TC	-0.323	0.348			0.133		-0.145	-0.443	-0.247	-0.176	-0.110	0.646	
TP	-0.206	0.260	-0.439	0.340		0.410	-0.582		0.186			-0.157	

Table 4. Importance values in each Principal Component.

Component	Standard deviation	Proportion of variance	Cumulative proportion
Comp.1	2.523856	0.489988	0.4899882
Comp.2	1.422669	0.155691	0.6456795
Comp.3	1.131409	0.098468	0.7441477
Comp.4	1.021874	0.080325	0.8244727
Comp.5	0.919522	0.06504	0.8895128
Comp.6	0.751246	0.043413	0.9329259
Comp.7	0.596705	0.027389	0.9603149
Comp.8	0.43743	0.014719	0.9750338
Comp.9	0.382237	0.011239	0.9862726
Comp.10	0.361237	0.010038	0.9963105
Comp.11	0.191963	0.002835	0.9991451
Comp.12	0.09734	0.000729	0.9998739
Comp.13	0.040484	0.000126	1

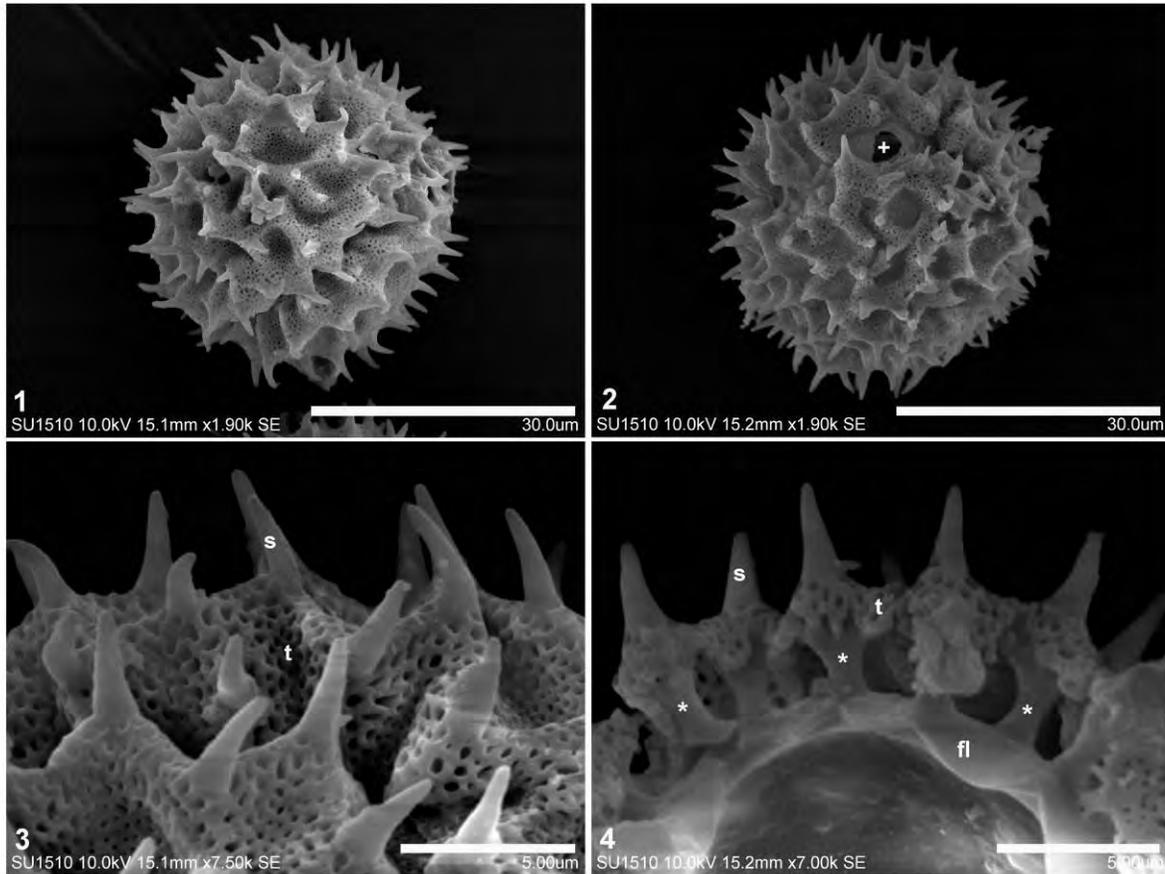


Plate 1. Type A1 pollen in *Centratherum punctatum*. A. polar view, B. equatorial view, C. detail of tectum and spines, D. detail of columellae. t = tectum, s = spine, fl = foot layer, + = endoaperture, * = columellae.

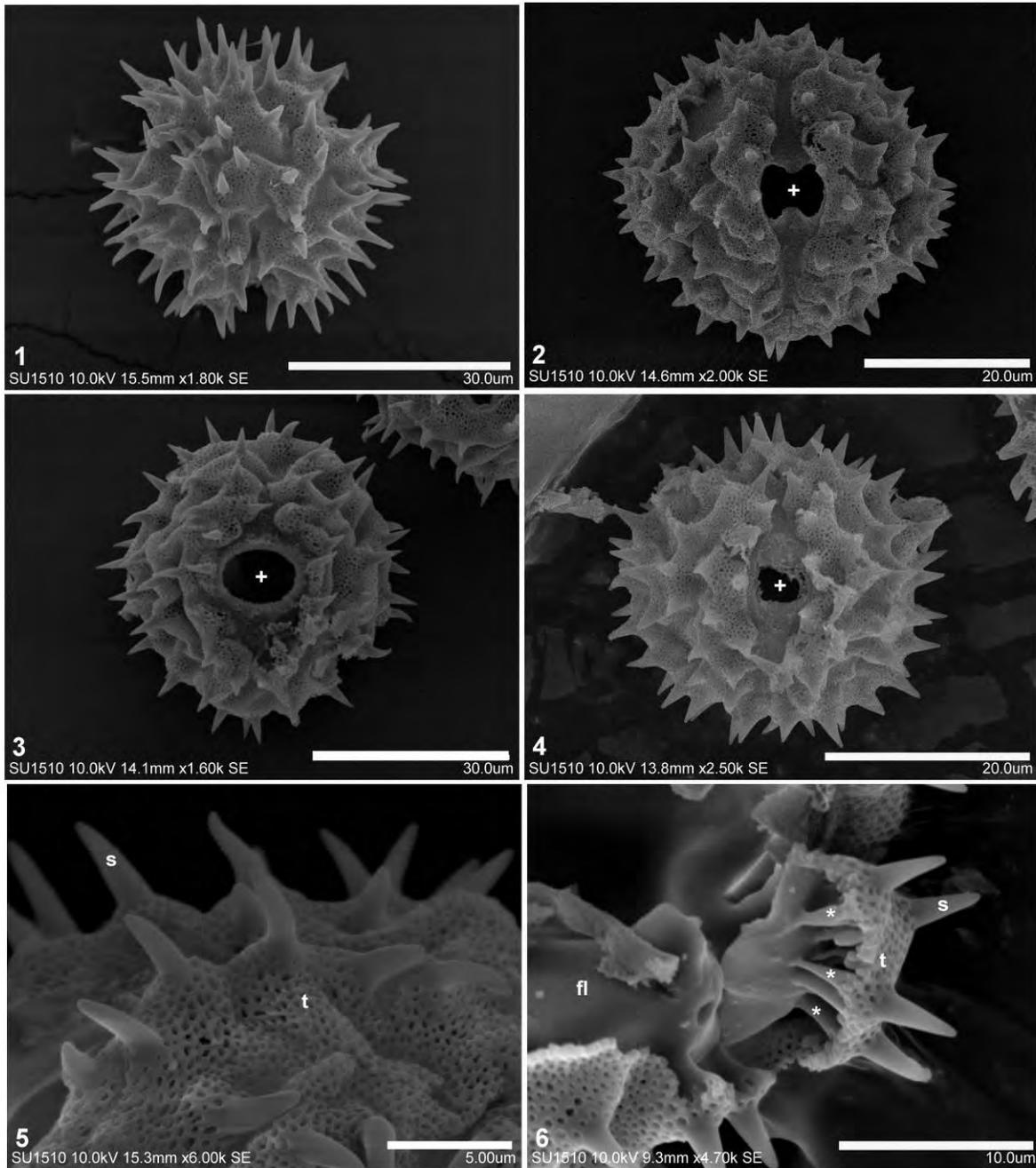


Plate 2. Type All pollen in Leiboldiinae and Vernoniinae, highlighting the differences in endoaperture shape. A. polar view, *Stramentopappus pooleae*. B. equatorial view, *Leiboldia guerreroana*. C. equatorial view, *Lepidonia salvinae*, D. equatorial view, *L. jonesii*. E. detail of tectum and spine, *Bolanosa coulteri*. F. detail of columellae, *Lepidonia callilepis*. t = tectum, s = spines, fl = foot layer, + = endoapertures, * = columellae.

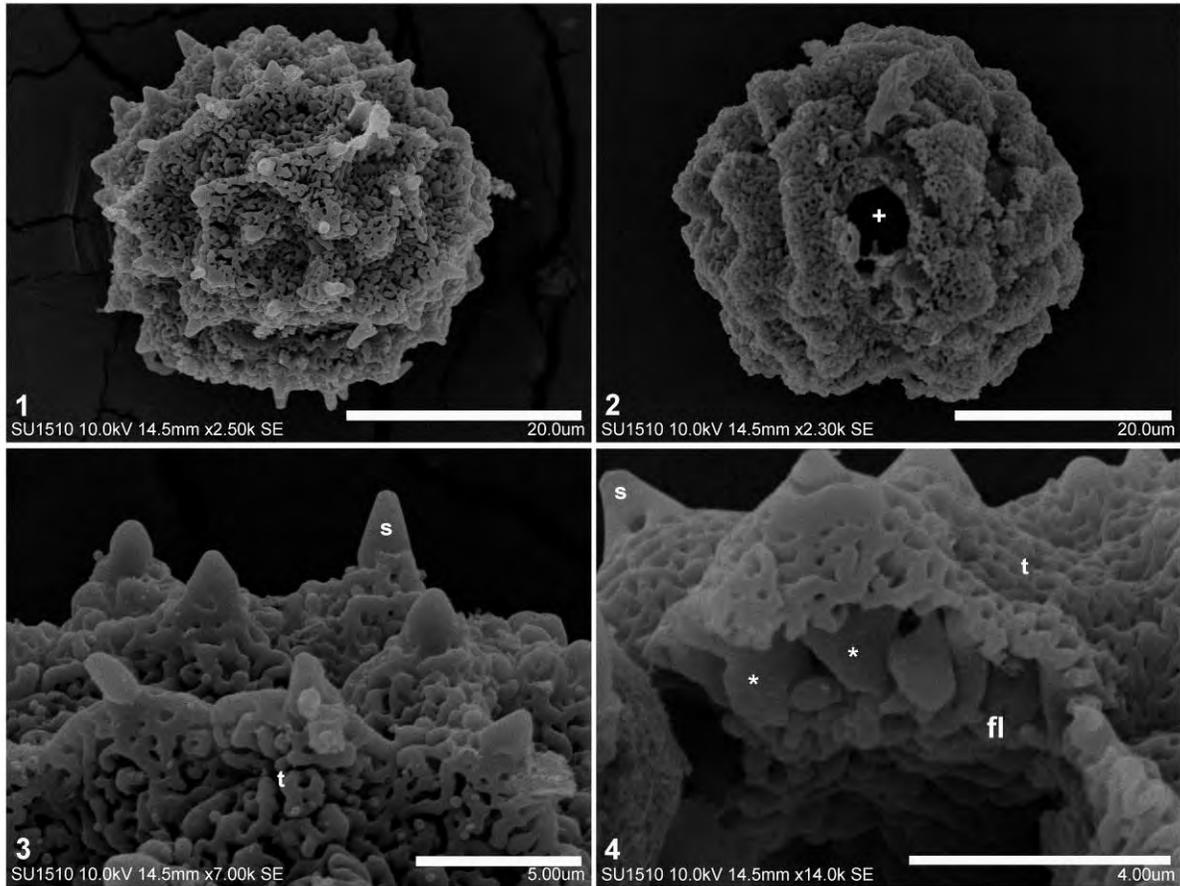


Plate 3. Type AIII pollen in *Lepidonia wendtiana*. A. polar view, B. equatorial view, C. detail of tectum and spine, D. detail of columellae. t = tectum, s = spines, fl = foot layer, + = endoaperture, * = columellae.

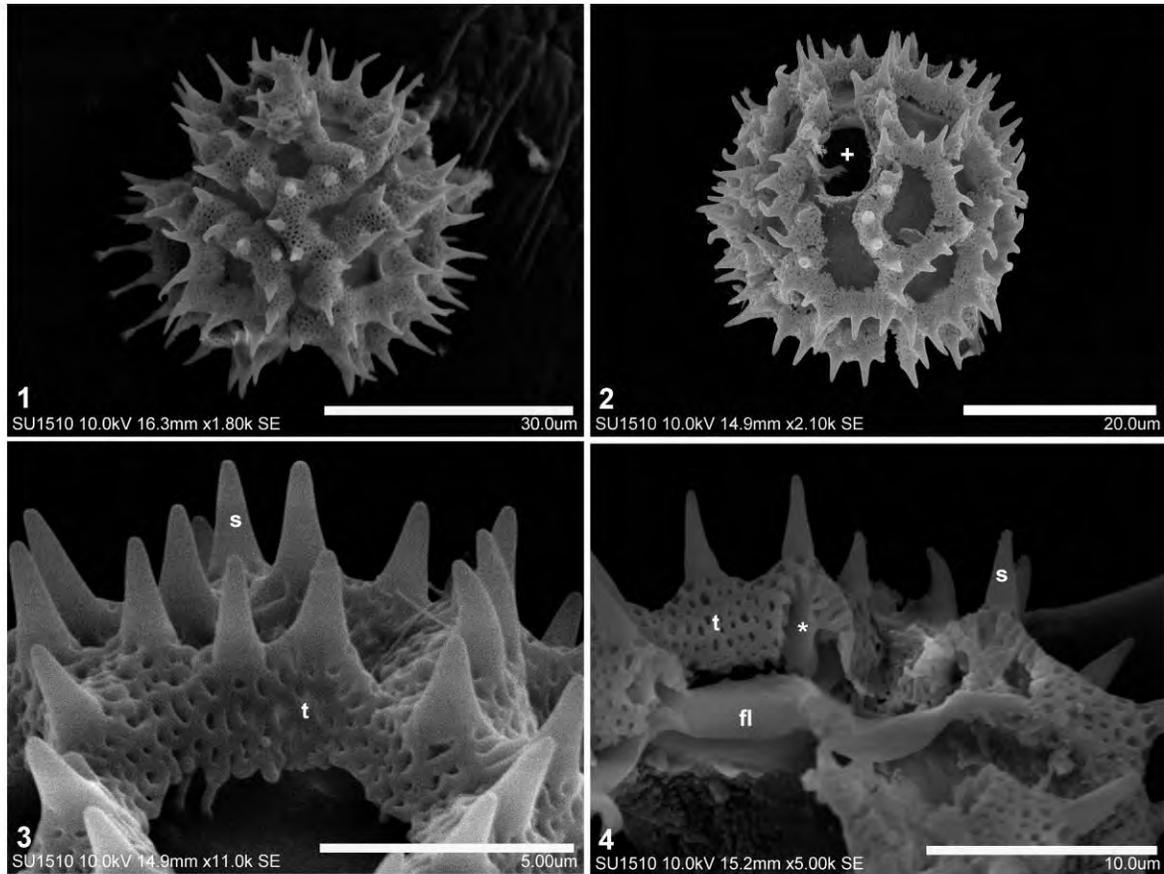


Plate 4. Type C pollen in Lepidaploinae. A. polar view, *Lepidaploa tortuosa*. B. equatorial view, *Stenocephalum jucundum*. C. detail of tectum and spine, *S. jucundum*. D. detail of columellae, *L. tortuosa*. t = tectum, s = spines, fl = foot layer, + = endoaperture, * = columellae.

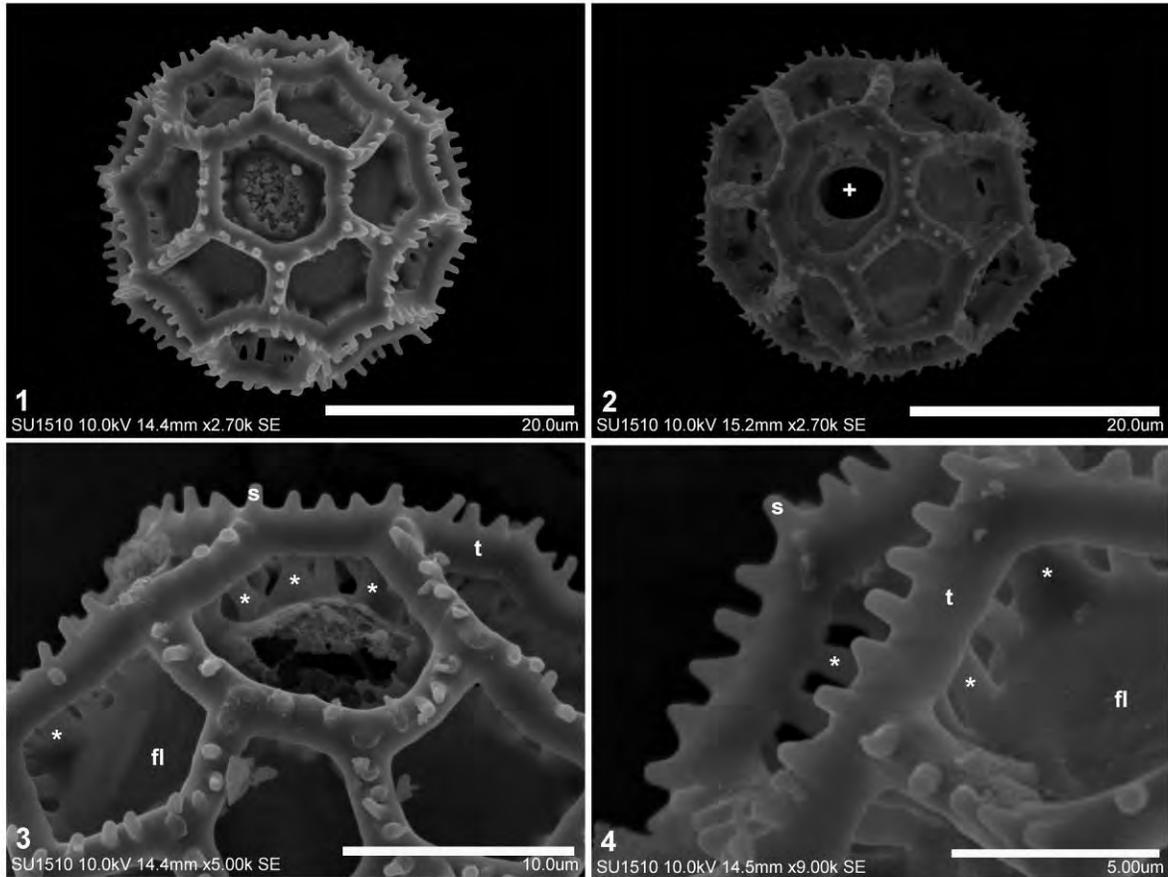


Plate 5. Type F pollen in Elephantopinae and Rolandrinae. A. polar view, *Pseudelephantopus spicatus*. B. equatorial view, *Spiracantha cornifolia*. C. detail of tectum and spine, *P. spicatus*. D. detail of columellae, *P. spicatus*. t = tectum, s = spines, fl = foot layer, + = endoaperture, * = columellae.

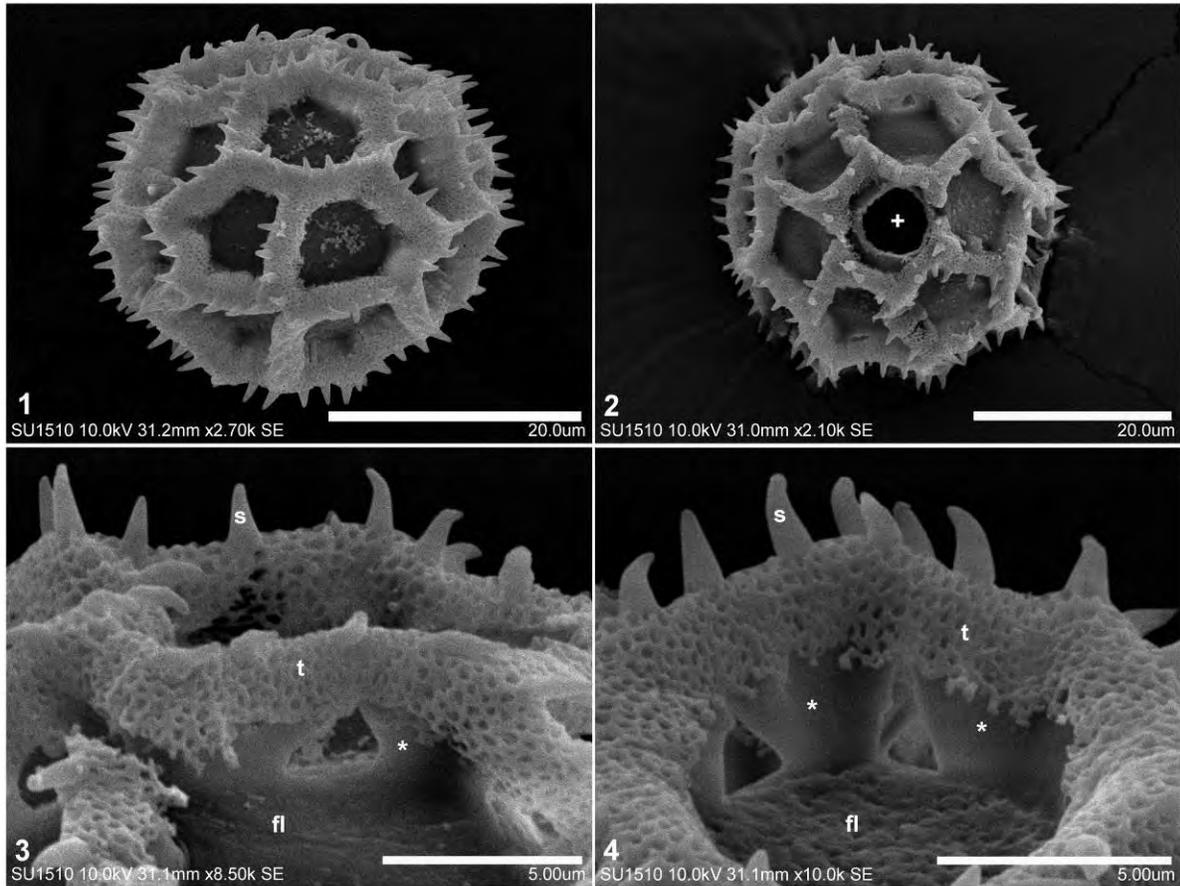


Plate 6. Type H pollen in *Harleya oxylepis*. A. polar view, B. equatorial view. C. detail of tectum and spine. D. detail of columellae. t = tectum, s = spines, fl = foot layer, + = endoaperture, * = columellae.

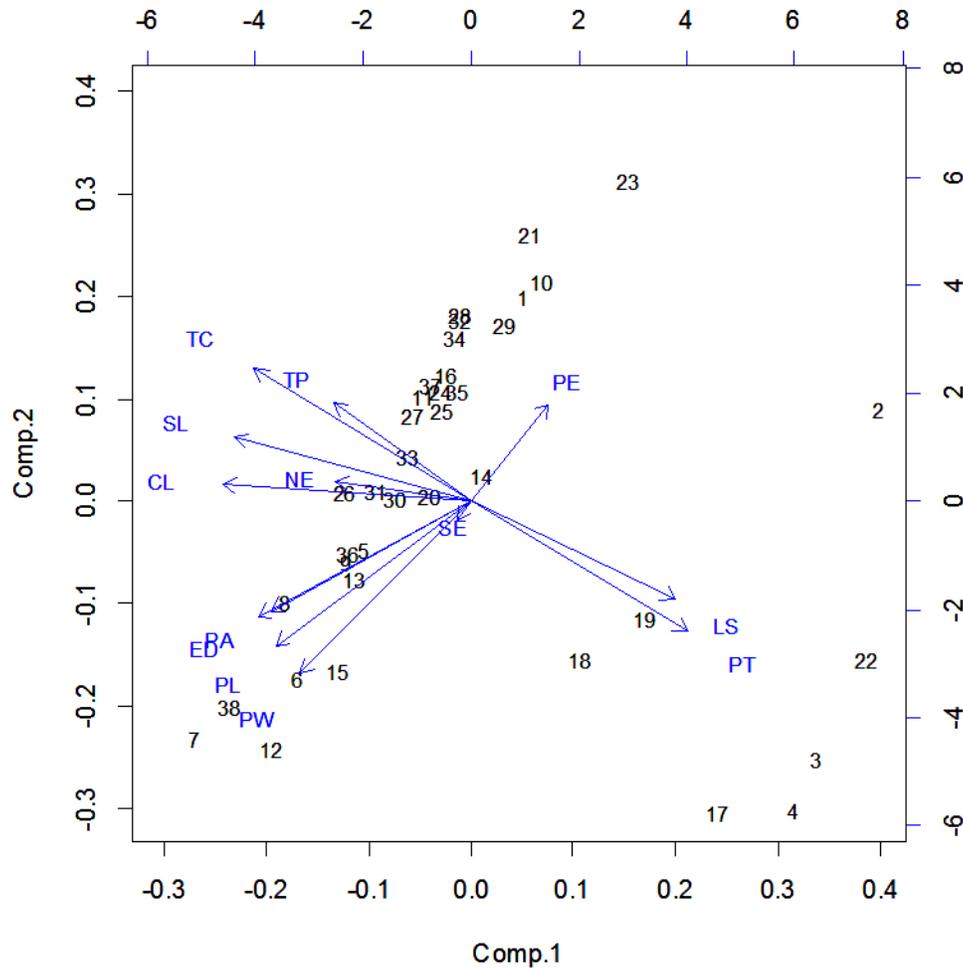


Plate 7. Scatter plot of Principal Components Analysis (PCA). The species are represented by numbers as follow: 1 = *Centratherum punctatum*; 2 = *Cyanthillium cinereum*; 3 = *Elephantopus mollis*; 4 = *Pseudelephantopus spicatus*; 5 = *Bolanosa coulteri*; 6 = *Leiboldia guerreroana*; 7 = *Leiboldia serrata*; 8 = *Lepidonia callilepis*; 9 = *Lepidonia corae*; 10 = *Lepidonia jonesii*; 11 = *Lepidonia lankesteri*; 12 = *Lepidonia mexicana*; 13 = *Lepidonia salvinae*; 14 = *Lepidonia wendtiana*; 15 = *Stramentopappus congestiflorus*; 16 = *Stramentopappus pooleae*; 17 = *Harleya oxylepis*; 18 = *Lepidaploa tortuosa*; 19 = *Stenocephalum jucundum*; 20 = *Critoniopsis uniflora*; 21 = *Piptocarpha poeppigiana*; 22 = *Spiracantha cornifolia*; 23 = *Cyrtocymura scorpioides*; 24 = *Vernonanthura cordata*; 25 = *Vernonanthura cronquistii*; 26 = *Vernonanthura hintoniorum*; 27 = *Vernonanthura liatroides*; 28 = *Vernonanthura oaxacana*; 29 = *Vernonanthura patens*; 30 = *Vernonanthura serratuloides*; 31 = *Vernonia alamanii*; 32 = *Vernonia bealliae*; 33 = *Vernonia bolleana*; 34 = *Vernonia greggii*; 35 = *Vernonia karvisnkiana* subsp. *karvisnkiana*; 36 = *Vernonia karvisnkiana* subsp. *inuloides*; 37 = *Vernonia lindheimeri*; 38 = *Vernonia marginata*. The variables examines are represented by letter and correspondence is next PT = pollen type; PA = polar axis; ED = equatorial diameter; PE = P/E ratio; CL = colpus length, PL = endoaperture (pore) length, PW = endoaperture (pore) width; SE = sexine, NE = nexin; SL = spines length; LS = lacuna shape; TC = tectum continuity; TP = tectum perforations.

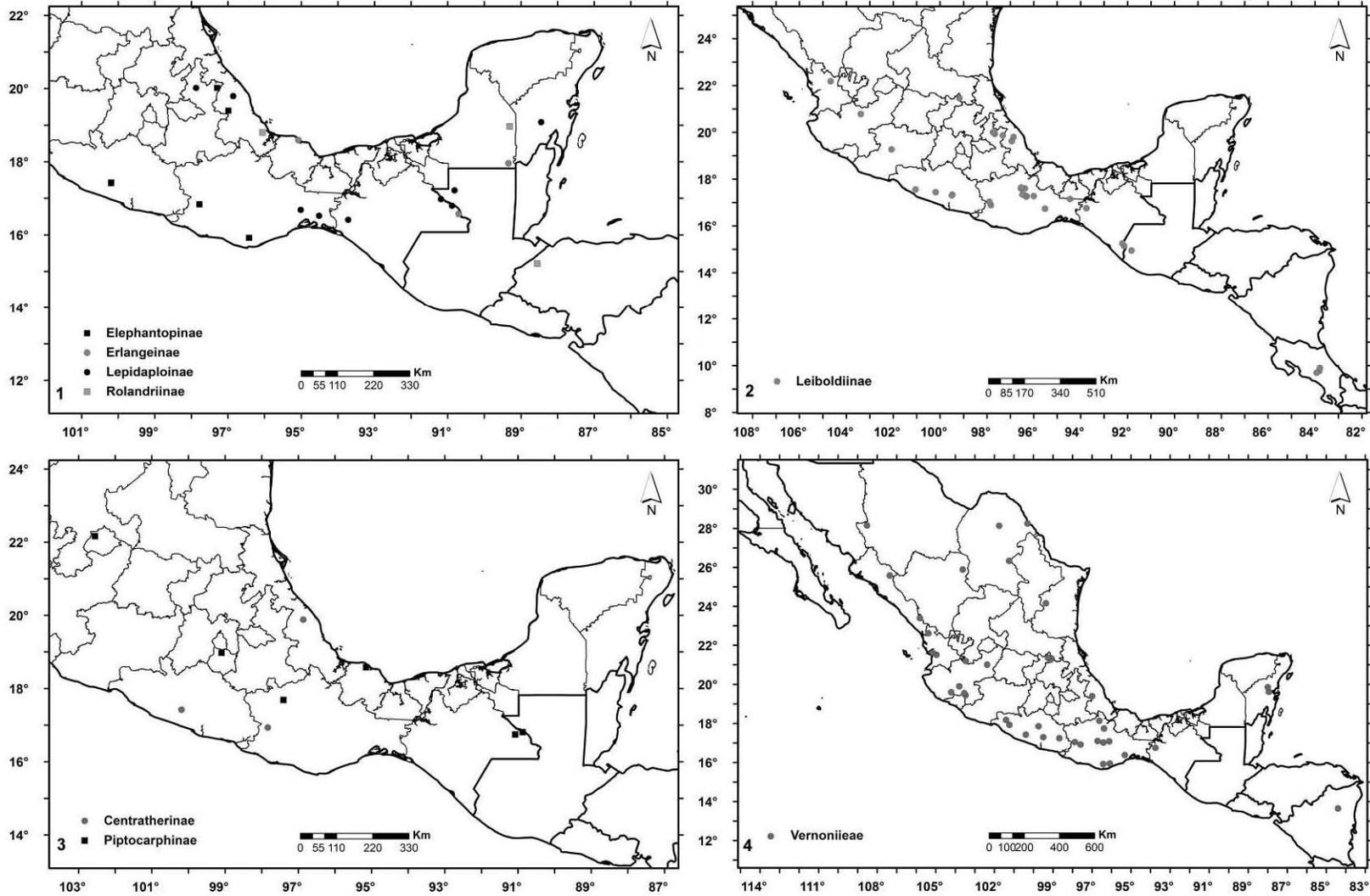


Plate 8. Distribution maps of Neotropical taxa of Vernoniaceae. The points on the maps represent the collection sites of the specimens of each subtribe.

Capítulo III

Análisis filogenético

Análisis filogenético de la subtribu Leiboldiinae (Vernonieae, Asteraceae) con base en caracteres morfológicos.

Análisis filogenético de la subtribu Leiboldiinae (Vernonieae, Asteraceae) con base en caracteres morfológicos

Introducción

La tribu Vernonieae se caracteriza por presentar cabezuelas homógamas discoides, flores actinomorfas, moradas, ocasionalmente rosadas o blancas, estilos delgados con las ramas agudas, pilosas a lo largo de toda su extensión y polen equinado, triaperturado. En la clasificación más reciente se reconocen 21 subtribus, 118 géneros y alrededor de 1050 especies (Keeley y Robinson, 2009). La tribu es un grupo monofilético, relacionado con Cichorieae (Lactuceae) y Liabeae, siendo esta última su grupo hermano (Bremer, 1987; Keeley y Turner, 1990; Jansen *et al.*, 1991; Keeley y Jansen, 1994; Kim y Jansen, 1995; Funk *et al.*, 2005, 2009b, Robinson y Funk, 2011). Cassini (1819) consideró a Vernonieae como una tribu basal de Asteraceae. Bentham (1873) la relacionó con Eupatorieae, por las cabezuelas discoides y las flores moradas. Cronquist (1955) supuso una relación más cercana entre Cardueae (Cynareae) y Vernonieae, descartando por completo la relación con Eupatorieae. Asimismo, propuso una relación cercana entre Vernonieae y Liabeae, debido a las semejanzas que tienen en el estilo, omitiendo otras diferencias morfológicas que presentan, entre las que destacan hojas alternas, con venación reticulada vs. hojas opuestas, con venación trinervada, cabezuelas homógamas vs. cabezuelas heterógamas, flores moradas vs. flores amarillas.

Los géneros *Gongrothamnus* Steetz ex Peters y *Distephanus* Cass., se consideran basales en la tribu Vernonieae, porque presentan hojas alternas y cabezuelas homógamas con flores amarillas, caracteres que sustentan la hermandad entre Vernonieae y Liabeae. La cual también fue señalada por Wagenitz (1976) y confirmada en otros estudios filogenéticos basados en datos morfológicos (Bremer, 1987; Keeley y Turner, 1990) y moleculares (restricción del genoma de cloroplasto Jansen *et al.*, 1991, Keeley y Jansen, 1994; o secuencias de DNA de cloroplasto y núcleo Kim y Jansen, 1995; Goertzen *et al.*, 2003; Keeley *et al.*, 2007; Panero y Funk, 2002, 2008). Recientemente, se ha determinado que la tribu Vernonieae también está relacionada con las tribus Arctoteae y Moquinieae (Robinson y Funk, 2011).

La delimitación tribal de Vernonieae se ha mantenido prácticamente sin cambios desde que fue propuesta por Cassini (1816). Sin embargo, en jerarquías subtribales y genéricas, ha presentado diversos problemas taxonómicos, principalmente, por la gran cantidad de especies incluidas en *Vernonia* Schreb., género que hasta finales de la década de 1970, incluía 1000-1500 especies (Jones, 1977). Bajo este concepto, *Vernonia* presentaba una considerable variación morfológica, la cual derivó en la descripción de una gran cantidad de especies, varias de ellas reducidas actualmente a sinonimia. Los otros géneros reconocidos en esta tribu eran monotípicos o incluían menos de diez especies. Bentham (1873), sugirió una de las primeras clasificaciones infratribales al reconocer dos subtribus, con base en el arreglo de las cabezuelas: Euvernonieae [Vernoniae] y Lychnophoreae; incluyendo en la primera a las especies con cabezuelas separadas, agregadas en inflorescencias laxas y en la segunda a los taxones con cabezuelas agregadas, dispuestas en inflorescencias congestas.

En el siglo XX, Jones (1979a, 1981) enfocó su atención en *Vernonia* s.l., utilizando caracteres morfológicos, químicos, citológicos y palinológicos; reconoció dos subgéneros: *Vernonia* en el Nuevo Mundo y *Orbisvestus* en el Viejo Mundo. Asimismo, dividió a cada subgénero en un gran número de secciones, subsecciones y series, las cuales, lejos de

resolver los problemas taxonómicos del género, derivaron en una clasificación artificial. Sin embargo, los subgéneros identificados por Jones (1979a, 1981), se han mantenido como linajes independientes en otros trabajos filogenéticos, basados tanto en caracteres morfológicos (Keeley y Turner, 1990), como moleculares (Keeley y Jansen, 1994; Keeley *et al.*, 2007).

Con la finalidad de esclarecer las relaciones filogenéticas de *Vernonia s.l.*, Keeley y Turner (1990) analizaron caracteres morfológicos, polínicos y químicos, en seis secciones del Nuevo y Viejo Mundo. Ellos corroboraron la separación de los dos subgéneros reconocidos por Jones (1979a, 1981) y la estabilidad de grupos como *Distephanus*, *Gongrothamnus*, *Leiboldia* Schltdl. ex Gleason, *Eremosis* (DC.) Gleason, *Critoniopsis* Sch. Bip. y *Strobocalyx* (Blume ex DC.) Spach., sugiriendo con ello un posible cambio de estatus taxonómico de estos grupos al rango genérico. Asimismo, determinaron que Vernonieae era una de las tribus basales y que las especies del Viejo Mundo divergieron antes que las del Nuevo Mundo. Posteriormente, Keeley y Jansen (1994), analizaron los sitios de restricción del genoma de cloroplasto y con sus resultados recuperaron la posición basal de *Distephanus* (= *Vernonia populifolia* (Lam.) Spreng.), con lo cual apoyaron la temprana divergencia de las Vernonieae del Viejo Mundo.

La primera hipótesis filogenética de Vernonieae basada en secuencias de ADN de cloroplasto (*ndhF*, *trnL-F*) y núcleo (ITS), fue propuesta por Keeley *et al.* (2007), quienes recuperaron nuevamente la posición basal de *Distephanus*, así como un clado integrado únicamente por taxones del Viejo Mundo y otro por dos subclados del Nuevo y dos del Viejo Mundo. En este último clado, la presencia de géneros asiáticos (*Strobocalyx*, *Tarlmounia* H. Rob., S.C. Keeley, Skvarla & R. Chan) y americanos (*Eremosis*, *Stokesia* L'Hér., *Leiboldia*, *Lepidonia* S.F. Blake y *Stramentopappus* H. Rob. & V.A. Funk), indicaría por la posición de la subtribu Leiboldiinae entre estos dos grupos de taxones, recuperada también en un trabajo previo (Keeley y Jansen, 1994), que este grupo tuvo divergencia temprana y es basal en Vernonieae (Keeley *et al.*, 2007; Keeley y Robinson, 2009).

La subtribu Leiboldiinae segregada por Robinson (1999), incluía tres géneros: *Leiboldia*, *Lepidonia* y *Stramentopappus*. Aunque actualmente incluye también a *Bolanosa* A. Gray (Robinson, 2007; Keeley y Robinson, 2009). La subtribu se diferencia de otras Vernonieae por las cabezuelas de gran tamaño, con flores y filarios en igual número, las cipselas generalmente 4-5 costilladas, generalmente glabras, vilano deciduo y número cromosómico $n=19$ (Robinson, 1999). La subtribu Leiboldiinae *sensu* Robinson (1999), es un grupo monofilético relacionado con *Critoniopsis* Sch. Bip. (*Eremosis* Gleason), *Stokesia* L'Hér. y *Strobocalyx* (Keeley *et al.*, 2007). El objetivo de este estudio es poner a prueba la monofilia de la subtribu Leiboldiinae *sensu* Robinson (2007), utilizando caracteres morfológicos como fuente de evidencia.

Materiales y métodos

Se incluyeron 31 terminales de los cuales, dos corresponden al grupo externo funcional (*Sinclairia deppeana* (Less.) Rydb. y *Liabum bourgeauii* Hieron., representantes de la tribu Liabaeae, considerada el grupo hermano de Vernonieae (Keeley y Turner, 1990; Keeley y Jansen, 1994; Panero y Funk, 2008; Funk *et al.*, 2005, 2009b), 15 al grupo externo y 14 a la subtribu Leiboldiinae (grupo interno) (Tabla 1). La selección del grupo externo se realizó con base en las relaciones que se han supuesto entre Leiboldiinae y otros taxones de Vernonieae (Robinson y Funk, 1987; Keeley y Turner, 1990; Keeley y Jansen, 1994; Keeley *et al.*, 2007). Asimismo, se incluyó más de un grupo externo porque esta es la única forma de poner realmente a prueba la monofilia del grupo interno (Morrone, 2013).

Para generar la matriz correspondiente, se analizaron ejemplares herborizados de 29 especies de la tribu Vernonieae, depositados en el Herbario Nacional de México (MEXU) ubicado en el Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México. Adicionalmente, se realizó trabajo de campo en localidades selectas del sur de México, para obtener material fresco de algunas especies y observar características *in vivo*. Asimismo, se hizo una minuciosa revisión de ejemplares depositados en otras colecciones científicas, tanto en México (CIB, CIIDIR, ENCB, FCME, IEB, XAL, XALU), como con préstamos de material depositado en el extranjero (BIGU, CTES, F, MO, TEX, US). Después de la revisión, se identificaron caracteres potencialmente informativos que se codificaron en una matriz de 31 taxones por 72 caracteres (Apéndice 1, Tabla 2). La matriz se analizó con un método heurístico, basado en parsimonia, usando la búsqueda Múltiple TBR+TBR (mult*max*) con 10000 réplicas en grupos de 1000, partiendo de árboles de Wagner construidos con secuencias de adición al azar, reteniendo 100 árboles en cada repetición, para ello se utilizó Nona (Goloboff, 1999), en la interface de Winclada (Nixon, 2002). Después de obtener el cladograma más parsimonioso, se colapsaron las ramas con soporte ambiguo, se calcularon estadísticos de *jackknife* y *bootstrap*. Asimismo, se realizó un análisis de homoplasia/sinapomorfía en los caracteres considerados diagnósticos de la subtribu Leiboldiinae (*sensu* Robinson, 1999) en el árbol más parsimonioso. Para descartar una posible isla de árboles, se implementó una búsqueda de parsimonia de matraca (Ratchet, Island Hopper (Nixon, 2002)), implementada en Winclada.

Tabla 1. Terminales incluidas en el análisis filogenético.

Grupo	tribus/subtribus	especies	abreviaturas
Externo funcional	Liabeae	<i>Sinclairia deppeana</i> (Less.) Rydb.	<i>Sinc-deppeana</i>
	Liabeae	<i>Liabum bourgeau</i> Hieron.	<i>Liab-bourgeau</i>
Externo	Centratherinae	<i>Centratherum punctatum</i> Cass.	<i>Cent-punctatum</i>
	Elephantopinae	<i>Elephantopus mollis</i> Kunth	
	Elephantopinae	<i>Pseudelephantopus spicatus</i> (Juss. ex Aubl.) Rohr	<i>Pseu-spicatus</i>
	Erlangeinae	<i>Cyanthillium cinereum</i> (L.) H. Rob.	<i>Cyan-cinereum</i>
	Lepidaploinae	<i>Harleya oxylepis</i> (Benth.) S.F. Blake	<i>Harl-oxylepis</i>
	Lepidaploinae	<i>Lepidaploa tortuosa</i> (L.) H. Rob.	<i>Lep-tortuosa</i>
	Lepidaploinae	<i>Stenocephalum jucundum</i> (Gleason) H. Rob.	<i>Sten-jucundum</i>
	Piptocarphinae	<i>Critoniopsis uniflora</i> (Sch. Bip.) H. Rob.	<i>Crit-uniflora</i>
	Piptocarphinae	<i>Piptocarpha poeppigiana</i> (DC.) Baker	<i>Pipt-poeppigiana</i>
	Rolandrinae	<i>Spiracantha cornifolia</i> Kunth	<i>Spir-cornifolia</i>
	Vernoniinae	<i>Cyrtocymura scorpioides</i> (Lam.) H. Rob.	<i>Cyrt-scorpioides</i>
	Vernoniinae	<i>Vernonanthura patens</i> (Kunth) H. Rob.	<i>Vnt-patens</i>
	Vernoniinae	<i>Vernonia alamanii</i> DC.	<i>Ver-alamanii</i>
	Vernoniinae	<i>Vernonia bolleana</i> Sch. Bip.	<i>Ver-bolleana</i>
	Vernoniinae	<i>Vernonia lindheimeri</i> A. Gray & Engelm.	<i>Ver-lindheimeri</i>
	Interno	Leiboldiinae	<i>Bolanosa coulteri</i> A. Gray
Leiboldiinae		<i>Leiboldia guerreroana</i> (S.B. Jones) H. Rob.	<i>Lei-guerreroana</i>
Leiboldiinae		<i>Leiboldia serrata</i> (D. Don) Gleason	<i>Lei-serrata</i>
Leiboldiinae		<i>Lepidonia alba</i> Redonda-Martínez & E. Martínez	<i>Lnia-alba</i>
Leiboldiinae		<i>Lepidonia callilepis</i> (Gleason) H. Rob. & V.A. Funk	<i>Lnia-callilepis</i>
Leiboldiinae		<i>Lepidonia corae</i> (Standl. & Steyerm.) H. Rob. & V.A. Funk	<i>Lnia-corae</i>
Leiboldiinae		<i>Lepidonia jonesii</i> (B.L. Turner) H. Rob. & V.A. Funk	<i>Lnia-jonesii</i>
Leiboldiinae		<i>Lepidonia lankesteri</i> (S.F. Blake ex Standl.) H. Rob. & V.A. Funk	<i>Lnia-lankesteri</i>
Leiboldiinae		<i>Lepidonia mexicana</i> (Less.) H. Rob. & V.A. Funk	<i>Lnia-mexicana</i>
Leiboldiinae		<i>Lepidonia paleata</i> S.F. Blake	<i>Lnia-paleata</i>
Leiboldiinae		<i>Lepidonia salvinae</i> (Hemsl.) H. Rob. & V.A. Funk	<i>Lnia-salvinae</i>
Leiboldiinae		<i>Lepidonia wendtiana</i> (B.L. Turner) Redonda-Martínez & Villaseñor	<i>Lnia-wendtiana</i>
Leiboldiinae		<i>Stramentopappus congestiflorus</i> Redonda-Martínez & Villaseñor	<i>Stram-congestiflorus</i>
Leiboldiinae		<i>Stramentopappus pooleae</i> (B.L. Turner) H. Rob. & V.A. Funk	<i>Stram-pooleae</i>

Resultados

Se obtuvo un cladograma más parsimonioso con una longitud de 398 pasos, un índice de consistencia (IC) de 0.40 y un índice de retención (IR) de 0.56 (Figura 1). El análisis de parsimonia de matracá también generó un solo cladograma más parsimonioso con topología similar al obtenido con el método heurístico tradicional. La subtribu Leiboldiinae se resuelve como un grupo monofilético, soportado por seis sinapomorfias con el máximo soporte (100%), *Bolanosa* y *Leiboldia* son grupos monofiléticos con altos niveles de soporte y a su vez el grupo hermano de *Lepidonia* y *Stramentopappus*, que también son monofiléticos y tienen un alto nivel de soporte (Figuras 1-3). La subtribu Leiboldiinae está relacionada con los géneros *Harleya* (Lepidaploineae), *Centratherum* (Centratherinae) y *Piptocarpha* (Piptocarphinae). Los valores estadísticos de *jackknife* son ligeramente superiores con respecto a los de *bootstrap*, en ambos casos el valor de soporte para Leiboldiinae es de 100% y el de los géneros mayor a 60% (Figura 3).

El análisis de caracteres diagnósticos de Leiboldiinae (Robinson, 1999, 2007; Keeley y Robinson, 2009), en el cladograma más parsimonioso (figs. 4-21), permitió discernir entre sinapomorfias diagnósticas y putativas. Entre los caracteres que carecen de valor diagnóstico para Leiboldiinae porque se encuentran en taxones de otras subtribus, según los resultados de este análisis están: el indumento tomentoso en las ramas (carácter 3, Figura 4), el indumento tomentoso en la superficie abaxial de las hojas (carácter 10, Figura 5); las cabezuelas con flores numerosas (carácter 19, Figura 6); las cipselas prismáticas (carácter 45, Figura 15), 4-5 costilladas (carácter 46, Figura 16) y la ausencia de indumento en la cipsela (carácter 49, Figura 17). El vilano deciduo (carácter 42, Figura 13) es una sinapomorfía putativa de Leiboldiinae, pues es persistente en *Bolanosa*. El número cromosómico $n = 19$ (carácter 72, Figura 21) es exclusivo de Leiboldiinae, aunque se desconozca en la mayoría de los taxones de la subtribu. La presencia de glándulas tipo II en los filarios (carácter 27, Figura 10) también es exclusiva de Leiboldiinae, pero al estar ausentes en *L. guerreroana*, es una sinapomorfía putativa. La única sinapomorfía diagnóstica de la subtribu como es: la presencia de glándulas tipo III en la corola (carácter 31, Figura 11). En los géneros de Leiboldiinae, también se encontraron sinapomorfias diagnósticas, entre las que destacan, el ápice de los filarios ampliamente ovado-apiculado en *Lepidonia* (carácter 24, Figura 9); el vilano pajizo en *Lepidonia* y *Stramentopappus*, (carácter 43, Figura 14); el involucro 6-7 seriado, las cipselas obovadas y el vilano multiseriado en *Stramentopappus* (caracteres 21, 41 y 45, Figuras 8, 12 y 15) y la presencia de glándulas en la base de cipsela en *Leiboldia* (carácter 53, Figura 19). Aunque los idioblastos infundibuliformes son una sinapomorfía de *Leiboldia*, ésta es putativa, pues también se presentan en *Stramentopappus* (carácter 63, Figura 20).

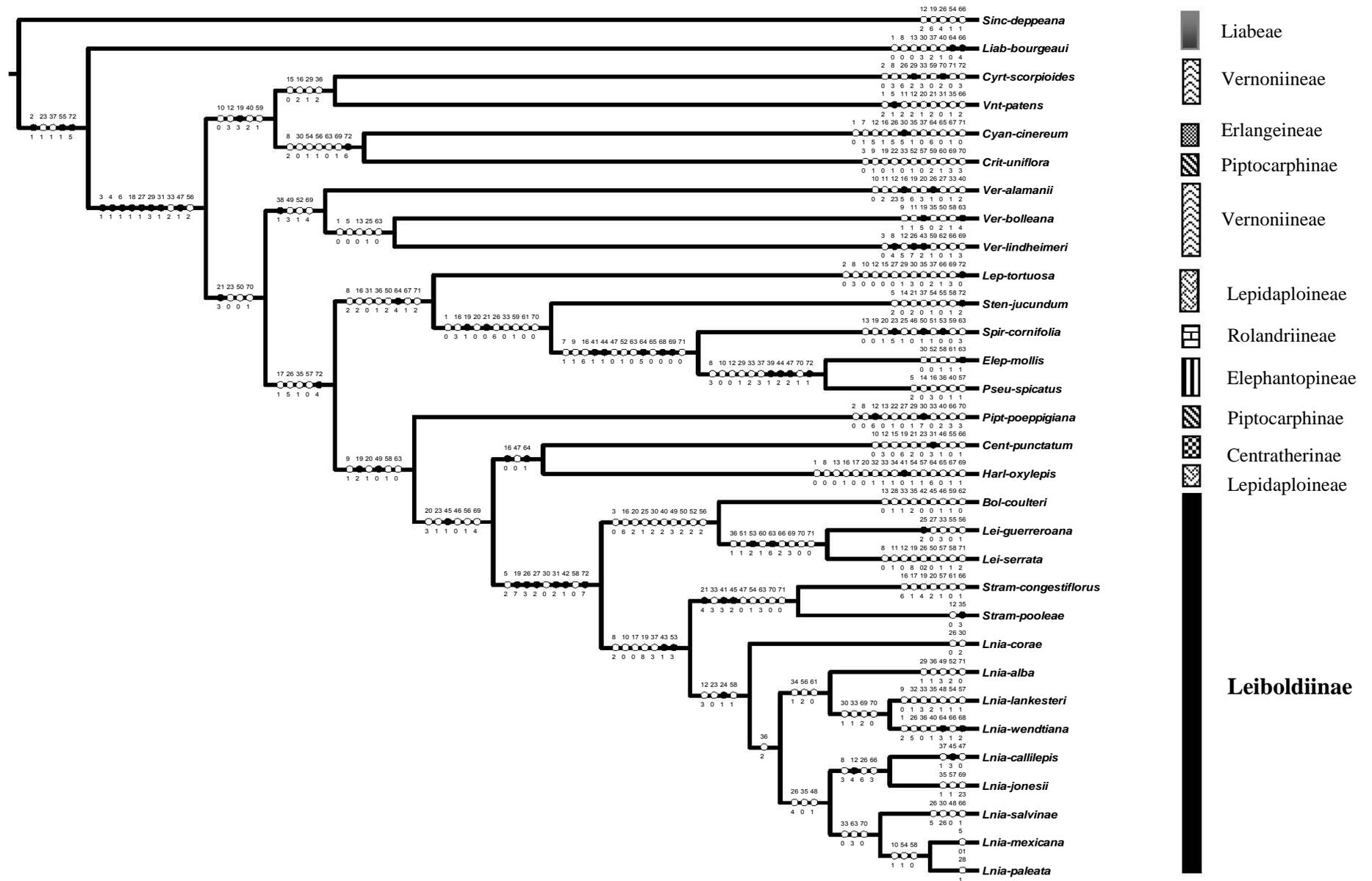


Figura 1. Cladograma más parsimonioso. Longitud (L) = 398 pasos, índice de consistencia (IC) = 0.40, índice de retención (IR) = 0.56. Las sinapomorfías se representan con círculos negros y las plesiomorfías con círculos blancos. Los números arriba de las ramas son los caracteres y los números debajo de las ramas representan los estados de carácter.

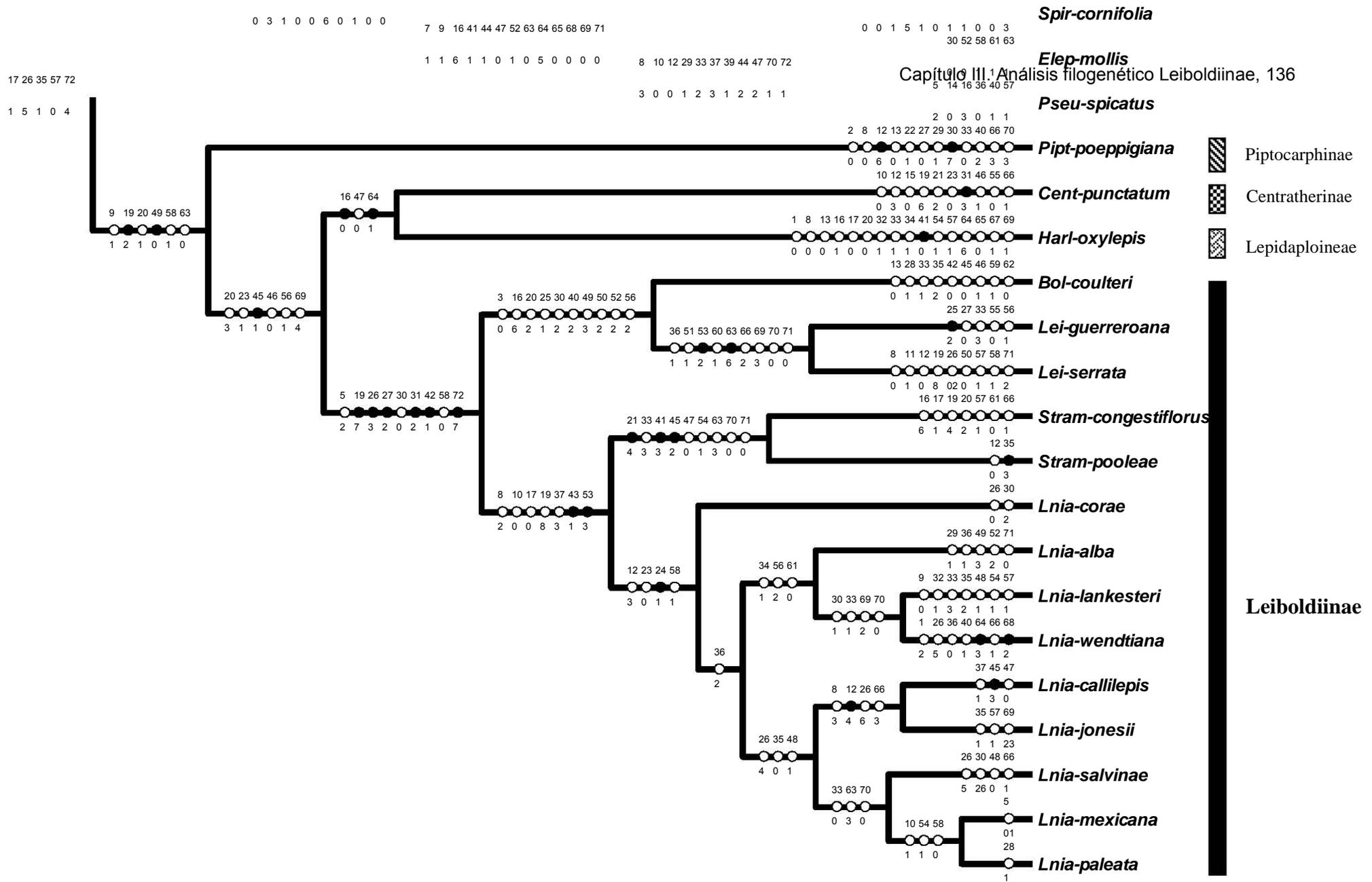


Figura 2. Detalle del cladograma más parsimonioso mostrando las relaciones filogenéticas de Leiboldiinae. Las sinapomorfías se representan con círculos negros y las simplesiomorfías con círculos blancos. Los números arriba de las ramas son los caracteres y los números debajo de las ramas representan los estados de carácter.

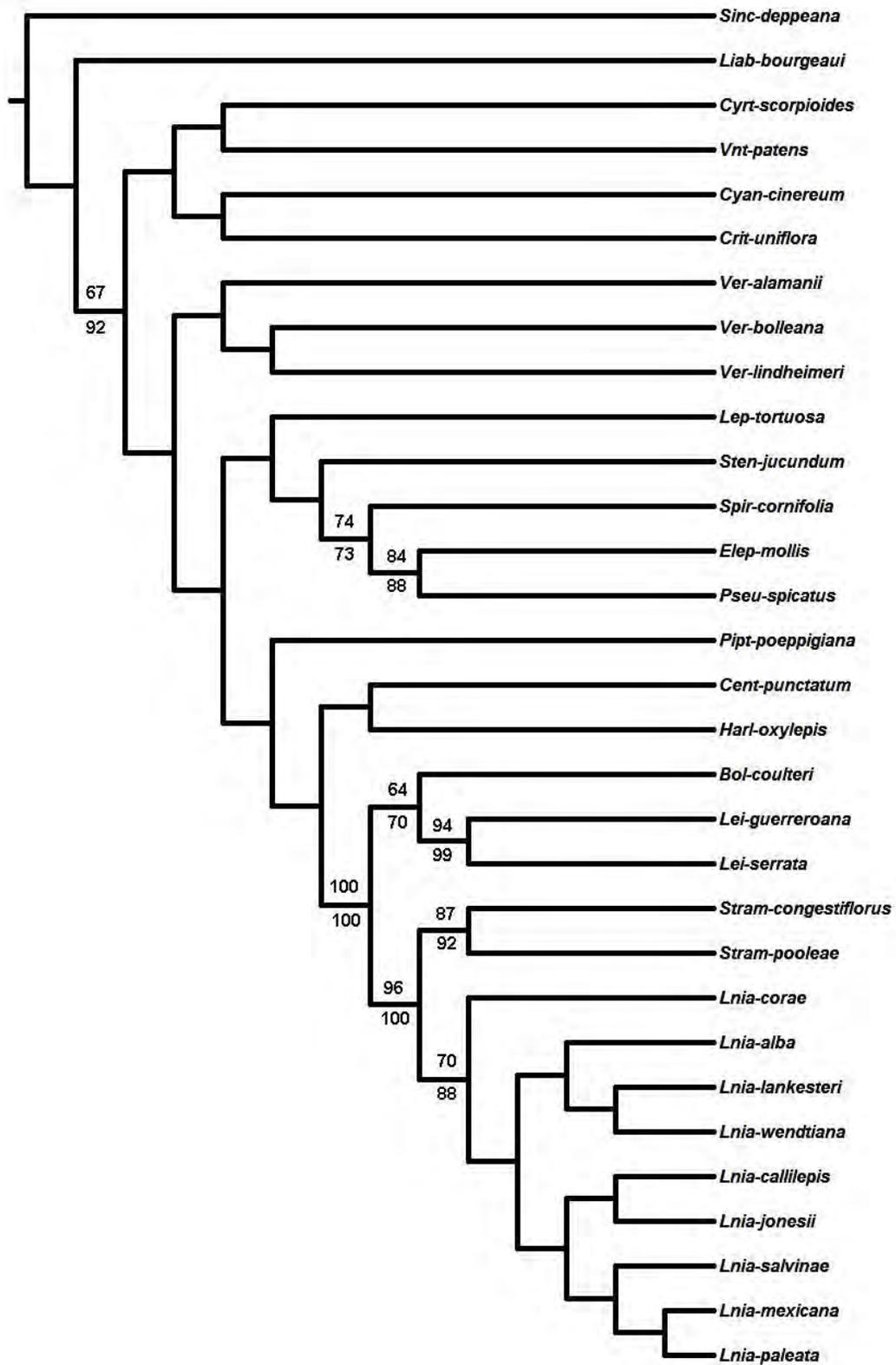


Figura 3. Cladograma con valores de soporte *bootstrap* (números arriba de las ramas) y *jackknife* (números debajo de las ramas).

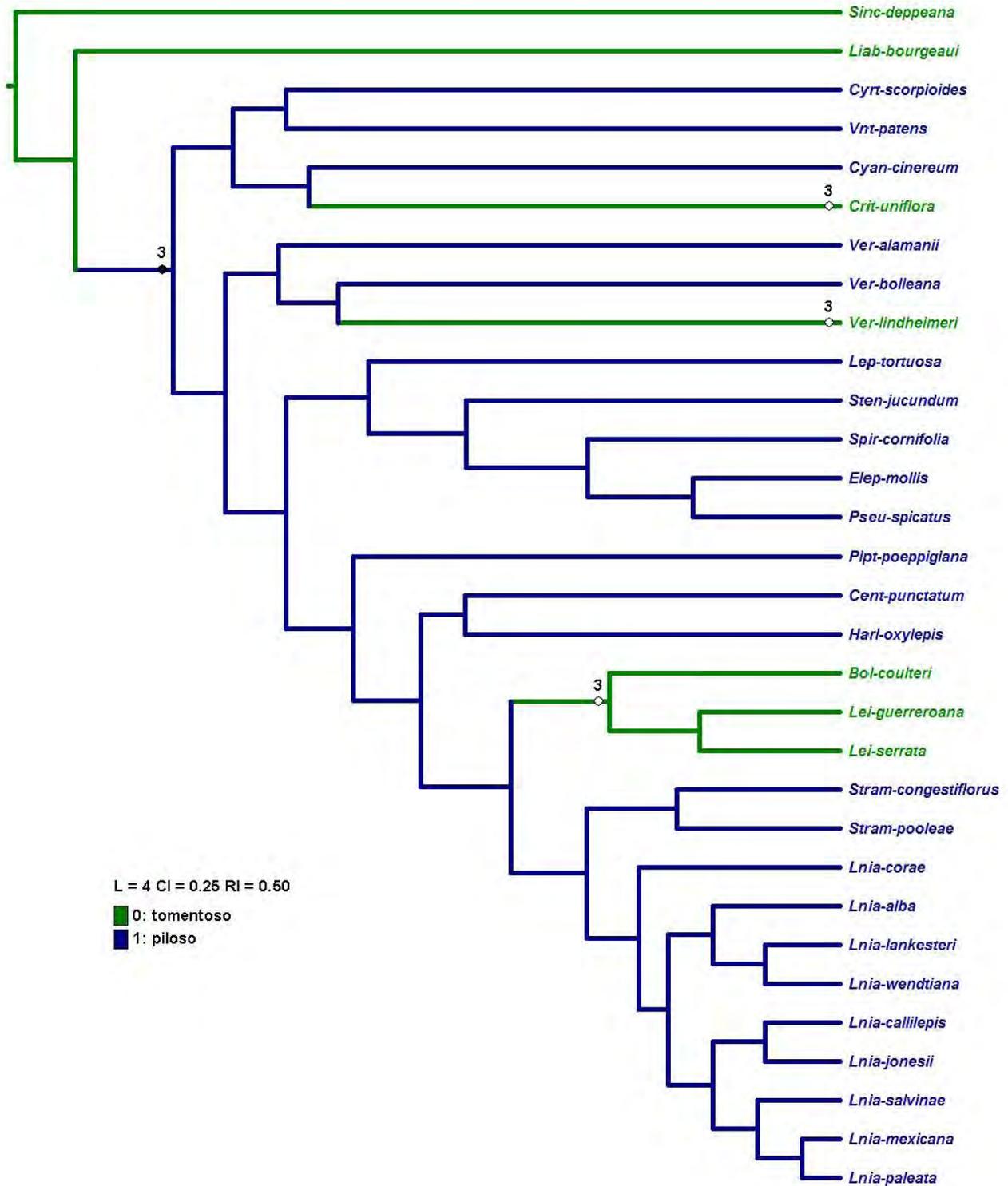


Figura 4. Análisis del carácter 3. Tipo de indumento en las ramas. Los colores de las ramas representan los estados de carácter. El círculo negro representa la sinapomorfía de Vernonieae y los blancos las plesiomorfías.

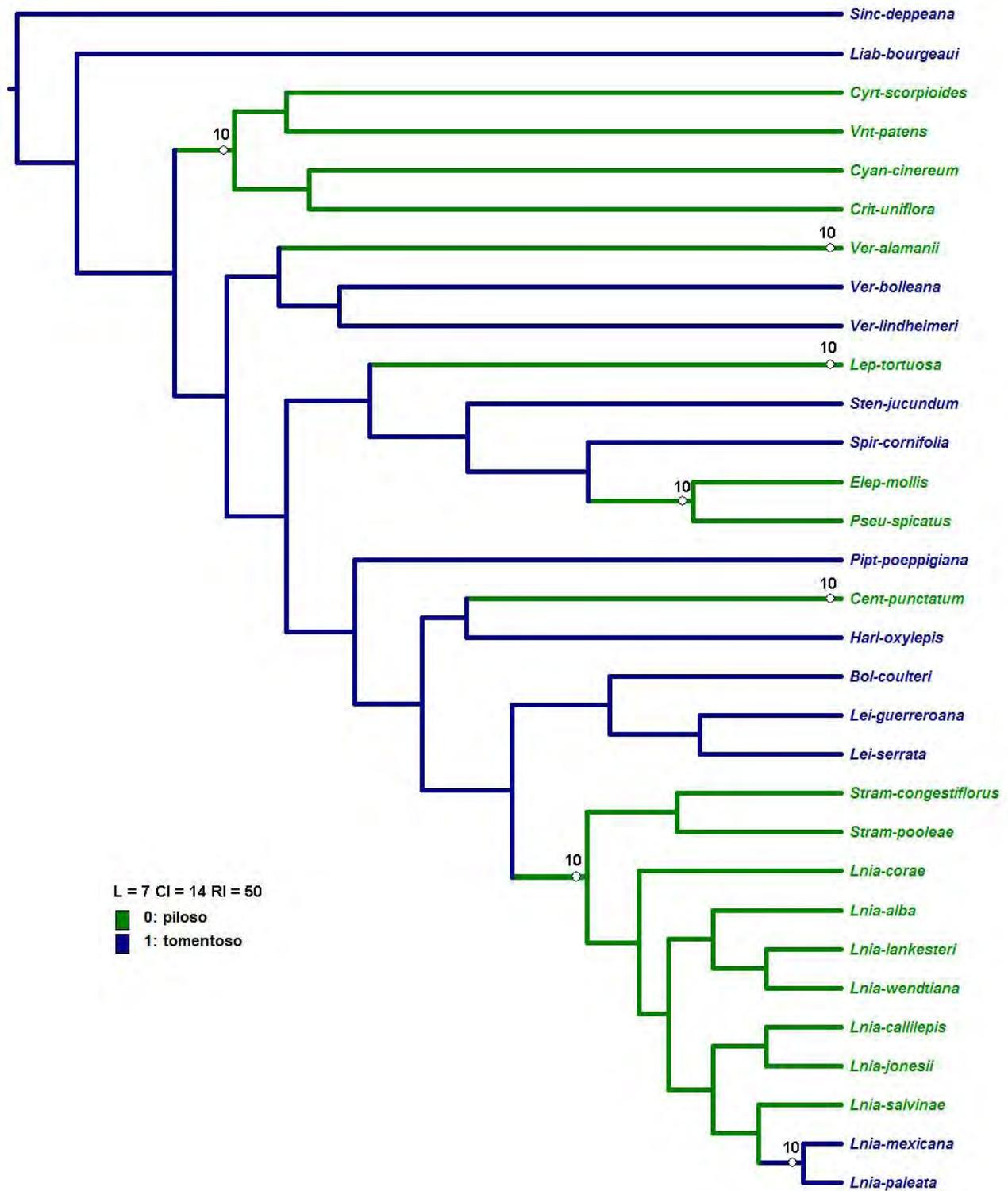


Figura 5. Análisis del carácter 10. Tipo de indumento en la superficie adaxial de las hojas. Cada color de las ramas del cladograma representa un estado de carácter. Los círculos blancos representan simple simorfias.

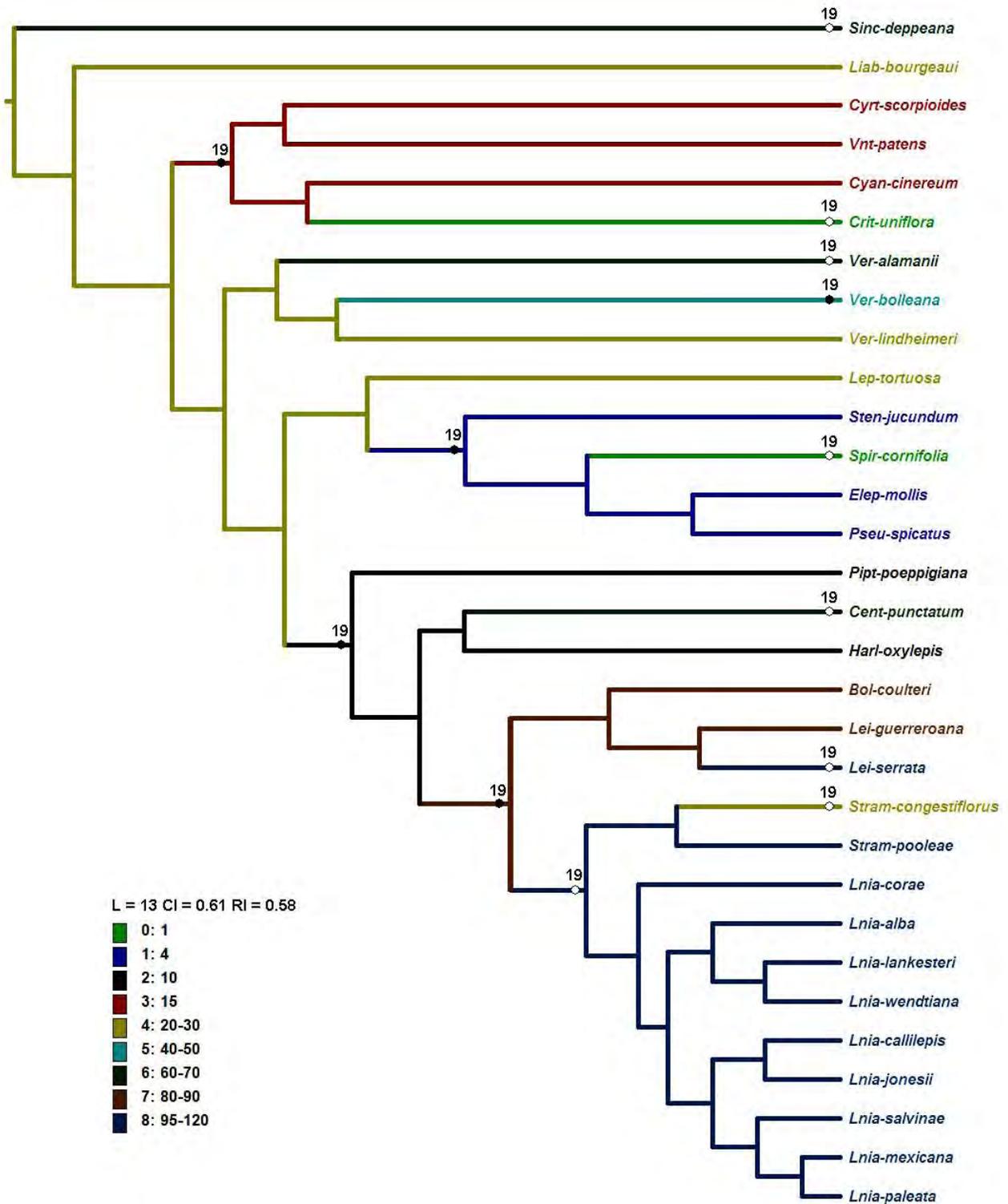


Figura 6. Análisis del carácter 19. Número de flores por cabezuela. Los colores de las ramas representan los estados de carácter. El círculo negro representa sinapomorfías y una autapomorfía en *Ver-bolleana*, y los blancos simplesiomorfías.

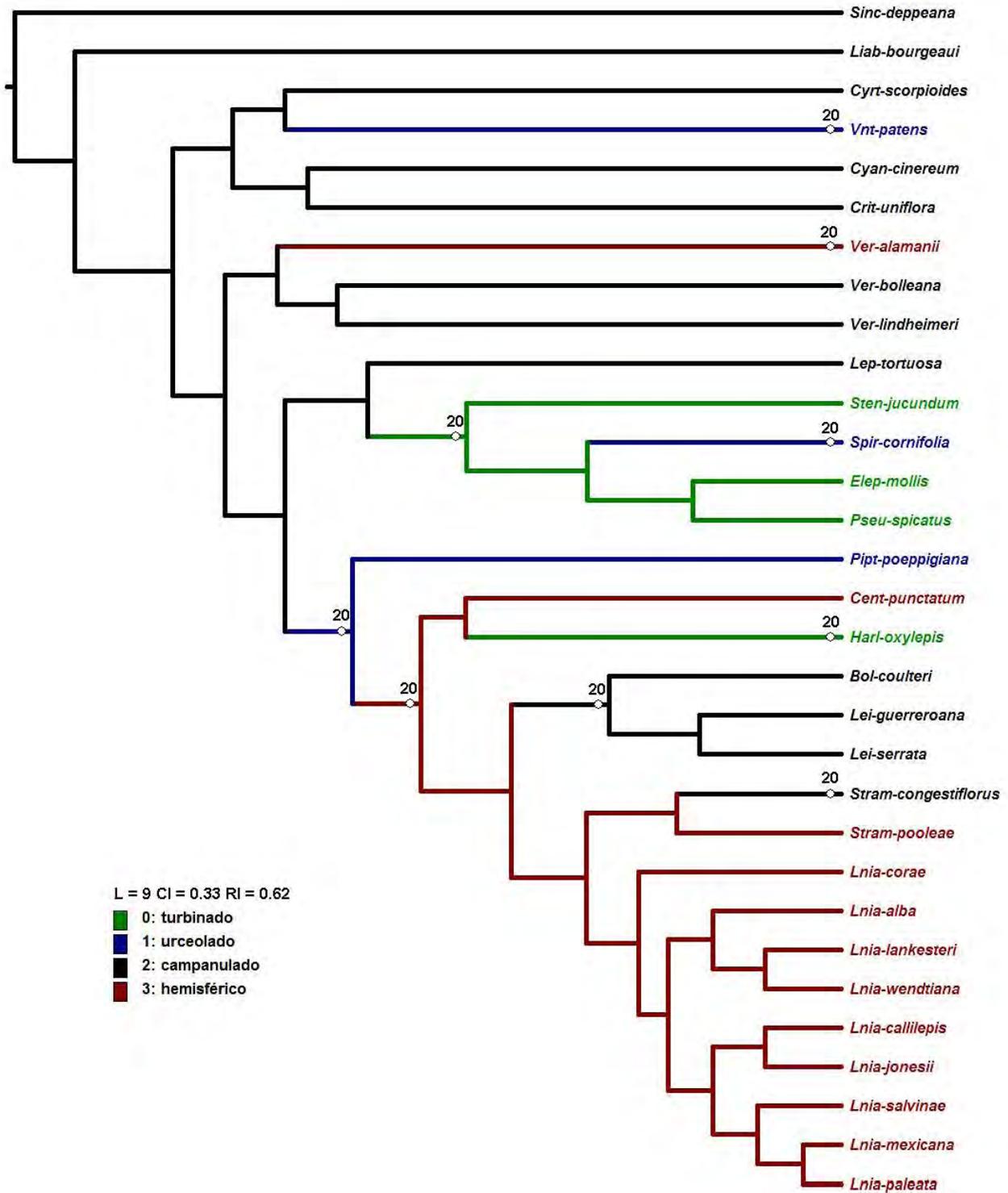


Figura 7. Análisis del carácter 20. Forma del involucre. Los colores de las ramas representan los estados de carácter. Los círculos blancos representan simplesiomorfías.

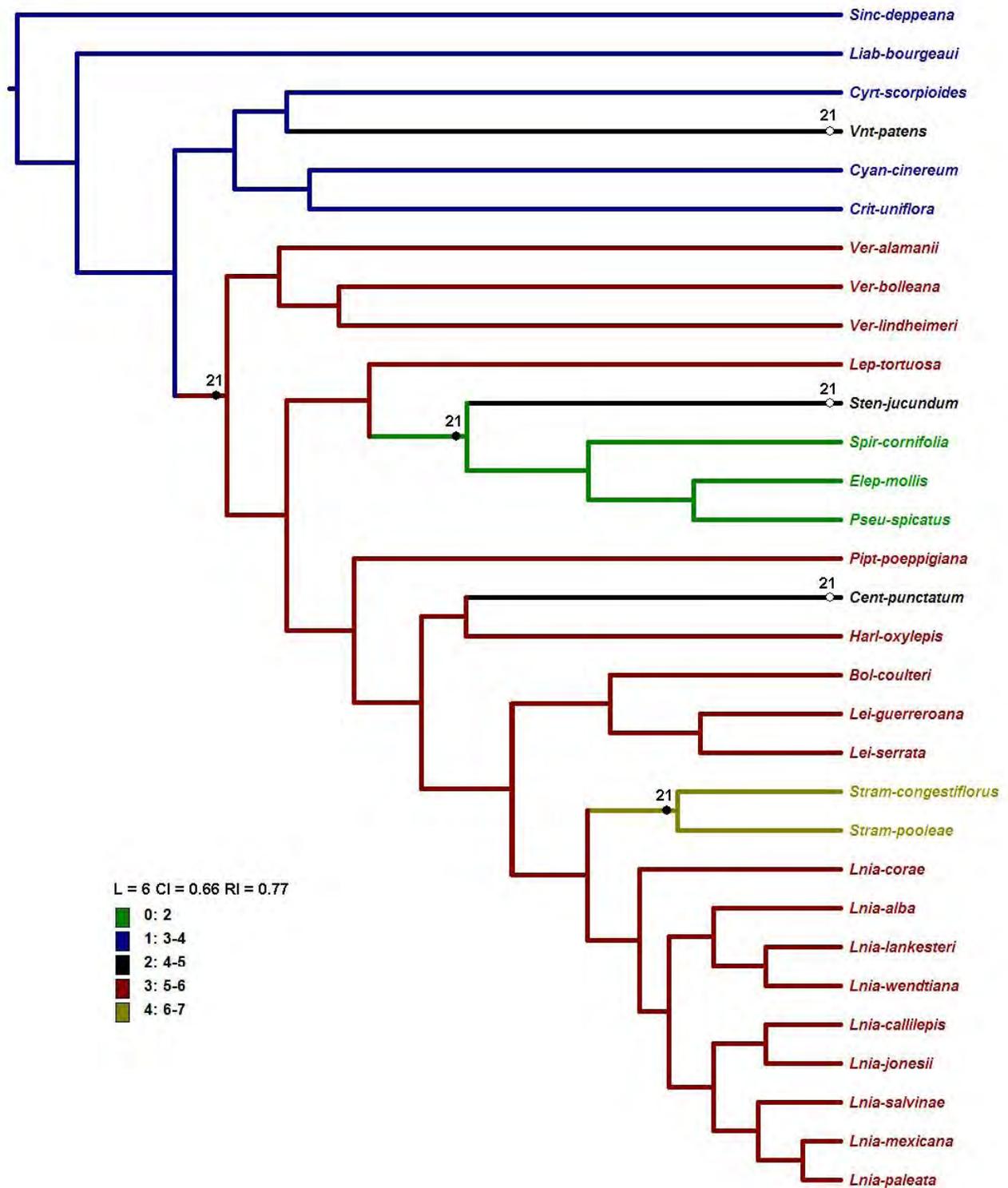


Figura 8. Análisis del carácter 21. Número de series del involucre. Los colores de las ramas representan los estados de carácter. Los círculos negros representan sinapomorfías para *Stramentopappus*; el grupo formado por *S. cornifolia*, *E. mollis* y *P. scpicatus*, y los blancos son simplesiomorfías.

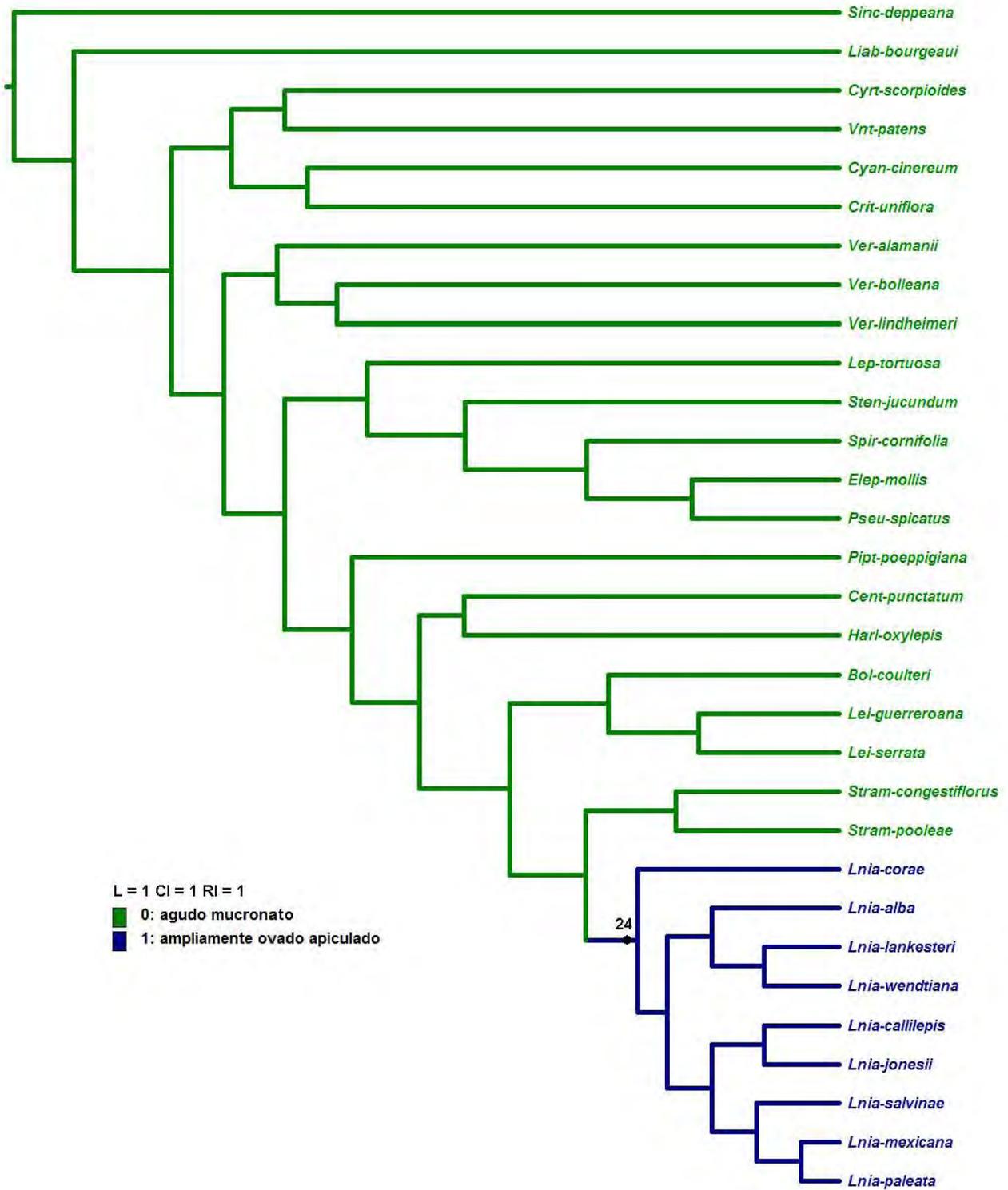


Figura 9. Análisis del carácter 24. Forma del ápice de los filarios. Los colores de las ramas representan los estados de carácter. El círculo negro representa la sinapomorfía de *Lepidonia*.

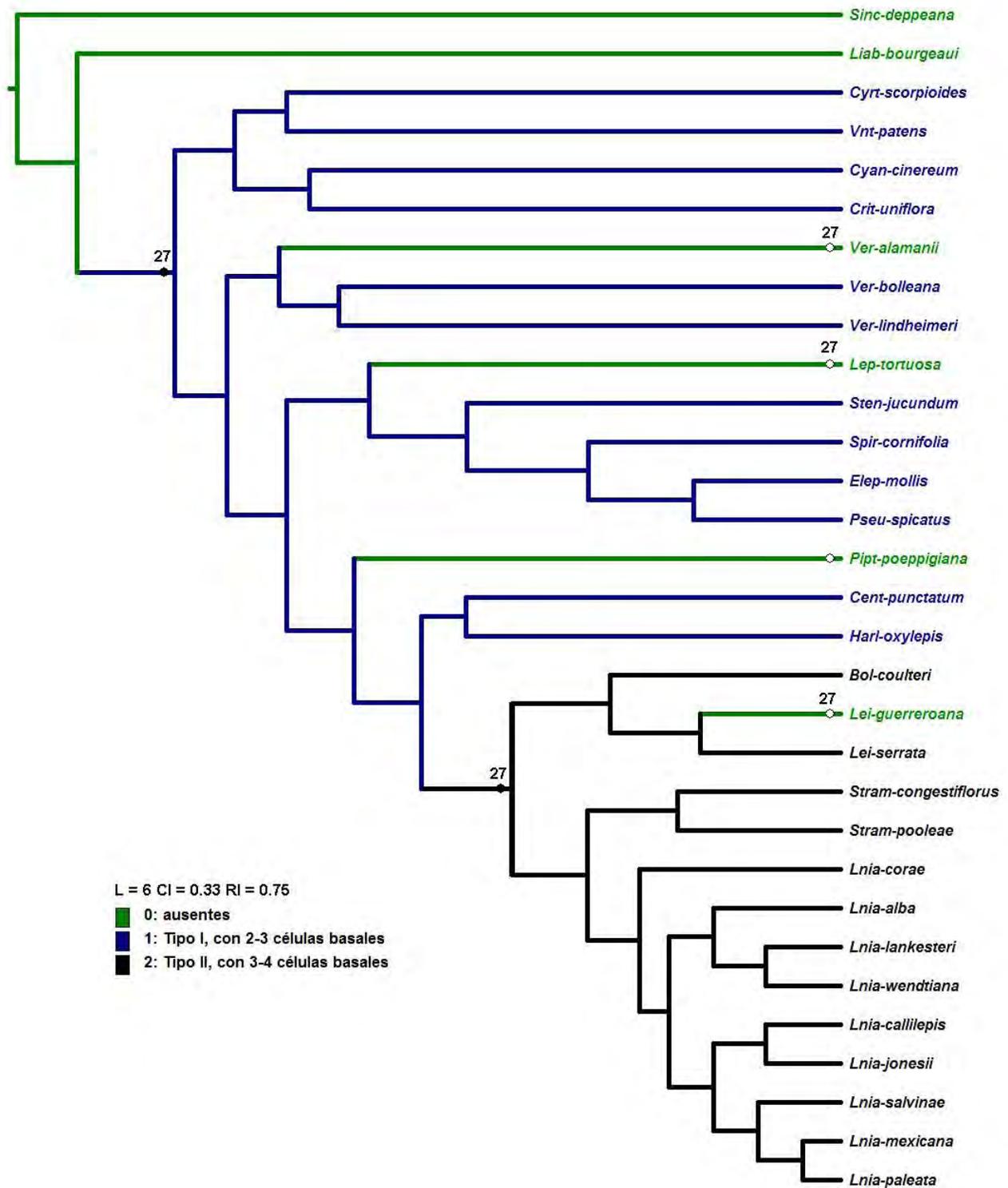


Figura 10. Análisis del carácter 27. Presencia y tipo de glándulas en los filarios. Los colores de las ramas representan los estados de carácter. Los círculos negros representan sinapomorfías para Vernoniaceae y Leiboldiinae, respectivamente; los blancos son simplesiomorfías.

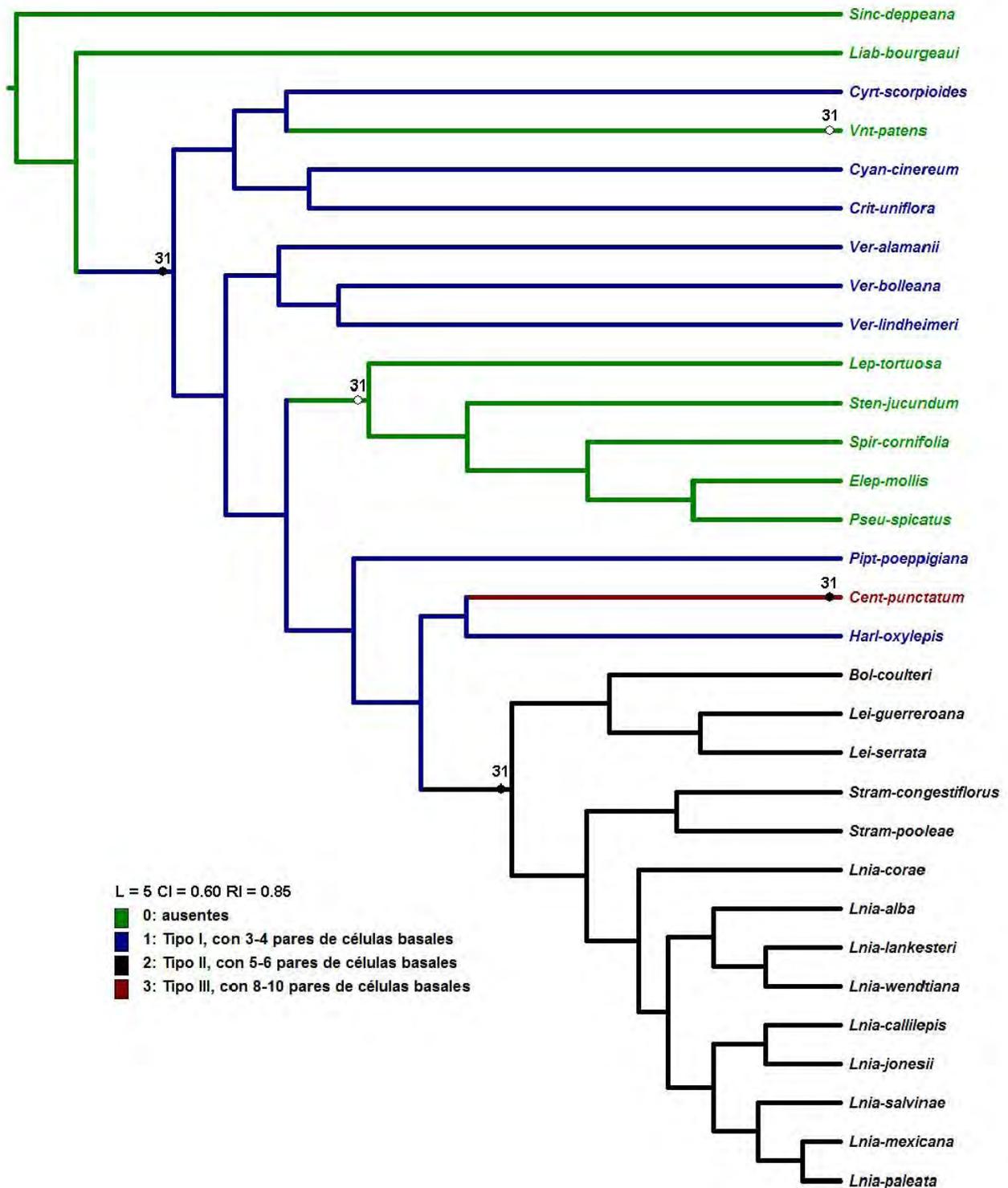


Figura 11. Análisis del carácter 31. Presencia y tipo de glándulas en la corola. Los colores de las ramas representan los estados de carácter. Los círculos negros representan una sinapomorfía de Leiboldiinae y una autapomorfía en *C. punctatum*; los blancos son simplesiomorfías.

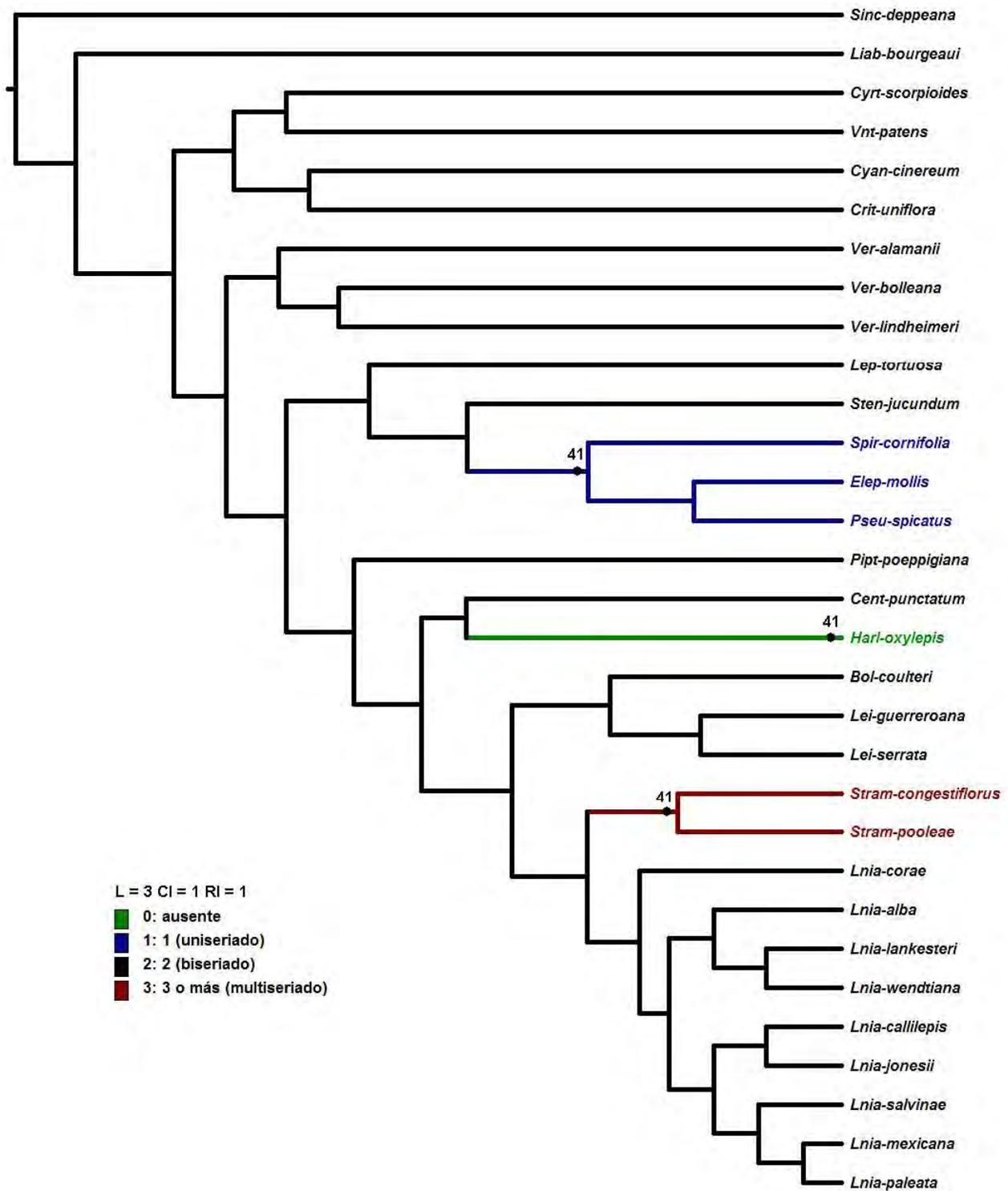


Figura 12. Análisis del carácter 41. Número de series del vilano. Los colores de las ramas representan los estados de carácter. Los círculos negros representan sinapomorfías para *Stramentopappus*; el grupo formado por *S. cornifolia*, *E. mollis* y *P.scpicatus*, y una autapomorfía para *H. oxylepis*; los círculos blancos son simplesiomorfías.

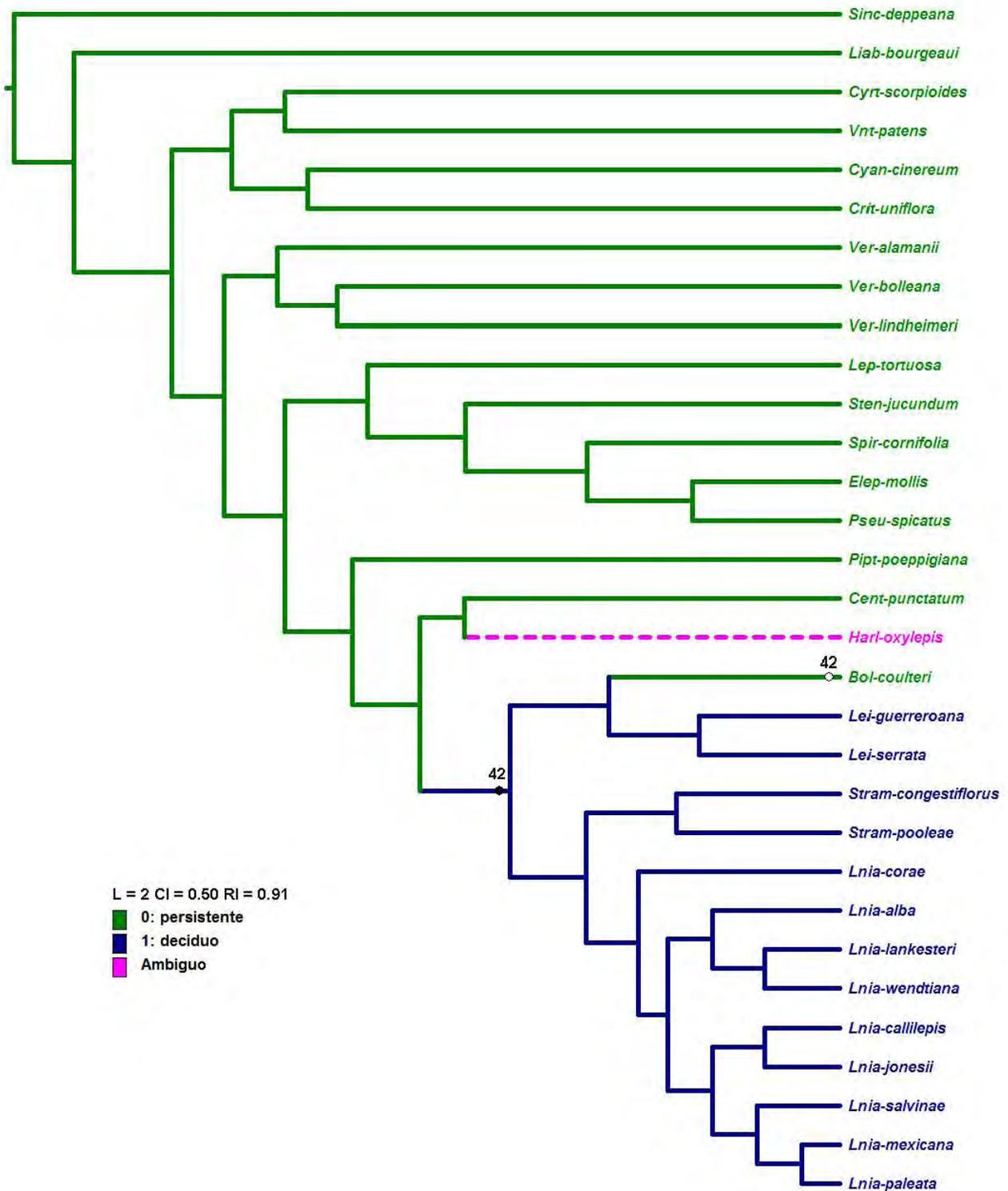


Figura 13. Análisis del carácter 42. Duración del vilano. Los colores de las ramas representan los estados de carácter. El círculo negro representa la sinapomorfía de Leiboldiinae s.s., el blanco una plesiomorfía en *B. coulteri*. La ausencia de vilano se optimiza como ambigüedad en *H. oxylepis*.

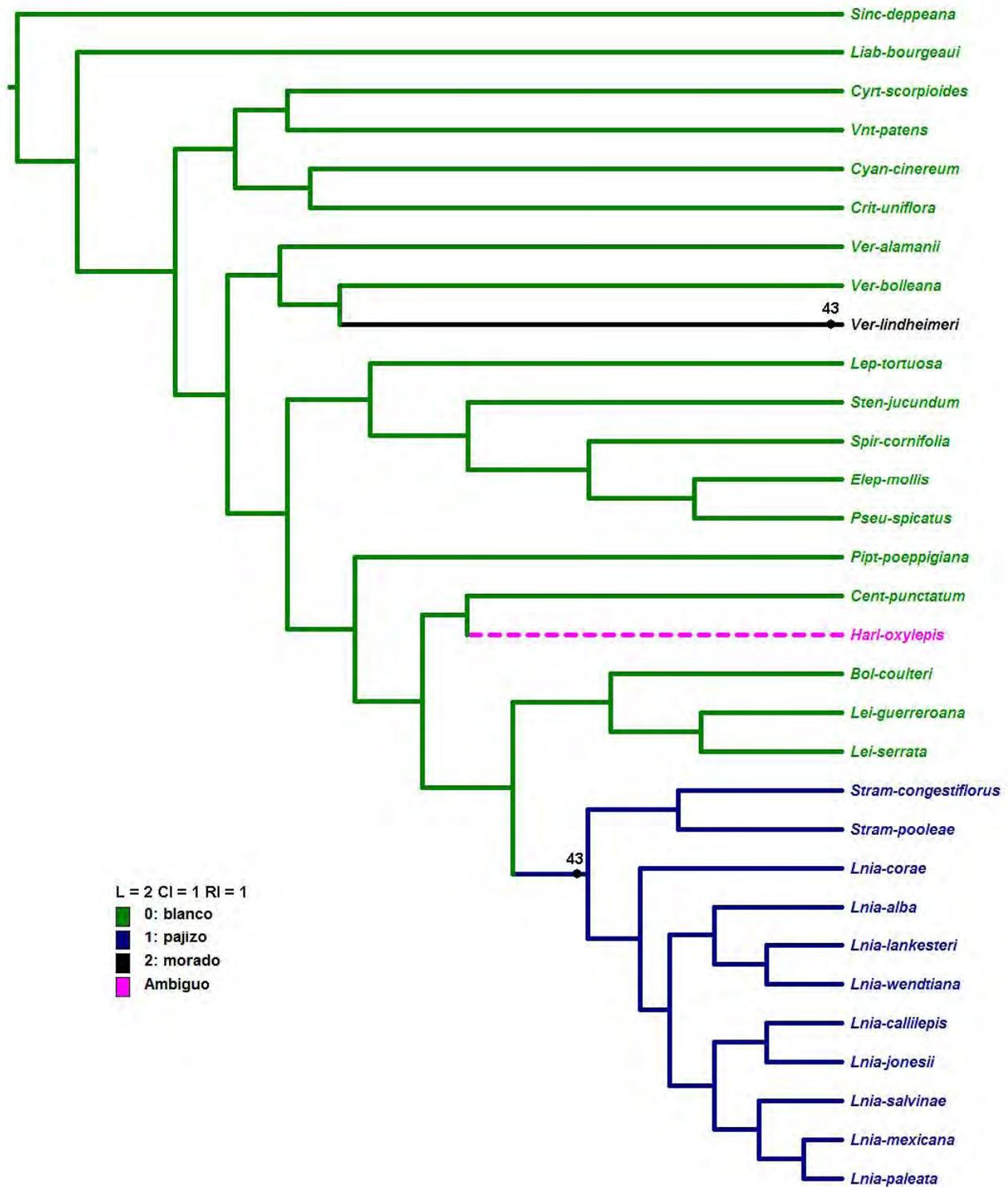


Figura 14. Análisis del carácter 43. Color del vilano. Los colores de las ramas representan los estados de carácter. Los círculos negros representan una sinapomorfía en el grupo formado por *Stramentopappus* y *Lepidonia*, y una autapomorfía para *V. lindheimeri*. La ausencia de vilano y por ende de color se optimiza como ambigüedad en *H. oxylepis*.

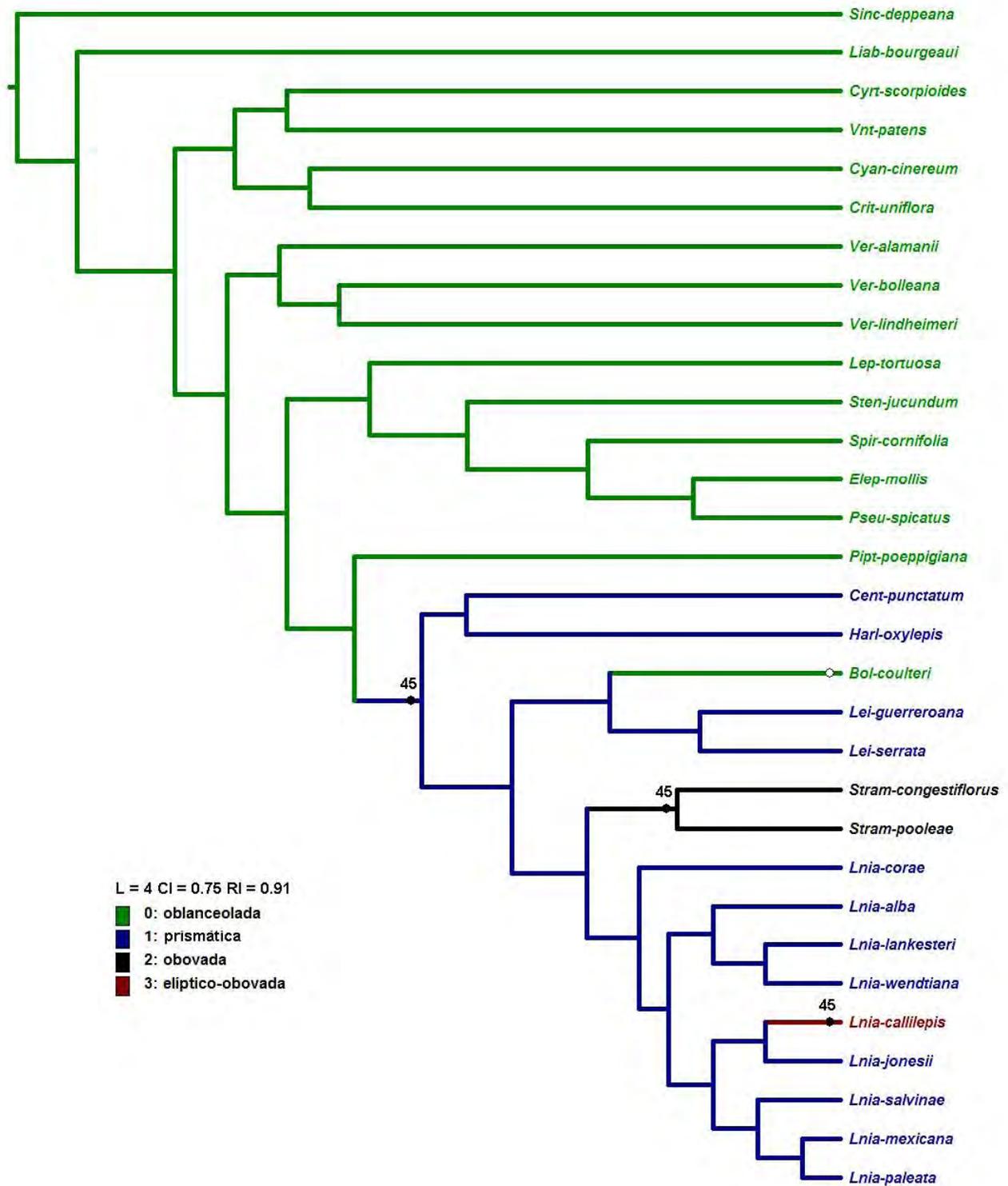


Figura 15. Análisis del carácter 45. Forma de la cipsela. Los colores de las ramas representan los estados de carácter. Los círculos negros representan una sinapomorfía de *Stramentopappus* y una autapomorfía en *L. callilepis*; los blancos son simplesiomorfías.

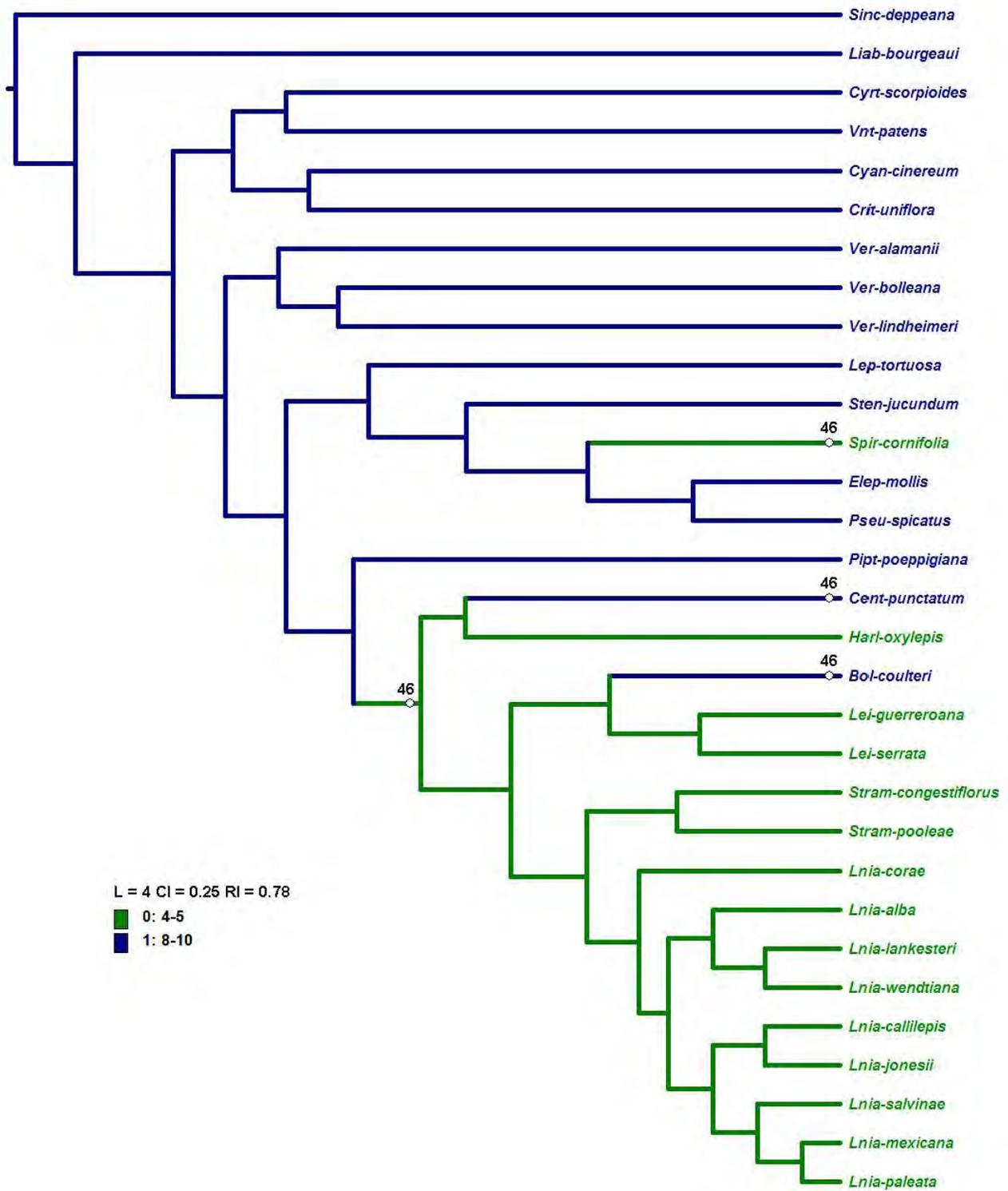


Figura 16. Análisis del carácter 46. Número de costillas en la cipsela. Los colores de las ramas representan los estados de carácter. Los círculos blancos representan las simplesiomorfías.

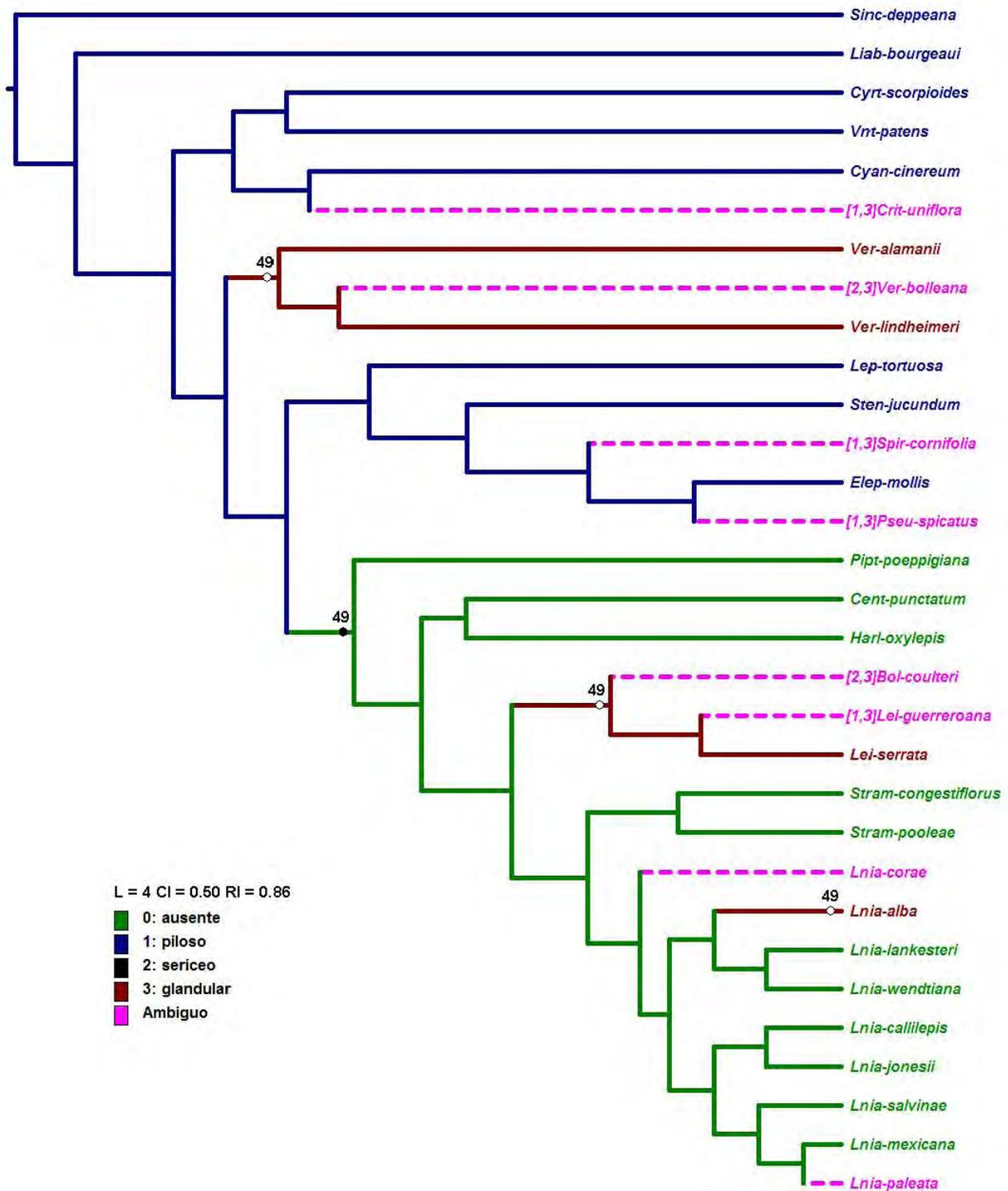


Figura 17. Análisis del carácter 49. Tipo de indumento en la cipsela. Los colores de las ramas representan los estados de carácter. El círculo negro representa una sinapomorfía y los blancos simplesiomorfías. Cuando la cipsela presenta dos tipos de indumento o se desconoce cómo es (*L. corae*, *L. paleata*), el carácter se optimiza como ambiguo.

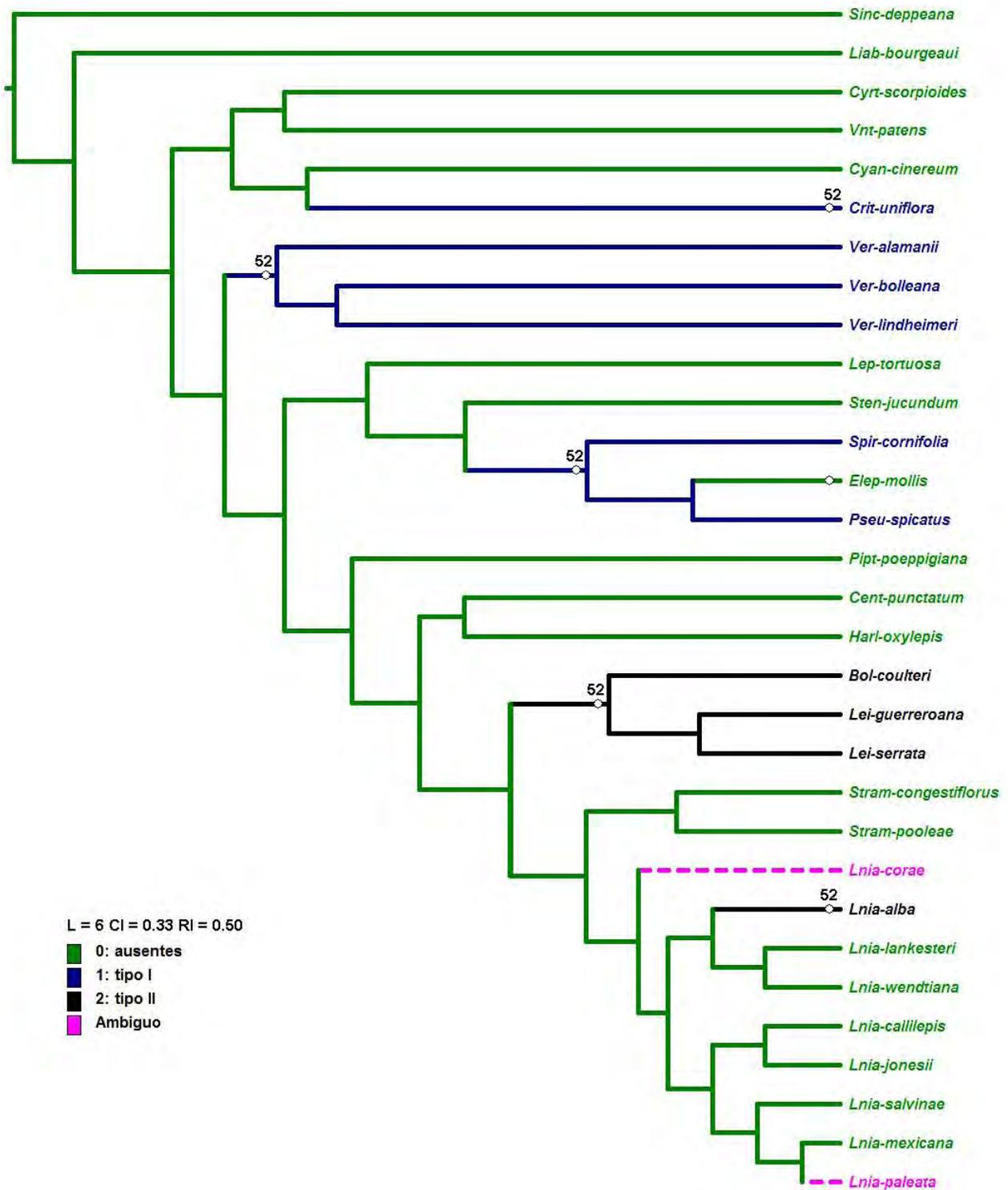


Figura 18. Análisis del carácter 52. Presencia y tipo de glándulas en la cipsela. Los colores de las ramas representan los estados de carácter. El círculo negro representa la sinapomorfía y los blancos las simplesiomorfías.

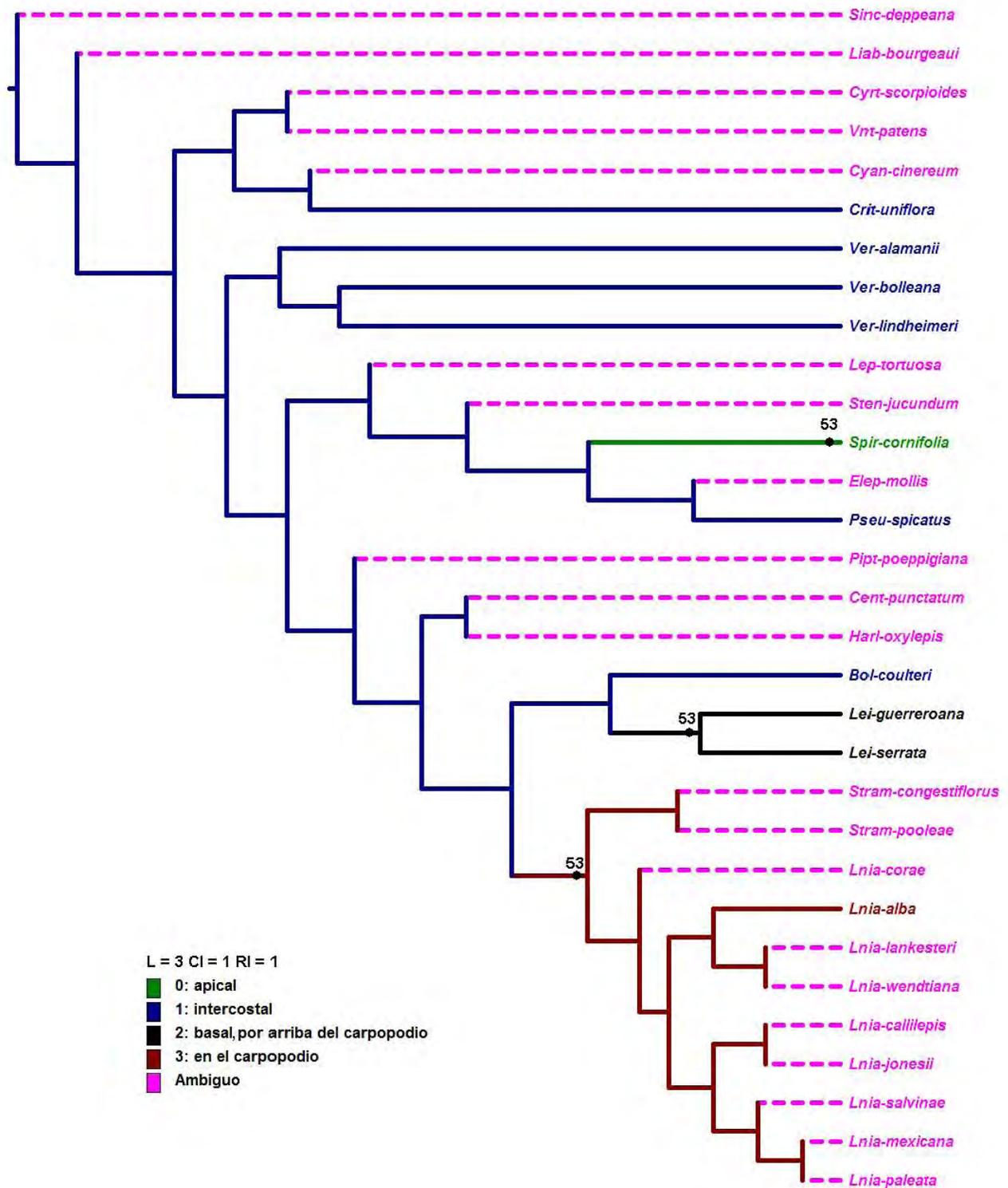


Figura 19. Análisis del carácter 53. Posición de las glándulas en la cipsela. Los colores de las ramas representan los estados de carácter. Los círculos negros representan una sinapomorfía en *Leiboldia* y una autapomorfía en *S. cornifolia*. En las especies que carecen de glándulas, la optimización del carácter es ambiguo.

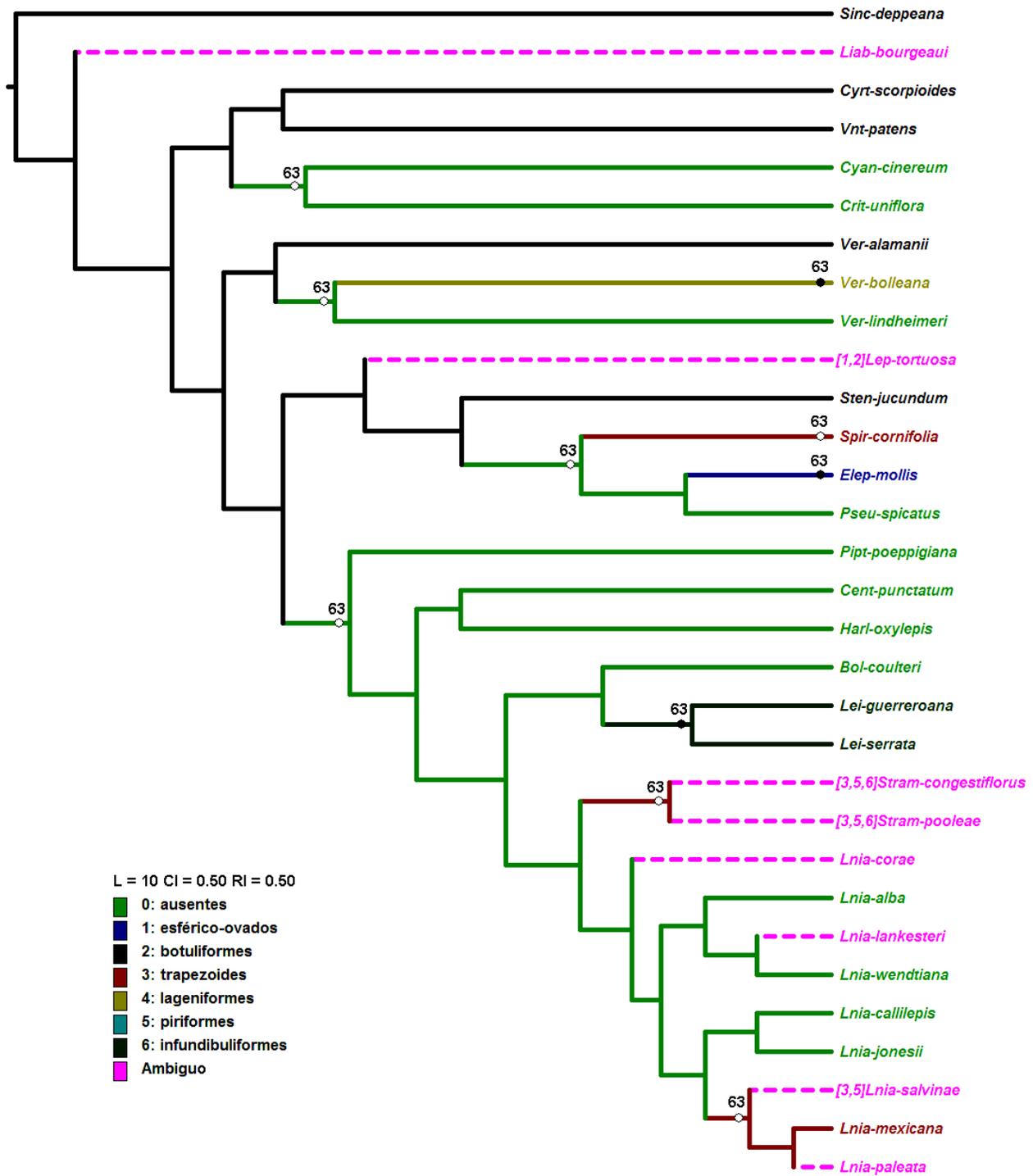


Figura 20. Análisis del carácter 63. Forma de los idioblastos. Los colores de las ramas representan los estados de carácter. Los círculos negros representan una sinapomorfía putativa en *Leiboldia* y autapomorfías en *V. bolleana* y *E. mollis*. Los blancos son simplesiomorfías. La presencia de dos o más tipos de idioblastos en la cipsela de una misma especie o el desconocimiento del carácter (*L. bourgeaui*, *L. corae*, *L. lankesteri* y *L. paleata*) se optimizan como ambiguos.

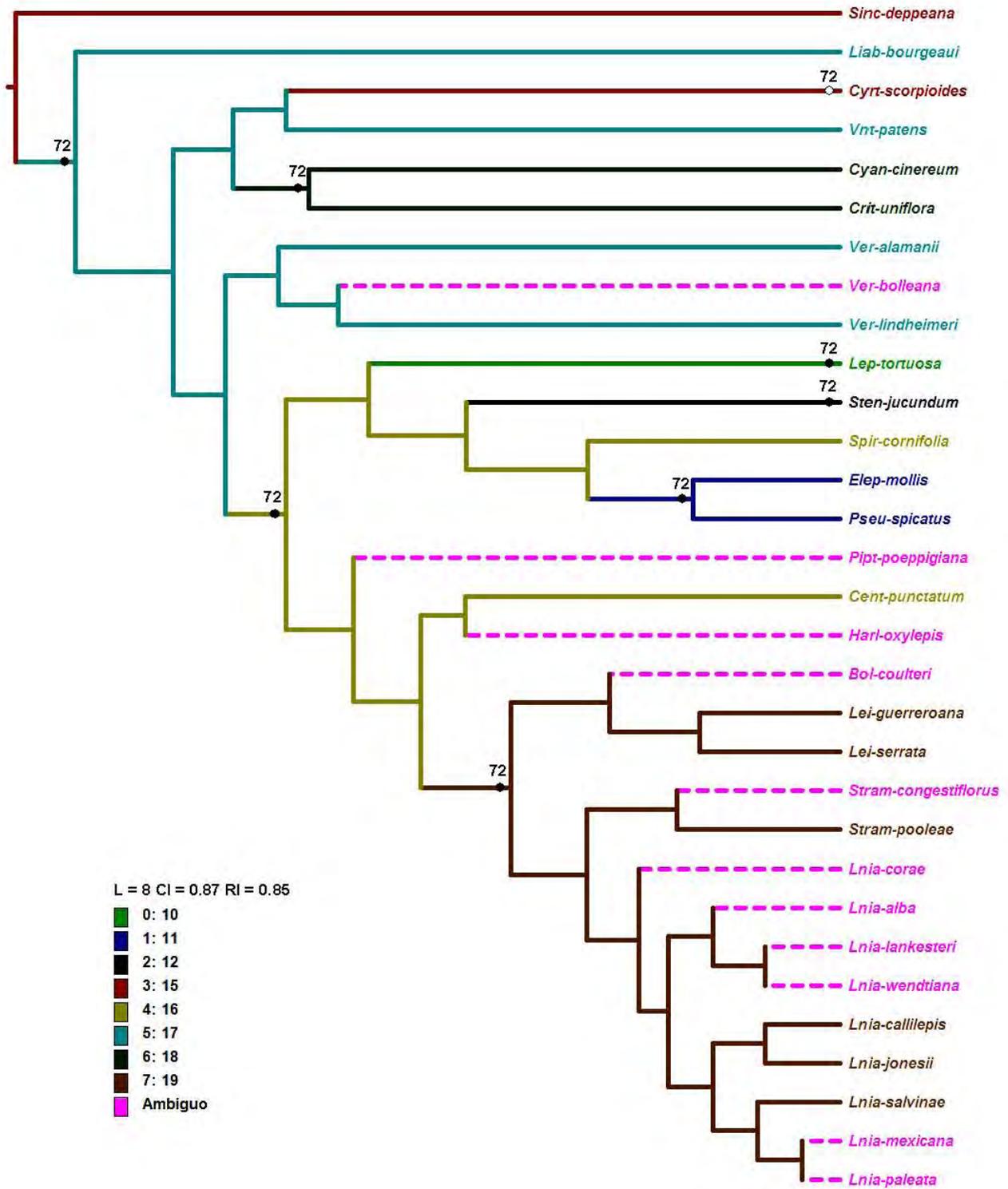


Figura 21. Análisis del carácter 72. Número cromosómico. Los colores de las ramas representan los estados de carácter. Los círculos negros representan sinapomorfías en *C. cinereum*, *C. uniflora*, *E. mollis* y *P. spicatus*; autapomorfías en *L. tortuosa* y *S. jucundum*. Los círculos blancos son simplisiomorfías. Los números cromosómicos desconocidos se optimizan como ambiguos.

Discusión

Los resultados del análisis muestran que la subtribu Leiboldiinae es un grupo monofilético. Las sinapomorfías que la sustentan son: las cabezuelas con más de 80 flores (19, 2); la presencia de tricomas flageliformes en los filarios (26, 3); la presencia de glándulas tipo II en los filarios (27, 2), y tipo III en los lóbulos de la corola (31, 2); el vilano deciduo (42, 1) y el número cromosómico $n = 19$ (72, 7). De estos seis caracteres compartidos, tres han sido considerados diagnósticos de la subtribu: cabezuelas con flores numerosas, vilano deciduo y número cromosómico $n = 19$ (Robinson, 1999). Sin embargo, las flores numerosas en las cabezuelas y el vilano deciduo, son sinapomorfías putativas, debido a las reversiones que ocurren en *S. congestiflorus* (cabezuelas con 20-30 flores) y *Bolanosa* (vilano persistente). Los tricomas flageliformes en los filarios también son una sinapomorfía putativa, pues no se encuentran en todos los miembros de Leiboldiinae. Debido al valor predictivo de los análisis cladísticos, el número cromosómico se considera diagnóstico, aunque no se conozca en todos los miembros del grupo. Las otras dos sinapomorfías (presencia de glándulas tipo II en los filarios y tipo III en los lóbulos de la corola), se describen y analizan aquí por primera vez, y como demuestran los resultados del análisis de caracteres, son sinapomorfías diagnósticas de Leiboldiinae, resaltando así la importancia taxonómica de los microcaracteres para reconocer taxones de Vernoniaceae a nivel subtribal.

Los cuatro géneros de Leiboldiinae son monofiléticos, *Bolanosa* y *Leiboldia* son grupos hermanos; aunque la relación de hermandad se sustenta por simplesiomorfías. Este parentesco no es de sorprender, dada la similitud morfológica de ambos géneros, con base en la cual se había planteado una relación cercana entre ambos taxones (Turner, 1981, 2007; Robinson, 1999). *Leiboldia* presenta dos sinapomorfías: glándulas tipo III en la base de la cipsela (53, 2) e idioblastos infundibuliformes (63, 6). Este último carácter también se encuentra en *Stramentopappus* mezclado con idioblastos de formas trapezoides y piriformes (Figura 20).

Como reportan Keeley et al. (2007) *Lepidonia* y *Stramentopappus* son grupos hermanos, la sinapomorfía que soporta esta relación es el vilano color pajizo (43, 1). La sinapomorfía de *Lepidonia* es el ápice de los filarios ampliamente ovado-apiculado (24, 1, Figura 9), la cual ya se había identificado como un carácter diagnóstico del género en otros trabajos (Jones, 1979b; Turner, 1981; Robinson y Funk, 1987). *Stramentopappus* presenta tres sinapomorfías: involucro 6-7-seriado (21, Figura 8), vilano 3-seriado (41, Figura 12) y cipselas obovadas (45, Figura 15), éste último reportado previamente como carácter diagnóstico del género (Redonda-Martínez y Villaseñor, 2014).

De acuerdo con esta hipótesis las relaciones filogenéticas de Leiboldiinae con otras subtribus, coinciden con estudios es los que se ha planteado una relación de este grupo con taxones africanos (Turner, 1981; Keeley y Turner, 1990; Keeley y Jansen, 1994; Keeley et al., 2007), en este caso con *C. punctatum*. El parentesco con Piptocarphinae, también se ha documentado previamente, Keeley et al., (2007) encontraron que Leiboldiinae está relacionada con *Eremosis* Gleason (= *Critoniopsis* Sch. Bip.) y *Stokesia* (Stokesiinae); en el cladograma obtenido en el presente estudio, la subtribu está cercanamente relacionada con *P. poeppigiana*. La relación entre Leiboldiinae y *H. oxylepis* (Lepidaploinae) aparentemente no ha sido reportada en otros trabajos, debido quizás a que este taxón no se ha incluido en estudios previos; la relación de *H. oxylepis* con Leiboldiinae, quizás se deba a que este taxón presenta algunos caracteres comunes en la subtribu, como son los tallos y el envés de las hojas con indumento

tomentoso, las cipselas prismáticas, 4-5 costilladas y glabras; todos ellos raros en Lepidaploinae (Keeley y Robinson, 2009).

Las relaciones filogenéticas de otras subtribus incluidas en este estudio son inciertas, debido quizás al muestreo selectivo de terminales. Sin embargo, se recuperaron algunas relaciones de parentesco reconocidas previamente, como la de *Elephantopus* Kunth (Elephantopinae) con *Lepidaploa* (Cass.) Cass. (Lepidaploinae) (Keeley y Jansen, 1994; Keeley et al., 2007), que se sustenta por dos simplesiomorfías: la ausencia de glándulas en la corola (31, Figura 12) y el téctum discontinuo (67). De igual forma, se recuperó la relación existente entre *Spiracantha* Kunth (Rolandriinae), *Elephantopus* y *Pseudelephantopus* Rohr (Elephantopinae) (Robinson, 2007). La cual está soportada por cuatro sinapomorfías: vilano 1-seriado (41, 1), polen tipo F (64, 5), endoaperturas redondas (66, 0) y espinas $\leq 1 \mu\text{m}$ (69, 0). Elephantopinae presenta tres sinapomorfías: tricomas prismáticos en la superficie interna del estigma (39, 1), vilano de aristas (44, 2) y carpopodio asimétrico (47, 2). Con excepción del vilano de aristas que ha sido mencionado como un carácter distintivo de *Elephantopus* y *Pseudelephantopus* (Cabrera, 1944; Rzedowski y Calderón de Rzedowski, 1995), los otros dos caracteres serían nuevas sinapomorfías para estos géneros y, a reserva de analizar más especies, podrían considerarse incluso características de Elephantopinae.

El análisis de caracteres resalta la importancia de incluir distintas fuentes de evidencia morfológica para recuperar relaciones genealógicas y, en primera instancia, algunos caracteres considerados diagnósticos para Leiboldiinae, no lo son. El indumento blanco, tomentoso en los tallos, se presenta solo en *Bolanosa* y *Leiboldia*, pero se encuentra también en *Critoniopsis uniflora*, *Vernonia bolleana* y *V. lindheimeri* (Figura 4), taxones del grupo externo y en el grupo externo funcional. Lo mismo ocurre con el indumento blanco, tomentoso del envés de las hojas, que en Leiboldiinae sólo está en *Bolanosa*, *Leiboldia*, *Lepidonia mexicana* y *Lepidonia paleata*; pero es común en la tribu Liabaeae, *V. bolleana*, *V. lindheimeri*, *Stenocephalum jucundum*, *Spiracantha cornifolia*, *Piptocarpha poeppigiana* y *Harleya oxylepis* (Figura 5). Aunque se ha supuesto una posible relación de *V. bolleana* con los miembros de Leiboldiinae (Turner, 2007), los resultados del análisis demuestran que, a pesar de compartir diversos caracteres, este taxón no forma parte de la subtribu. Con excepción de *Stramentopappus congestiflorus*, que tiene ca. 30 flores por cabezuela, las demás Leiboldiinae presentan más de 80 flores (Figura 6), pero no un número constante de 100-120 flores como propuso Robinson (1999). Al incluir a *Bolanosa* como parte de Leiboldiinae (Robinson, 2007; Keeley y Robinson, 2009), el vilano deciduo deja de ser un carácter distintivo para la subtribu, aunque continúa siéndolo para tres géneros (Figura 13). Esto también ocurre con las cipselas 4-5 costilladas, que también se encuentran en otros taxones de Vernonieae y en *Bolanosa* presentan 8-10 costillas (Figura 16). La ausencia de indumento en las cipselas fue otro carácter diagnóstico de Leiboldiinae (Robinson, 1999); sin embargo, en *Bolanosa* el indumento es seríceo y glandular, en *Leiboldia* se encontraron glándulas en la base por arriba del carpopodio, aunque el resto de la superficie es glabra y *Lepidonia alba* tiene glándulas en el carpopodio (Redonda-Martínez y Martínez-Salas, 2015) (Figuras 17-19). El número de cromosomas $n = 19$ distintivo de Leiboldiinae (Robinson, 1999), parece mantenerse como diagnóstico de la subtribu (72; Figura 21), a pesar de que sólo se conoce en algunas especies por lo que es necesario realizar conteos cromosómicos en las especies faltantes para corroborarlo.

Entre los caracteres que resultaron de importancia taxonómica para delimitar a Leiboldiinae, destacan la presencia de glándulas con 3-4 pares de células basales en los filarios

(27; Figura 10), y las glándulas con 5-6 pares de células basales en la corola (31; Figura 11), los cuales también se presentan en la cipsela de algunos taxones de la subtribu (Figura 18). Es importante señalar que en otros estudios se ha demostrado el potencial taxonómico de los tricomas para delimitar géneros o especies de Vernonieae (Hunter, 1967, Hunter y Austin, 1967, Faust y Jones, 1973; Jones, 1977, Narayana, 1979; Redonda-Martínez y Villaseñor, 2009), especialmente cuando se conjuntan con otras fuentes de evidencia. Otro carácter con potencial taxonómico en la subtribu puede ser la forma de los idioblastos en las cipselas (63, Figura 20), pues en las especies que los presentan son comunes los infundibuliformes, piriformes y trapezoides, aunque este último tipo también se observó en *S. cornifolia*. A pesar de ello, es necesario realizar estudios más detallados para verificar o descartar su presencia en los otros miembros de la subtribu. El involucro hemisférico (20, 3; Figura 7) es común en la mayoría de los miembros de Leiboldiinae, aunque es diagnóstico para la subtribu, podría considerarse como tal para *Lepidonia* y *S. pooleae* (Figura 7), esta forma también se presenta en *Centratherum* y quizás por ello este género esté relacionado con Leiboldiinae.

A nivel genérico los caracteres con mayor potencial taxonómico son: el número de series del involucro, que es 6-7 seriado en *Stramentopappus* (Figura 8); el ápice de los filarios ampliamente ovado-apiculado en *Lepidonia* (Figura 9), el número de series del vilano (Figura 12), que es 2-seriado en la mayoría de los taxones analizados, 1-seriado en *Elephantopus*, *Pseudelephantopus* y *Spiracantha*, 3-seriado en *Stramentopappus* y está ausente en *Harleya*. El vilano blanco es común en Vernonieae, pero el vilano pajizo es característico de *Lepidonia* y *Stramentopappus*, así como el morado lo es para *V. lindheimeri* (Figura 14). La forma de las cipselas (45) es un carácter diagnóstico para *Stramentopappus*, género en el que son obovadas (Redonda-Martínez y Villaseñor, 2014) y para *L. callilepis*, especie con cipselas elíptico-ovadas (Figura 15). La posición de las glándulas en la cipsela (52) también permite distinguir algunos taxones, en *Spiracantha* son apicales, basales en *Leiboldia* y están en el carpopodio de *L. alba* (Redonda-Martínez y Martínez-Salas, 2015 (Figura 19).

Los valores estadísticos de *jackknife* y *bootstrap*, son considerablemente altos y dado que ambos evalúan la estabilidad de los clados (Morrone, 2003), indican que con el conjunto de caracteres analizados, la monofilia de Leiboldiinae es bastante estable, a pesar de la homoplasia que presentan algunos caracteres morfológicos; además, coinciden con los valores de *bootstrap* reportados en un análisis realizado con datos moleculares (Keeley et al, 2007). Con este estudio se corrobora el potencial taxonómico de los caracteres morfológicos y en particular los microcaracteres, para clarificar relaciones de parentesco a nivel subtribal. Jones (1977) ya había propuesto que al conjuntar distintas fuentes de evidencia era posible esclarecer relaciones inciertas o delimitar taxones en la tribu Vernonieae.

Conclusiones

Los resultados muestran que los caracteres morfológicos son relevantes para esclarecer relaciones filogenéticas en Vernonieae. Asimismo, queda demostrado que varios de los caracteres, considerados previamente como diagnósticos de Leiboldiinae, han dejado de serlo, no sólo por la inclusión de *Bolanosa* en esta subtribu, sino porque éstos se encuentran en otros taxones de Vernonieae. Sin embargo, también es importante señalar que se han encontrado algunos microcaracteres que son exclusivos de los taxones de Leiboldiinae y pueden considerarse diagnósticos. Asimismo, se identificaron nuevos caracteres diagnósticos en los géneros de esta subtribu, como las cipselas obovadas en *Stramentopappus*, el indumento

seríceo y glandular en las cipselas de *Bolanosa*, la presencia de glándulas en la base de la cipsela por arriba del carpopodio en *Leiboldia* y los apéndices de los filarios ampliamente ovado-apiculados en *Lepidonia*. También queda demostrado que, a pesar de que *Vernonia bolleana* comparte varios caracteres con Leiboldiinae, este taxón no forma parte de la subtribu.

Apéndice 1. Descripción de caracteres y estados de carácter

1. Hábito: hierbas = 0; arbustos = 1; árboles = 2. Las hierbas presentan órganos subterráneos y epigeos, de consistencia blanda por la ausencia de lignina; los arbustos son plantas leñosas que carecen de un tronco definido porque ramifican desde la base y los árboles son plantas leñosas que presentan un eje principal definido y ramifican a la altura de la cruz donde surge la copa (Font Quer, 2001).

2. Forma de crecimiento: escandente = 0; erecta = 1. Las plantas escandentes utilizan zarcillos para adherirse a otras plantas o algún objeto que les permita ascender. Las plantas erectas presentan un tallo en posición vertical o próximo a la vertical, desde el comienzo de su desarrollo (Font Quer, 2001).

3. Indumento ramas: tomentoso = 0; piloso = 1. El indumento tomentoso presenta tricomas filiformes, unicelulares, entrelazados y muy juntos; el indumento piloso está constituido por tricomas frecuentemente multicelulares uniseriados, esparcidos en los tallos.

4. Filotaxia: opuesta = 0; alterna = 1. Las hojas opuestas se encuentran en los nudos de dos en dos, una frente a la otra. Las hojas alternas se localizan en los nudos a distinto nivel.

5. Forma hojas: lineares = 0; lanceoladas = 1; elípticas = 2; ovadas = 3. Las hojas lineares presentan láminas prolongadas y angostas (de 1 cm o menos ancho). Las hojas lanceoladas son anchas en la base y se atenúan hacia el ápice, siendo cuatro veces más largas que anchas (Moraes, 2003). Las hojas elípticas tienen forma de elipse, siendo la parte central más ancha respecto a las zonas basal y apical. Las hojas ovadas son similares a un huevo, de tal manera que la parte más ancha corresponde a la base y la angosta al ápice (Font Quer, 2001).

6. Tipo nervadura: acródroma = 0; semicraspedódroma = 1. La nervadura acródroma presenta dos o más nervios primarios que se arquean y convergen en el ápice de la hoja. La nervadura semicraspedódroma es un tipo de nervadura pinnada, con un nervio primario y nervios secundarios, que se ramifican cerca del margen; una ramificación termina en el margen y la otra forma un arco con el siguiente nervio (Flores-Vindas, 1999).

7. Tipo de hojas considerando la posición de los estomas: hipoestomáticas = 0; anfiestomáticas = 1. Las hojas hipoestomáticas tienen estomas únicamente en la superficie abaxial y las hojas anfiestomáticas presentan estomas en ambas superficies foliares (Flores-Vindas, 1999).

8. Presencia y tipo de tricomas eglandulares en la superficie adaxial de las hojas: ausentes = 0; uniseriados con la célula apical roma = 1; uniseriados con la célula apical subulada = 2; uniseriados con la célula apical acicular = 3; en forma de T = 4. Los tricomas uniseriados están compuestos por varias células dispuestas en una serie, siendo la célula apical de forma distinta a las que forman la base. En el haz de las hojas se distinguen tres tipos; el primero tiene 8-12 células basales con la célula apical roma, de igual tamaño que las células basales. El segundo tipo, presenta 2-8 células basales, cortas, con una célula apical subulada de igual longitud que el conjunto de células basales, ocasionalmente, la célula apical puede ser 2-4 veces más larga que la base. El tercer tipo tiene 2-3 células basales, cortas, con una célula

apical acicular 6-10 veces más larga, respecto al conjunto de células basales. Los tricomas en forma de T están constituidos por 5-6 células basales, cortas, de igual longitud y una célula apical transversal, fusionada con las células basales en la parte media.

9. Presencia de tricomas glandulares en la superficie adaxial de las hojas: ausentes = 0; presentes = 1. Estos tricomas glandulares presentan 2-3 pares de células rectangulares en la base y un par de células globosas apicales.

10. Tipo de indumento en la superficie abaxial de las hojas: piloso = 0; tomentoso = 1. El indumento tomentoso de la superficie abaxial está compuesto por tricomas filiformes, flageliformes o en forma de T, muy juntos y entrelazados, mientras que, el indumento piloso está constituido por tricomas frecuentemente multicelulares uniseriados, entrelazados o esparcidos.

11. Presencia y tipo de tricomas eglandulares unicelulares en la superficie abaxial de las hojas: ausentes = 0; filiformes = 1; lageniformes = 2. Los tricomas filiformes son muy delgados y largos similares a hebras de hilo. Los tricomas lageniformes tiene forma ovoide-alargada, uno de los extremos está ensanchado y el otro es agudo.

12. Presencia y tipo de tricomas eglandulares, pluricelulares, en la superficie abaxial de las hojas: ausentes = 0; flageliformes = 1; uniseriados con la célula apical roma = 2; uniseriados con la célula apical subulada = 3; uniseriados con la célula apical acicular = 4; forma de T = 5; estrellados = 6. Los tricomas flageliformes están constituidos por una célula basal corta, en forma de halterio y una célula apical filiforme, alrededor de 20 veces más larga que la célula basal. Los tricomas uniseriados están compuestos por varias células dispuestas en una serie, siendo la célula apical diferente a las basales, que presentan variaciones en número. El primer tipo tiene 15-18 células basales, la célula apical es roma. El segundo tipo presenta 2-8 células basales, cortas y la célula apical es subulada, de igual longitud respecto a las células basales, o 2-4 veces más larga. El tercer tipo está formado por 2-3 células basales, cortas y una célula apical acicular entre 6-10 veces más larga, respecto a las células basales. Los tricomas en forma de T presentan 2-3 células basales, cortas y una célula apical transversal alrededor de 18-20 veces más larga con respecto al conjunto de células basales, fusionada a ellas en la parte media. Los tricomas estrellados están formados por una célula basal que sostiene a las células apicales con forma de estrella, con 5-7 brazos.

13. Presencia de tricomas glandulares en la superficie abaxial de las hojas: ausentes = 0; presentes = 1. Estos tricomas presentan 2-3 pares de células rectangulares en la base y un par de células globosas apicales.

14. Posición de las inflorescencias: axilares = 0; terminales = 1. Las inflorescencias axilares se localizan en las axilas de las ramas y las terminales se encuentran en el extremo terminal de las ramas.

15. Forma del paracladio: monocasial = 0; dicasial = 1. Un paracladio se define como el eje lateral de una inflorescencia, que repite la estructura del eje principal (Weberling, 1992). El paracladio se considera monocasio cuando está compuesto por un pedúnculo con una cabezuela solitaria o varias cabezuelas laterales ramificadas hacia un mismo lado y una cabezuela terminal (en cimas escorpioideas). Es dicasial cuando está conformado por un pedúnculo con dos cabezuelas laterales tiernas y una cabezuela terminal madura.

16. Tipo de inflorescencias: cabezuelas solitarias = 0; corimbiformes = 1; cimas escorpioideas = 2; espiciformes = 3; glomérulos = 4. Las cabezuelas de Asteraceae por lo general, se disponen en inflorescencias secundarias y ocasionalmente presentan cabezuelas

solitarias. Las inflorescencias corimbiformes presentan un eje principal definido, en el cual los pedúnculos se originan a alturas distintas pero las cabezuelas alcanzan el mismo nivel. En las cimas escorpioideas las cabezuelas se desarrollan de un solo lado del eje principal, el cual generalmente está recurvado. Las inflorescencias espiciformes tienen un eje principal definido en el que las cabezuelas sésiles o subsésiles se disponen alternadamente a lo largo del eje. Los glomérulos inflorescencias formadas por varias cabezuelas dispuestas o arregladas en forma compacta, generalmente rodeadas por brácteas.

17. Brácteas asociadas a las cabezuelas: ausentes = 0; presentes = 1. Las brácteas son órganos foliáceos situados cerca de las cabezuelas, por lo general distintos en forma, tamaño, color y consistencia a las hojas (FontQuer, 2001). Sin embargo, en Vernoniae las brácteas solo difieren de las hojas en tamaño ya que en el resto de las características son similares.

18. Tipo de cabezuelas: heterógamas = 0; homógamas = 1. Las cabezuelas heterógamas están constituidas por flores radiadas, zigomorfas, femeninas o neutras en la periferia y flores tubulares, actinomorfas, hermafroditas en el centro. Las cabezuelas homógamas están formadas únicamente por flores tubulares, actinomorfas, hermafroditas.

19. Número de flores por cabezuela: 1 = 0; 4 = 1; 10 = 2; 15 = 3; 20-30 = 4;

40-50 = 5; 60-70 = 6; 80-90 = 7; 100-120 = 8. Las cabezuelas de Vernoniae tienen 1-120 flores, tubulares, actinomorfas y hermafroditas. El número de flores por cabezuela ha sido utilizado para delimitar algunos géneros como *Critoniopsis* Sch. Bip. (= sección *Eremosis*, Jones, 1973; Turner, 2007), que por lo general presenta menos de 10 flores por cabezuela o la subtribu Leiboldiinae con 100-120 flores por cabezuela (Robinson, 1999).

20. Forma del involucre: turbinado = 0; urceolado = 1; campanulado = 2; hemisférico = 3. El involucre es el conjunto de brácteas dispuestas en una o más series que rodean a las flores en una cabezuela (Roque *et al.*, 2009). Es turbinado cuando tiene forma de cono invertido, es decir, es estrecho en la base y ancho en el ápice. El involucre urceolado presenta forma de olla. El involucre campanulado tiene forma de campana (FontQuer, 2001), y el involucre hemisférico es parcialmente esférico.

21. Número de series del involucre: 2 = 0; 3-4 = 1; 4-5 = 2; 5-6 = 3; 6-7 = 4. Por lo general, en Vernoniae, el involucre es multiseriado, es decir, que los filarios se disponen en varias series (Roque *et al.*, 2009), las cuales varían de 2-7.

22. Duración de los filarios: persistentes = 0; deciduos = 1. Los filarios son cada una de las brácteas que forman el involucre de las compuestas. Son persistentes cuando permanecen adheridos al receptáculo en la cabezuela madura, pudiendo mantener su posición original cuando se secan o tornarse reflejos con la edad. Por el contrario, los filarios deciduos se desprenden de la cabezuela en la madurez, ya sea solos o con las cipselas (Roque *et al.*, 2009).

23. Forma de los filarios: oblongos = 0; lanceolados = 1; lineares = 2; elípticos = 3; ovados = 4; cimiformes = 5. Los filarios oblongos son más largos que anchos; los lanceolados son anchos en la base y se adelgazan hacia el ápice; los lineares son largos y angostos; los elípticos, como indica su nombre tienen forma de elipse, los ovados presentan forma de huevo y los cimiformes tienen forma de lancha o navío.

24. Forma y terminación de los apéndices de los filarios: agudo mucronato = 0; ampliamente ovado apiculado = 1. El apéndice de los filarios corresponde a la porción distal del filario que se diferencia de la porción proximal en forma, textura, apariencia y demás características (Roque *et al.*, 2009). Los apéndices agudo mucronatos, son aquellos cuyos

bordes forman un ángulo agudo en el ápice, que remata en un mucrón (punta corta, rígida y aguda formada por una extensión del nervio medio [Moreno, 1984]). Los apéndices ampliamente ovado apiculados presentan forma de huevo con la parte más ancha hacia la base y el ápice rematando en un apículo (punta aguda, corta y flexible de origen laminar [Moreno, 1984]).

25. Indumento del involucro: piloso = 0; tomentoso = 1. El indumento piloso está constituido por tricomas unicelulares o multicelulares, generalmente uniseriados, esparcidos en la superficie y el indumento tomentoso presenta tricomas muy juntos y entrelazados, ambos tipos dispuestos en la superficie adaxial de los filarios.

26. Tipo de tricomas eglandulares en los filarios: cónicos = 0; geminados = 1; filiformes = 2; flageliformes = 3; uniseriados con la célula apical aguda = 4; uniseriados con la célula apical subulada = 5; uniseriados con la célula apical acicular = 6; en forma de T = 7. El primer tipo tiene forma de cono; los tricomas geminados están formados por dos células cónicas, alargadas, una de las cuales es ligeramente más corta que la otra. Los tricomas filiformes son unicelulares, muy delgados, largos, similares a hebras de hilo. Los tricomas flageliformes están constituidos por una célula basal, corta, cilíndrica y una célula apical larga, filiforme, entre 6-10 veces más larga con respecto a la célula basal. Los tricomas uniseriados varían en el número de células basales y la forma de la célula apical, distinguiendo con ello tres tipos; el primero presenta 3-6 células basales y la célula apical es aguda, dos veces más larga que una célula basal. El segundo tipo tiene 2-4 células basales, cortas, la célula apical es subulada, de igual longitud respecto al conjunto de células basales. En el tercer tipo, la base está formada por 2-3 células cortas y la célula apical es 4-10 veces más larga que la base. Los tricomas en forma de T, tienen 2-3 células basales y una célula subulada unida a ellas en su parte media o a 1/3 de su longitud, la cual es 16-20 veces más larga, respecto al conjunto de células basales.

27. Presencia de tricomas glandulares en los filarios: ausentes = 0; tipo I = 1, tipo II. Los tricomas glandulares son similares en la región apical, la cual está formada por un par de células globosas; sin embargo, en la base presentan variaciones en el número de células que la conforman, la cual puede tener 2-3 (tipo I), o 3-4 (tipo II) pares de células rectangulares.

28. Presencia de páleas en el receptáculo: ausentes = 0; presentes = 1. Las páleas son brácteas pequeñas que nacen del receptáculo y rodean todas o algunas de las flores que forman la cabezuela (Roque *et al.*, 2009), aunque son comunes en Heliantheae *s.l.*, su presencia en otras tribus es esporádica.

29. Color de la corola: amarillo = 0; blanco = 1; rosado = 2; morado = 3.

El color de la corola depende de los pigmentos que contengan las vacuolas de las células epidérmicas, el color amarillo es producido por flavonas, el color blanco se debe a la presencia de bolsas de aire diminutas entre las células de la flor; los colores rosados y morados tienen su origen en antocianinas, disueltas en solución vacuolar neutra.

30. Tricomas eglandulares en los lóbulos de la corola: ausentes = 0; papilas = 1; cónicos = 2; geminados = 3; flageliformes = 4; uniseriados con la célula apical subulada = 5; uniseriados con la célula apical acicular = 6; estrellados = 7.

Las papilas son protuberancias o excrecencias de las células epidérmicas en forma de dedo gordo y obtuso (Font Quer, 2001). Los tricomas cónicos tienen forma de cono. Los tricomas geminados están constituidos por dos células cónicas, alargadas, una de las cuales es ligeramente más corta que la otra. Los tricomas flageliformes están constituidos por una célula

basal corta, cilíndrica, rara vez en forma de halterio y una célula apical filiforme, 22-25 veces más larga que la célula basal. Los tricomas uniseriados con una célula apical subulada, tienen 3-4 células basales cortas, la célula apical es 4-5 veces más larga que la base. Los tricomas uniseriados con la célula apical acicular, presentan 1-2 células basales cortas, la célula apical es 8-10 veces más larga que la base. Los tricomas estrellados están formados por una célula basal corta, que sostiene a la célula apical que forman una estrella con 5-7 brazos.

31. Presencia de tricomas glandulares en la corola: ausentes = 0; tipo I = 1; tipo III = 2, tipo IV = 3.

Como se describió anteriormente, en estos tricomas varía en el número de células basales. El tipo I presenta 2-3 pares de células; el tipo III tiene 5-6 pares de células y en el tipo IV se encuentran 8-10 pares de células.

32. Forma de las células de los pétalos: tetragonales = 0; poligonales = 1. Vistas al MEB las células de los pétalos son alargadas y de acuerdo con la clasificación de Koch *et al.* (2008, 2009), presentan dos formas tetragonales (rectangulares) y poligonales (generalmente hexagonales).

33. Ondulación de las células de los pétalos: tabular regular = 0; tabular irregular = 1; en S = 2; en V = 3. La ondulación de las células que forman los pétalos también se estableció con base los criterios de Koch *et al.* (2008): ésta es tabular regular, cuando el contorno de las células es recto o casi recto (irregular); en la ondulación S o V, el contorno celular tiene forma de algunas de estas dos letras, respectivamente.

34. Altura de las paredes periclinales externas en las células epidérmicas de los pétalos: convexa = 0; cóncava = 1. Las paredes convexas presentan una saliente en la parte central y las cóncavas están deprimidas.

35. Escultura primaria de la superficie de los pétalos: lisa = 0; estriada = 1; plegada = 2; pustulada = 3. La escultura primaria lisa, carece de relieve, la estriada presenta relieve con líneas longitudinales con grosor $\leq 0.4 \mu\text{m}$ de ancho; en la escultura plegada, el relieve presenta líneas longitudinales gruesas $\geq 0.8 \mu\text{m}$ y la escultura pustulada presenta elevaciones esféricas.

36. Orientación de estrías o pliegues en la escultura primaria: irregular = 0; longitudinal = 1; transversal = 2. Las estrías o pliegues presentan diferencias en orientación, la cual es irregular cuando presentan un arreglo aleatorio, longitudinal cuando son paralelos al eje mayor de la célula y transversal cuando son paralelos al eje celular menor o angosto.

37. Forma de los apéndices apicales de las anteras: oblongos = 0; lanceolados = 1; triangulares = 2; deltados = 3. Los apéndices apicales son estructuras más o menos membranosas, producto de la prolongación distal del conectivo, los cuales varían en forma, longitud y amplitud (Roque *et al.*, 2009). Los apéndices oblongos son más largos que anchos, similares a un rectángulo; los lanceolados son anchos en la base y se adelgazan hacia el ápice; los triangulares son similares a un triángulo isósceles y los deltados son parecidos a un triángulo equilátero.

38. Presencia de glándulas en las anteras: ausentes = 0, presentes = 1. Las glándulas del androceo están formadas por 2-3 pares de células rectangulares en la base y un par de células globosas en el ápice.

39. Forma de los tricomas de la superficie interna del estigma: lageniformes = 0; prismáticos = 1. Los tricomas lageniformes son unicelulares, ovoide-alargados, ensanchados en uno de los extremos y agudos en el otro; los tricomas prismáticos tienen caras rectangulares.

40. Forma de la base del estilo: cilíndrica = 0; obcónica = 1; bulbiforme = 2. La base del estilo también suele denominarse estilopodio cuando está asociada al nectario que se localiza en la parte superior del ovario. En Vernonieae el estilopodio es anular porque la base del estilo está completamente rodeada por el nectario (Roque *et al.*, 2009). Las formas aquí descritas corresponden únicamente a la base, sin considerar su inserción con el nectario. La base cilíndrica tiene forma de cilindro o tubo. La base obcónica tiene forma de cono invertido, es decir, la parte más ancha se encuentra en la porción distal. La base bulbiforme es similar a un bulbo (FontQuer, 2001).

41. Número de series del vilano: 0 (vilano ausente) = 0; 1 (vilano 1-seriado) = 1 2 (vilano 2-seriado) = 2; 3(-4) (vilano multiseriado) = 3. Es el cáliz modificado de las flores de Asteraceae, algunas dipsacáceas y valerianáceas (Roque *et al.*, 2009). Los elementos del vilano se disponen en una o varias series; en Vernonieae es común el vilano 2-seriado, la serie interna es larga y está formada de cerdas capilares y la serie externa es corta < 1 mm, ya sea de cerdas o escamas. El vilano multiseriado está constituido por múltiples series de diferente tamaño.

42. Duración del vilano: persistente = 0; deciduo = 1. El vilano persistente permanece adherido a la cipsela madura, si se desprende en la madurez, es deciduo.

43. Color del vilano: blanco = 0; pajizo = 1; morado = 2. El vilano está constituido por diversas estructuras, las cuales, además de la forma y consistencia también difieren en color.

44. Elementos del vilano: cerdas capilares = 0; escamas = 1; aristas = 2. Las cerdas capilares son elementos muy delgados, parecidos a pelo, flexibles o rígidos, con la superficie lisa, barbelada o plumosa. Las escamas son elementos membranosos y aplanados. Las aristas son elementos rectos y rígidos, variando de apariencia cerdosa a acicular, pudiendo ser retrorsa o antrorsamente lisos, barbelados o plumosos (Roque *et al.*, 2009).

45. Forma de la cipsela: oblanceolada = 0; prismática = 1; obovada = 2; elíptico-ovada. La cipsela es un fruto seco, sincárpico, indehiscente, unilocular y monospérmico, derivado de un ovario ínfero (Roque *et al.*, 2009). Por lo general el ápice es más ancho que la base, pero a pesar de ello, en las especies analizadas se distinguen cuatro formas oblanceolada, prismática, obovada y elíptico-ovada.

46. Número de costillas en las cipselas: 4-5 = 0; 8-10 = 1. Las costillas son crestas longitudinales, presentes en las paredes de las cipselas, cuyo número es variable, las cipselas oblanceoladas y algunas prismáticas tienen 8-10 costillas, las cipselas obovadas, algunas prismáticas y las elíptico-ovadas presentan 4-5(-6) costillas.

47. Presencia y forma del carpopodio: ausente = 0; simétrico = 1; asimétrico. El carpopodio es la zona basal de abscisión de la cipsela, está constituida por una o más hileras de células morfológicamente distintas a las de la pared de la cipsela (Roque y Bautista, 2008). Debido a que el carpopodio tiene forma anular, se considera simétrico cuando forma un anillo completo y asimétrico cuando el anillo está interrumpido.

48. Forma de la base del carpopodio: obtusa = 0; cónica = 1. La base del carpopodio corresponde a la parte distal, que se considera obtusa cuando la terminación es roma, y cónica, cuando termina en una punta aguda, similar a un cono.

49. Tipo de indumento en las cipselas: ausente = 0; piloso = 1; seríceo = 2; glandular = 3. El indumento piloso presenta tricomas cónicos o geminados, dispersos sobre la superficie de la cipsela, principalmente sobre las costillas, o rara vez, sólo en el ápice. El indumento seríceo está conformado por abundantes tricomas geminados, que cubren completamente la superficie

de la cipsela. El indumento glandular tiene tricomas glandulares que se encuentran principalmente entre las costillas, ocasionalmente solo en el ápice, la base o sobre el carpopodio.

50. Presencia y forma de los tricomas eglandulares en las cipselas: ausentes = 0; cónicos = 1; geminados = 2. Los tricomas cónicos deben su nombre a la forma que presentan. Los tricomas geminados están constituidos por dos células cónicas alargadas, una de las cuales es ligeramente más corta que la otra.

51. Posición de los tricomas eglandulares en la cipsela: en toda la superficie = 0; apical = 1. La disposición de los tricomas eglandulares no es homogénea, pues si bien, en la mayoría de las especies éstos se distribuyen en las costillas y la región intercostal, algunos taxones los presentan únicamente en el ápice de la cipsela.

52. Presencia y tipo de tricomas glandulares en las cipselas: ausentes = 0; tipo I = 1; tipo II = 2. El ápice de estos tricomas está formado por un par de células globosas, pero en la base presentan variaciones en el número de células rectangulares que la forman. En la cipsela se distinguen dos tipos: el tipo I presenta 2-3 pares de células y el tipo II tiene 5-6 pares de células.

53. Posición de las glándulas en las cipselas: apical = 0; intercostal = 1; basal por arriba del carpopodio = 2; en el carpopodio = 3. Además de las variaciones que presentan en la base, la disposición de los tricomas glandulares es distinta en cuanto a la región de la cipsela en la cual se encuentran, ya sea únicamente en el ápice, la zona intercostal, en la base por arriba del carpopodio o bien en éste.

54. Contorno de las paredes anticlinales de la cipsela: tabular = 0; ondulado = 1. La pared tabular es recta y la ondulada presentan ondas o muescas en su contorno (Font Quer, 2001).

55. Altura de las paredes anticlinales de la cipsela: deprimidas = 0; erectas = 1. Las paredes deprimidas están dirigidas hacia la base de la superficie de referencia con un ángulo de divergencia entre 160-180° (Moreno, 1984). Por el contrario, las paredes erectas están dirigidas hacia arriba, en posición vertical, respecto a la superficie de referencia (Font Quer, 2001).

56. Curvatura de las paredes periclinales de la cipsela: tabulares = 0; convexas = 1; cóncavas = 2. Las paredes periclinales son perpendiculares a la superficie de referencia; las paredes tabulares son planas; las convexas presentan una saliente en la parte central y las cóncavas están deprimidas hacia el centro.

57. Escultura secundaria de la superficie de la cipsela: lisa = 0; estriada = 1. La escultura secundaria está determinada por el relieve de las paredes anticlinales, la presencia o ausencia de estriaciones cuticulares y el engrosamiento secundario de las paredes anticlinales y periclinales (Barthlott, 1981; Koch *et al.*, 2009). Es lisa cuando carece de cualquier tipo de relieve y estriada cuando presenta líneas longitudinales.

58. Grosor de la cutícula: delgada = 0; gruesa = 1. La cutícula es la capa más externa de la pared de las células epidérmicas, debido a que está conformada por sustancias lipídicas, la acumulación de éstas determina su grosor (Flores-Vindas, 1999).

59. Presencia y posición del esclerénquima: ausente = 0; discontinua = 1; continua = 2. El esclerénquima es un tejido constituido por células con pared secundaria gruesa y lignificada; dependiendo del arreglo que tenga en la cipsela, se considera discontinuo cuando se presenta únicamente en las costillas, o continuo cuando se dispone alrededor de la pared del pericarpo.

60. Orientación de la primera capa del esclerénquima: igual a las demás = 0; vertical = 1. La primera capa de esclerénquima en el pericarpo varía en orientación, la cual se debe a la

forma que presentan las células, ya que cuando la mayoría tiene el mismo tamaño y grosor están orientadas igual; sin embargo, cuando las paredes anticlinales de la primera capa están alargadas, la orientación de primera capa es vertical.

61. Presencia de cristales: ausentes = 0; prismáticos = 1. Todos los cristales observados en los taxones analizados son prismáticos.

62. Posición de los cristales en la pared del pericarpo: en un estrato parenquimatoso = 0; en el esclerénquima = 1. En las especies que presentan cristales, éstos pueden encontrarse en un estrato parenquimatoso del pericarpo o bien al interior de las fibras de esclerénquima.

63. Presencia y forma de idioblastos: ausentes = 0; esférico-ovados = 1; botuliformes = 2; trapezoides = 3; lageniformes invertidos = 4; piriformes = 5; infundibuliformes = 6. Los idioblastos son comunes en las cipselas de Vernoniaceae, a pesar de las diferencias en forma, todos presentan paredes engrosadas y vacuolas grandes con contenidos.

64. Tipo de polen: AI = 0; AII = 1; AIII = 2; AIV = 3; C = 4; F = 5; H = 6. El polen **tipo A**, corresponde a granos oblato-esferoidales, subequinolofados, tricolporados, espinosos; téctum continuo, foveolado, rara vez rugulado, lagunas cuadrangulares, pentagonales, hexagonales o irregulares, rodeadas por lomas y espinas; rara vez ausentes o poco definidas. Al ser el tipo polínico más común y variable en Vernoniaceae y presentarse también en Liabeae, se han identificado cuatro subtipos. **Subtipo AI.** Presenta lagunas irregulares, eje polar 20.0-23.0 µm; diámetro ecuatorial 23.0-25.0 µm. Colpos 16.0-18.0 µm largo, endoaperturas (poros) ovadas o elípticas; 3.8-6.4 µm largo, 3.3-5.0 µm ancho. Sexina 2.2-2.5 µm de grosor; nexina 0.6-0.8 µm de grosor. Espinas 1.5-1.8 µm largo, ápice romo, rara vez agudo (*Liabum*). **Subtipo AII.** Presenta un mayor número de espinas respecto a los subtipos AI, AIII y AIV, lagunas cuadrangulares o hexagonales. Eje polar 35.0-40.0 µm; diámetro ecuatorial 36.0-38.0 µm. Colpos 16.0-22.0 µm largo; endoaperturas pequeñas, ovadas; 3.5-5.0 µm largo, 3.0-4.5 µm ancho. Sexina 3.5-5.0 µm de grosor; nexina 1.0-1.6 µm de grosor. Espinas 4.5-5.0 µm largo, ápice agudo (*Centratherum*). **Subtipo AIII.** Presenta espinas relativamente esparcidas, colpos y endoaperturas de mayor tamaño que el subtipo II; lagunas irregulares o hexagonales. Eje polar 23.0-56.2 µm; diámetro ecuatorial 23.0-58.0 µm. Colpos 13.0-38.5 µm largo; endoaperturas circulares, ovadas u oblongas; 4.0-19.7 µm largo, 3.0-16.0 µm ancho. Sexina 2.0-6.0 µm de grosor; nexina 0.3-4.0 µm de grosor. Espinas 2.5-7.3 µm largo, ápice agudo. (*Sinclairia*, Leiboldiinae, Piptocarphinae y Vernoniinae). **Subtipo AIV.** Presenta espinas escasas, más cortas con respecto a los subtipos AI y AII; téctum rugulado, lagunas pentagonales. Eje polar 32.0-38.0 µm; diámetro ecuatorial 36.0-38.0 µm. Colpos 14.0-16.0 µm largo; endoaperturas ovadas, diámetro 6.0x7.0 µm a 6.0-8.5 µm. Exina 3.0-3.5 µm; intina 1.5-2.0 µm. Espinas 2.0-2.5 µm largo; ápice agudo. **TIPO C.** Granos oblato-esferoidales, equinolofados, tricolporados, espinosos; téctum discontinuo, foveolado, restringido a las lomas que rodean lagunas redondas o pentagonales, regularmente espaciadas. Eje polar 26.0-38.4 µm; diámetro ecuatorial 28.0-38.0 µm. Colpos 15.0-26.0 µm largo; endoaperturas redondas, 7.3-9.6 µm largo, 5.0-7.8 µm ancho. Sexina 3.0-5.0 µm, intina 2.0-3.0 µm. Espinas 2.5-3.5 µm largo, ápice agudo. **TIPO F.** Granos oblato-esferoidales, equinolofados, triporados, espinosos; téctum discontinuo, liso, restringido a las lomas que rodean lagunas pentagonales o hexagonales, regularmente espaciadas. Eje polar 29.0-33.0 µm, diámetro ecuatorial 27.0-34.0 µm. Endoaperturas redondas, 5.0-8.6 µm largo, 4.0-8.2 µm ancho. Sexina 3.0-4.2 µm, nexina 0.4-0.8 µm. Espínulas 0.5-0.8 µm largo, ápice agudo u obtuso. **TIPO H.** Granos oblato-esferoidales o prolato-esferoidales, equinolofados, triporados, espinosos; téctum discontinuo, foveolado, restringido a las lomas que rodean lagunas

hexagonales, pentagonales, a veces redondeadas, regularmente espaciadas. Eje polar 25.0-33.0 μm , diámetro ecuatorial 21.0-35.0 μm . Endoaperturas redondas, 4.0-10.2 μm largo, 3.2-8.0 μm ancho. Sexina 2.0-4.0 μm , nexina 0.5-2.5 μm . Espinas 1.0-2.0 μm , ápice agudo.

65. Tipo de aperturas: simples (granos porados) = 0; compuestas (granos colporados) = 1. El término porado hace referencia al grano de polen con endoaperturas en forma de poro, y colporado se aplica al grano de polen provisto de aperturas compuestas de un colpo y una o más endoaperturas en forma de poro (Saénz-Laín, 2004).

66. Forma de la endoapertura (poro): redonda = 0; ovada = 1; ovada constreñida = 2; oblonga = 3; elíptica = 4. La forma de la endoapertura determina su diámetro; las redondas son completamente circulares; las ovadas presentan forma de huevo, los ovado constreñidas tienen el contorno de un número 8, debido a que presentan una constricción que en la parte media, las oblongas tienen forma rectangular, y las elípticas como indica su nombre tienen forma de elipse.

67. Continuidad del téctum: continuo = 0; discontinuo = 1. El téctum es el estrato externo de la ectexina que forma un techo sobre las columelas, gránulos u otros elementos (Saénz-Laín, 2004). Es continuo cuando rodea todo el grano de polen; si presenta interrupciones se denomina discontinuo.

68. Tipo de perforaciones en el téctum: ausentes (téctum psilado) = 0; microperforado = 1; rugulado = 2. Las perforaciones del téctum están relacionadas con la ornamentación de los granos de polen. El téctum psilado, carece de perforaciones, por lo tanto es liso; el téctum microperforado presentan agujeros menores a 1 μm de diámetro y el téctum rugulado tienen elementos mayores a 1 μm de largo, distribuidos irregularmente en la superficie (Saénz-Laín, 2004).

69. Longitud de las espínulas y espinas: < 1.0 μm = 0; 1.0-2.0 μm = 1; 2.1-3.0 μm = 2; 3.1-4.5 μm = 3; 4.5-6.0 μm = 4. Las espinas son elementos estructurales puntiagudos > 3 μm de altura. Por el contrario, las espínulas son espinas < 3 μm de altura (Saénz-Laín, 2004). A pesar de estas diferencias, en este tratamiento se utiliza el término genérico espina, para referirse tanto a espínula como a espina.

70. Espesor de la sexina: 2.0-3.5 μm = 0; 3.5-4.0 μm = 1; 4.1-5.0 μm = 2; 5.5-6.0 μm = 3. La sexina es la capa más externa de la exina, estructurada, comprende los elementos esculturales (sexina-3), el téctum (sexina-2) y las columelas o báculos infratectales (sexina-1) (Saénz-Laín, 2004).

71. Espesor de la nexina: <1.0 μm = 0; 1.1-2.0 μm = 1; 2.1-3.0 μm = 2. La nexina es la capa más interna de la exina, lisa, no estructurada que comprende la base (nexina-1) y la endexina (nexina-2) (Saénz-Laín, 2004).

72. Número cromosómico: n10 = 0; n11 = 1; n12 = 2; n15 = 3; n16 = 4; n17 = 5; n18 = 6; n19 = 7. El número cromosómico corresponde a la cantidad fija de cromosomas que presenta un organismo. El número básico se representa con la letra x; los números haploides con la letra n y los diploides como 2n. En Vernoniaceae, Jones (1977) reconoció n = 17, como el básico para las especies americanas, y n = 9, 10 como el número básico en taxones del Viejo Mundo.

Tabla 2. Matriz de caracteres

Taxones	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36
<i>Sinc-deppeana</i>	1	0	0	0	3	0	0	1	0	1	0	2	1	1	1	4	0	0	6	2	1	0	0	0	0	4	0	0	0	1,4	0	0	1	0	2	0
<i>Liab-bourgeaui</i>	0	1	0	0	3	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	4	0	0	4	2	1	0	1	0	0	0,3	0	0	0	3	0	0	1	0	2	0
<i>Cent-punctatum</i>	1	1	1	1	3	1	0	1	1	0	0	3	1	1	0	0	1	1	6	3	2	0	0	0	0	5	1	0	3	1	3	0	2	0	1	0
<i>Cyan-cinereum</i>	0	1	1	1	3	1	1	2	0	0	0	5	1	1	1	1	0	1	3	2	1	0	1,2	0	0	5	1	0	3	5	1	0	2	0	1	0
<i>Elep-mollis</i>	0	1	1	1	3	1	1	3	1	0	0	0	1	1	1	6	1	1	1	0	0	0	0,1	0	0	5,6	1	0	1	0	0	0	2	0	1	1
<i>Pseu-spicatus</i>	0	1	1	1	2	1	1	3	1	0	0	0	1	0	1	3	1	1	1	0	0	0	0,1	0	0	6	1	0	1	1	0	0	2	0	1	0
<i>Crit-uniflora</i>	1	1	0	1	3	1	0	2	1	0	0	3	1	1	1	4,5	0	1	0	2	1	1	1,3	0	0	0	1	0	3	0	1	0	0	0	2	0
<i>Pipt-poeppigiana</i>	1	0	1	1	3	1	0	0	1	1	0	6	0	0,1	1	4	1	1	2	1	3	1	0,4	0	0	5	0	0	1	7	1	0	0	0	1	0
<i>Harl-oxylepis</i>	0	1	1	1	3	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	2	0	3	0	1	0	0	5	1	0	3	1	1	1	1	1	1	0
<i>Lep-tortuosa</i>	1	0	1	1	3	1	0	3	0	0	0	0	1	1	0	2	1	1	4	2	3	0	0,1	0	0	5	0	0	1,2	3	0	0	2	0	0	-
<i>Sten-jucundum</i>	0	1	1	1	2	1	0	2	0	1	0	1	1	0	1	3	1	1	1	0	2	0	0	0	0	6	1	0	3	1	0	0	0	0	1	1
<i>Spir-cornifolia</i>	0	1	1	1	3	1	1	1,2	1	1	0	1	0	1	1	6	1	1	0	1	0	0	5	0	1	6	1	0	3	1,6	0	0	0	0	1	1
<i>Cyrt-scorpioides</i>	1	0	1	1	3	1	0	3	0	0	0	3	1	1	0	2	0	1	3	2	1	0	1	0	0	6	1	0	2	1,5	1	0	3	0	2	2
<i>Vnt-patens</i>	2	1	1	1	1	1	0	1	0	0	2	2	1	1	0	2	0	1	3	1	2	0	0,1	0	0	0,1	1	0	1	1	0	0	2	0	1	2
<i>Ver-alamanii</i>	1	1	1	1	3	1	0	1	0	0	2	2,3	1	1	1	5	0	1	6	3	3	0	0	0	0	1	0	0	3	1	1	0	1	0	2	0
<i>Ver-bolleana</i>	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	4	0	1	5	2	3	0	0,1	0	1	0	1	0	3	1	1	0	2,3	0	0	-
<i>Ver-lindheimeri</i>	0	1	0	1	0	1	0	4	0	1	0	5	0	1	1	4	0	1	4	2	3	0	0,1	0	1	7	1	0	3	1	1	0	2	0	2	0
<i>Bol-coulteri</i>	1	1	0	1	2	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	6	1	1	7	2	3	0	1	0	1	3	2	1	3	2	2	0	1	0	2	0
<i>Lei-guerreroana</i>	1	1	0	1	2	1	0	1,2	1	1	0	1	1	1	1	6	1	1	7	2	3	0	1	0	2	1,3	0	0	3	2	2	0	3	0	1	1
<i>Lei-serrata</i>	1	1	0	1	2	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	6	1	1	8	2	3	0	1	0	1	0,2	2	0	3	2	2	0	2	0	1	1
<i>Lnja-alba</i>	1	1	1	1	2	1	0	2	1	0	0	3	1	1	1	4	0	1	8	3	3	0	0	1	0	3,6	2	0	1	0	2	0	2	1	1	1
<i>Lnja-callilepis</i>	1	1	1	1	2	1	0	3	1	0	0	4	1	1	1	4	0	1	8	3	3	0	0	1	0	6	2	0	3	0	2	0	2	0	0	-
<i>Lnja-corae</i>	1	1	1	1	2	1	0	2	1	0	0	3	1	1	1	4	0	1	8	3	3	0	0	1	0	0	2	0	3	2	2	0	2	0	1	0
<i>Lnja-jonesii</i>	1	1	1	1	2	1	0	3	1	0	0	4	1	1	1	4	0	1	8	3	3	0	0	1	0	6	2	0	3	0	2	0	2,3	0	1	2
<i>Lnja-lankesteri</i>	1	1	1	1	2	1	0	2	0	0	0	3	1	1	1	4	0	1	8	3	3	0	0	1	0	3	2	0	3	1	2	1	3	1	2	2
<i>Lnja-mexicana</i>	1	1	1	1	0,1	1	0	1,2	1	1	0	1,3	1	1	1	4	0	1	8	3	3	0	0	1	0	4	2	0	3	0	2	0	0	0	0	-
<i>Lnja-paleata</i>	1	1	1	1	2	1	?	?	?	1	?	?	?	1	1	4	0	1	8	3	3	0	0	1	0	?	2	1	3	0	2	?	?	?	?	?
<i>Lnja-salvinae</i>	1	1	1	1	2	1	0	2	1	0	0	3	1	1	1	4	0	1	8	3	3	0	0	1	0	5	2	0	3	2,6	2	0	0	0	0	-
<i>Lnja-wendtiana</i>	2	1	1	1	1,2	1	0	2	1	0	0	3	1	1	1	4	0	1	8	3	3	0	0	1	0	5	2	0	3	1	2	0	1	1	1	0
<i>Stram-congestiflorus</i>	1	1	1	1	2	1	0	2	1	0	0	1	1	1	1	6	1	1	4	2	4	0	1	0	0	0,3	2	0	3	0	2	0	3	0	1	0
<i>Stram-poleae</i>	1	1	1	1	1,2	1	0	2	1	0	0	0	1	1	1	4	0	1	8	3	4	0	1	0	0	0,3	2	0	3	0	2	0	3	0	3	-

Taxones	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	
<i>Sinc-deppeana</i>	0	0	0	0	2	0	0	0	0	1	0	-	1	2	0	0	-	1	0	1	1	0	2	0	1	1	2	2	1	1	0	1	2	0	1	3	
<i>Liab-bourgeaui</i>	2	0	0	1	2	0	0	0	0	1	0	-	1	2	0	0	-	0,1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	0	1	4	0	1	2	0	1	5	
<i>Cent-punctatum</i>	1	0	0	0	2	0	0	0	1	1	0	-	0	0	-	0	-	0	0	1	0	1	2	0	1	1	0	1	1	1	0	1	4	1	1	4	
<i>Cyan-cinenerum</i>	0	0	0	2	2	0	0	0	0	1	1	0	1	2	0	0	-	1	0,1	1	1	0	1	0	1	1	0	6	0	0	1	1	1	0	0	6	
<i>Elep-mollis</i>	3	0	1	0	1	0	0	2	0	1	2	0	1	2	0	0	-	0	0,1	0,2	0	1	1	0	1	1	1	5	0	0	1	0	0	1	0	1	
<i>Pseu-spicatus</i>	3	0	1	1	1	0	0	2	0	1	2	0	1,3	2	0	1	1	0	1	2	1	0	1	0	0	-	0	5	0	0	1	0	0	1	0	1	
<i>Crit-uniflora</i>	1	0	0	2	2	0	0	0	0	1	1	0	1,3	2	0	1	1	1	1	1	0	0	2	1	1	1	0	2	1	0	0	1	3	3	1	6	
<i>Pipt-poeppigiana</i>	1	0	0	2	2	0	0	0	0	1	1	0	0	0	-	0	-	0	1	2	0	1	2	0	1	1	0	2	1	3	0	1	2	3	1	?	
<i>Harl-oxylepis</i>	1	0	0	0	0	-	-	-	1	0	0	-	0	0	-	0	-	1	1	0,1	1	1	2	0	1	1	0	6	0	0	1	1	1	1	1	?	
<i>Lep-tortuosa</i>	2	0	0	0	2	0	0	0	0	1	1	0	1	2	0	0	-	0	1	2	0	0	2	0	1	1	1,2	4	1	1	1	1	3	1	2	0	
<i>Sten-jucundum</i>	0	0	0	0	2	0	0	0	0	1	1	0	1	2	0	0	-	1	0	1,2	0,1	1	1	0	0	-	2	4	1	0	1	1	2	0	2	2	
<i>Spir-cornifolia</i>	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	-	1,3	1	1	1	0	0,1	1	1,2	0,1	0	0	0	0	-	3	5	0	0	1	0	0	0	0	4	
<i>Cyrt-scorpioides</i>	1	0	0	2	2	0	0	0	0	1	1	0	1	2	0	0	-	0	0,1	0,2	1	0	0	0	1	1	2	2	1	0	0	1	2	2	0	3	
<i>Vnt-patens</i>	1	0	0	2	2	0	0	0	0	1	1	0	1	2	0	0	-	0	1	2	1	0	1	0	1	1	2	2	1	2	0	1	\$	0	1	5	
<i>Ver-alamanni</i>	1	1	0	2	2	0	0	0	0	1	1	0	3	0	-	1	1	0	1	2	1	0	2	0	1	1	2	2	1	0	0	1	4	1	1	5	
<i>Ver-bolleana</i>	1	1	0	0	2	0	0	0	0	1	1	0	2,3	2	0	1	1	0	1	2	1	1	2	0	1	1	4	2	1	0	0	1	4	1	1	?	
<i>Ver-lindheimeri</i>	1	1	0	0	2	0	2	0	0	1	1	0	3	0	-	1	1	0	1	2	1	0	1	0	1	0	2	1	1	0	1	3	1	1	5		
<i>Bol-coulteri</i>	1	0	0	2	2	0	0	0	0	1	1	0	2,3	2	0	2	1	0,1	1	2	0	0	1	0	1	0	0	2	1	0	0	1	4	1	1	?	
<i>Lei-guerreroana</i>	1	0	0	2	2	1	0	0	1	0	1	0	1,3	2	1	2	2	0	0	1	0	0	2	1	1	1	6	2	1	2	0	1	3	0	0	7	
<i>Lei-serrata</i>	1	0	0	2	2	1	0	0	1	0	1	0	3	0	-	2	2	0,1	1	2	1	1	2	1	1	1	6	2	1	2	0	1	3	0	2	7	
<i>Lnja-alba</i>	3	0	0	0	2	1	1	0	1	0	1	0	3	0	-	2	3	0	1	2	0	1	2	0	0	-	0	2	1	0	0	1	4	1	0	?	
<i>Lnja-callilepis</i>	1	0	0	0	2	1	1	0	3	0	0	-	0	0	-	0	-	0,1	0,1	1	0	1	2	0	1	1	0	2	1	3	0	1	4	1	1	7	
<i>Lnja-corae</i>	3	0	0	0	2	1	1	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	2	1	0	0	1	4	1	1	?	
<i>Lnja-jonesii</i>	3	0	0	0	2	1	1	0	1	0	1	1	0	0	-	0	-	0,1	0,1	1,2	1	1	2	0	1	1	0	2	1	3	0	1	\$	1	1	7	
<i>Lnja-lankesteri</i>	3	0	0	0	2	1	1	0	1	0	1	1	0	0	-	0	-	1	1	2	1	?	?	?	?	?	?	2	1	0	0	1	2	0	1	?	
<i>Lnja-mexicana</i>	3	0	0	0	2	1	1	0	1	0	1	1	0	0	-	0	-	1	0,1	1,2	0	0	2	0	1	1	3	2	1	0	0	1	4	0	1	?	
<i>Lnja-paleata</i>	3	?	0	?	2	1	1	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Lnja-salvinae</i>	3	0	0	0	2	1	1	0	1	0	1	0	0	0	-	0	-	0	0,1	1	0	1	2	0	1	1	3,5	2	1	1	0	1	4	0	1	7	
<i>Lnja-wendtiana</i>	3	0	0	1	2	1	1	0	1	0	1	0	0	0	-	0	-	0	1	2	0	1	2	0	0	-	0	3	1	1	0	2	2	0	1	?	
<i>Stram-congestiflorus</i>	3	0	0	0	3	1	1	0	2	0	0	-	0	0	-	0	-	1	1	1,2	1	0	2	0	0	-	3,5,6	2	1	1	0	1	\$	0	0	?	
<i>Stram-pooleae</i>	3	0	0	0	3	1	1	0	2	0	0	-	0	0	-	0	-	1	0,1	1	0	0	2	0	1	1	3,5,6	2	1	0	0	1	4	0	0	7	

Capítulo IV

Tratamiento taxonómico

IV. 1 Redonda-Martínez R. y J.L. Villaseñor. 2013. Dos nuevas combinaciones en Vernonieae (Asteraceae) de México. *Rev. Mex. Biodivers.* 83(3): 983-984. DOI: 10.7550/rbm.34572

IV. 2 Redonda-Martínez R. y J.L. Villaseñor. 2014. *Stramentopappus congestiflorus* (Asteraceae: Vernonieae: Leiboldiinae) a new species from Oaxaca, Mexico. *Rev. Mex. Biodivers.* 85(1): 1-8. DOI: 10.7550/rbm.36354

IV. 3 Redonda-Martínez R. y E.M. Martínez-Salas. 2015. *Lepidonia alba* (Asteraceae: Vernonieae: Leiboldiinae) a New Species from the State of Chiapas, Mexico. (En prensa). *Syst. Bot.* 40(4). DOI: 10.1600/036364415X690157

IV. 4 Tratamiento taxonómico de la subtribu Leiboldiinae (Vernonieae, Asteraceae).



Nota científica

Dos nuevas combinaciones en Vernonieae (Asteraceae) de México

Two new combinations in Vernonieae (Asteraceae) of Mexico

 Rosario Redonda-Martínez[✉] y José Luis Villaseñor

Departamento de Botánica, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado postal 70-367, Ciudad Universitaria, Coyoacán, 04510 México, D. F., México.

✉ mrrm.unam@yahoo.com.mx

Resumen. Estudios taxonómicos recientes en la tribu Vernonieae (Asteraceae) obligan a reconsiderar la posición taxonómica de algunos taxones de la flora de México. Por tal motivo, es necesario hacer nuevas combinaciones para colocar adecuadamente en sus respectivos géneros a 2 especies previamente ubicadas en el género *Vernonia*: *Critoniopsis feddema* (McVaugh) Villaseñor y Redonda-Martínez, y *Lepidonia wendtiana* (B. L. Turner) Redonda-Martínez y Villaseñor.

Palabras clave: *Critoniopsis*, *Lepidonia*, cambios nomenclaturales.

Abstract. Recent taxonomic studies in the tribe Vernonieae (Asteraceae) make necessary to consider the taxonomic position of several taxa of the flora of Mexico. Accordingly, 2 new combinations are required to place in their proper genera 2 species formerly placed in the genus *Vernonia*: *Critoniopsis feddema* (McVaugh) Villaseñor and Redonda-Martínez, and *Lepidonia wendtiana* (B. L. Turner) Redonda-Martínez and Villaseñor.

Key words: *Critoniopsis*, *Lepidonia*, nomenclatural changes.

La tribu Vernonieae (Asteraceae) ha mantenido la circunscripción taxonómica propuesta por Cassini (1816), considerando al género *Vernonia* Schreb. s.l. como el más diverso dentro de la tribu con poco más de 1 000 especies. No obstante, dada la diversidad morfológica de este género, los problemas taxonómicos derivados de su estudio han sido constantes. Robinson y colaboradores han realizado en fechas recientes diversos estudios taxonómicos que han resultado en la segregación de nuevos géneros a partir de *Vernonia* s.l. (Robinson y Funk, 1987; Robinson, 1993; Robinson, 1999; Keeley y Robinson, 2009); algunos de esos géneros segregados corresponden a secciones previamente propuestas de *Vernonia* s.l. Tales estudios al parecer reflejan mejor las relaciones filogenéticas entre los miembros de la tribu (Keeley y Robinson, 2009), dando lugar a un arreglo taxonómico más coherente.

Mediante la constante revisión de material herborizado de la tribu Vernonieae en México y siguiendo las nuevas propuestas de clasificación (Robinson, 1999), ha sido posible identificar un par de taxones tradicionalmente incluidos en el género *Vernonia*. Siguiendo las nuevas

concepciones taxonómicas, tales especies deberían estar incluidas en los géneros *Critoniopsis* Sch. Bip. y *Lepidonia* S. F. Blake, razón por la cual se proponen 2 nuevas combinaciones.

Critoniopsis feddema (McVaugh) Villaseñor y Redonda-Martínez, comb. nov.

Basionimo: *Vernonia feddema* McVaugh, Contr. Univ. Michigan Herb. 9(4):480, 1972. Tipo: México. Nayarit. Municipio Tepic. Pastures and clearings ca. 5 km NE of Puga (ca. 15 km NE of Tepic). 1 000 m. 22 ago 1959, T. C. Feddema 846A (holotipo: MICH <http://quod.lib.umich.edu/h/herb2ic/x-mich1107861/mich1107861.tif>).

Distribución. Especie endémica de Nayarit, hasta el momento sólo conocida de la colección tipo.

Fenología. Florece y fructifica en el mes de agosto.

Hábitat. En bosque tropical caducifolio. En elevaciones de 1 000 m.

El género *Critoniopsis* se diferencia de otros géneros de Vernonieae por la presencia de filarios deciduos y las cabezuelas con menos de diez flores. En la propuesta taxonómica tradicional, este género se ubicaría en la subsección *Eremosis* (DC.) Benth. y Hook. f. del género *Vernonia* s.l., subgénero *Vernonia* (Jones, 1973). Sin

embargo, en una propuesta posterior, Jones (1979) considera a *Eremosia* (DC.) S. B. Jones como una subsección de la sección *Vernonia* dentro del subgénero *Vernonia*. No obstante, aceptando la propuesta de clasificación de Robinson (1999), quien reubica a los miembros de dicha sección en el género *Critoniopsis*, es necesario realizar el cambio nomenclatural al género *Critoniopsis*.

Lepidonia wendiana (B. L. Turner) Redonda-Martínez y Villaseñor, comb. nov.

Basónimo: *Vernonia wendiana* B. L. Turner, *Phytologia* 82(4):275, 1997. Tipo: México. Oaxaca. Municipio Santa María Chimalapa. Sierra de Tres Picos, central part N side, along ridge (between arroyo Garrobo) that rises S-ward toward the main E-W ridge and cerro Picotzuc, S of "Puerto Oriental"; ca. 16.5 straight-line km SSE of La Laguna, Veracruz. 17°7'50" N, 94°27'55" O. 1 000-1 100 m. 3 abr 1996, T. Wendt et al. 6 745 (holotipo: MEXU isotipos: MO <http://images.mobot.org/tropicosdetailimages/TropicosImages2/027/84AE30B7-7E57-4807-B85F-37AC45C84BAD.jpg>!, TEX).

Distribución. Especie endémica del extremo SE de Oaxaca, hasta la fecha solamente conocida de la región de Los Chimalapas.

Fenología. Florece y fructifica en el mes de abril.

Hábitat. En bosque mesófilo de montaña y bosque tropical perennifolio. En elevaciones de 600-1 100 m.

Material adicional examinado: Oaxaca: municipio Santa María Chimalapa: Cabecera del río Solozúchil, arroyo Garrobo, sierra Tres Picos. 2 abr 1996 Tenorio 19 322 (MEXU).

El género *Lepidonia* fue descrito por Blake (1936), diferenciándolo de otros miembros de la tribu Vernonieae por la presencia de páleas en el receptáculo, característica que comparte con los géneros *Bolanosa* A. Gray (Subtribu Leiboldiinae H. Rob.) de México y *Heterocoma* DC. (Subtribu Sipolisiinae H. Rob.) de Brasil. No obstante, la presencia de páleas sólo se observa en la especie tipo, aunque otras características comunes que presentan las especies de *Lepidonia* son los filarios con apéndices apicales prominentes y el vilano amarillento. La revalidación taxonómica del género *Lepidonia* fue hecha por Robinson y Funk (1987), después de realizar un análisis filogenético, por medio del cual determinan que la presencia de páleas en el receptáculo no es el único carácter para diferenciar al género, sino que además tiene otras características diagnósticas, como la presencia de pocas cabezuelas con flores numerosas, los aquenios 5-acostillados glabros y

el vilano decidido. *Vernonia wendiana* comparte dichas características, por lo que se considera como una especie más del género *Lepidonia* y, con el fin de mantener la congruencia de las nuevas propuestas de clasificación, se propone esta nueva combinación.

Se agradece al posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM y al Conacyt por la beca (263523) otorgada a la primera autora para realizar estudios de posgrado. A María del Rosario García-Peña por las facilidades otorgadas para consultar el material depositado en la colección tipo del Herbario Nacional de México (MEXU).

Literatura citada

- Blake, S. F. 1936. *Lepidonia* a new genus of Vernonieae, with a nomenclatural note on the name *Leiboldia*. *Journal of the Washington Academy of Sciences* 36:452-460.
- Cassini, A. H. G. 1816. Troisième mémoire sur les Synanthérées. *Journal de Physique, de Chimie, d'Historie Naturelle et des Arts* 76:249-275.
- Jones, S. B. Jr. 1973. Revision of *Vernonia* section *Eremosia* (Compositae) in North America. *Brittonia* 25:86-115.
- Jones, S. B. Jr. 1979. Synopsis and pollen morphology of *Vernonia* (Compositae: Vernonieae) in the New World. *Rhodora* 81:425-447.
- Keeley, S. C. y H. Robinson. 2009. Vernonieae. In *Systematics, evolution and biogeography of the Compositae*, V. A. Funk, A. Sussana, T. F. Stuessy y R. J. Bayer (eds.). IAPT. Vienna. p. 439-469.
- McVaugh, R. 1972. *Compositarum Mexicanorum Pugillus*. Contributions from the University of Michigan Herbarium 9:359-484.
- Robinson, H. 1993. A review of the genus *Critoniopsis* in Central and South America (Vernonieae: Asteraceae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*. 106:606-627.
- Robinson, H. 1999. Generic and subtribal classification of American Vernonieae. *Smithsonian Contributions to Botany* 89:1-116.
- Robinson, H. y V. A. Funk. 1987. A phylogenetic analysis of *Leiboldia*, *Lepidonia*, and a new genus *Stramentopappus* (Vernonieae: Asteraceae). *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 108:213-228.
- Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. <http://www.tropicos.org>; última consulta 28.XI.2012.
- Turner, B. L. 1997. New species of *Vernonia* (s.l.), section *Leiboldia* (Asteraceae, Vernonieae), from easternmost Oaxaca, Mexico. *Phytologia* 82:275-277.
- University of Michigan Herbarium Vascular Plant Type Collection with Specimen Images. <http://www.quod.lib.umich.edu/cgi/i/image/image-idx?c=herb2ic>; última consulta 28.XI.2012.



Stramentopappus congestiflorus (Asteraceae: Vernoniaeae: Leiboldiinae) a new species from Oaxaca, Mexico

Stramentopappus congestiflorus (Asteraceae: Vernoniaeae: Leiboldiinae) una nueva especie de Oaxaca, México

Rosario Redonda-Martínez^{1,2✉} y José Luis Villaseñor¹

¹Departamento de Botánica, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado postal 70-233, 04510 México, D. F., México.

²Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado postal 70-233, 04510 México, D. F., México.

✉ mrrm.unam@yahoo.com.mx

Abstract. *Stramentopappus congestiflorus* Redonda-Martínez and Villaseñor (Asteraceae: Vernoniaeae: Leiboldiinae) from Sierra de Juárez in Oaxaca, Mexico, is described and illustrated. It is distinguished from the other species of the genus by its tightly-clustered capitula forming glomerules and by fewer florets per capitulum. A key to the 2 species is provided.

Key words: *Bolanosa*, *Leiboldia*, Compositae.

Resumen. Se describe e ilustra *Stramentopappus congestiflorus* Redonda-Martínez y Villaseñor (Asteraceae: Vernoniaeae: Leiboldiinae) de la sierra de Juárez en el estado de Oaxaca, México. Se diferencia de la otra especie del género por las cabezuelas agrupadas en glomérulos y la menor cantidad de flores por cabezuela. Se incluye una clave para las 2 especies del género.

Palabras clave: *Bolanosa*, *Leiboldia*, Compositae.

Introduction

Stramentopappus H. Rob. and V.A. Funk is distinguished from other genera in the tribe Vernoniaeae (Asteraceae) by the occurrence of a conspicuous callous at the achene's apex and by its short (less than a third of the corolla's length) multiseriate straw-yellow pappus located on the outside of the apical callous. It was described as a monotypic genus, closely related to *Leiboldia* Schltld. ex Gleason, and *Lepidonia* S.F. Blake (Robinson and Funk, 1987). It is reported from the northern mountains of the state of Oaxaca, locally referred to as Sierra de Juárez. *Stramentopappus* is placed in subtribe Leiboldiinae H. Rob., along with *Bolanosa* A. Gray, *Leiboldia*, and *Lepidonia* (Keeley and Robinson, 2009). These 4 genera share several characters that support recognizing the subtribe Leiboldiinae as a monophyletic group; among them are the synflorescences composed of few heads with many florets, 4 or 5 ribbed achenes, the usually deciduous pappus, and a chromosome number $n=19$. Despite their shared characters, each genus shows particular distinguishing features; *Bolanosa* is

characterized by a paleaceous receptacle (like the type of *Lepidonia*) and sericeous achenes; *Leiboldia* has white-tomentose stems, lower leaf surfaces and phyllaries, and the capitula are closely grouped in glomerules surrounded by elliptic-ovate bracts (this last character is shared with *Bolanosa*). Finally, *Lepidonia* can be distinguished by the velutinous (rarely white tomentose) foliar pubescence, and the phyllaries with apical appendages.

Several undetermined or misidentified specimens studied during the revision of herbarium specimens of subtribe Leiboldiinae in several Mexican and foreign herbaria, represent a new species in the genus *Stramentopappus*, differing from the only known species *Stramentopappus pooleae* (B.L. Turner) H. Rob. and V.A. Funk, by their capitula clustered in sessile glomerules or on very short peduncles (vs. conspicuously pedunculate heads in few-headed corymbs), fewer florets per capitulum (vs. more than 100 florets per capitulum) and oblong phyllaries (vs. subulate). Both species share the reduced, straw-yellow multiseriate pappus located outside the achene's apical callus, the latter less developed in the new taxon than in *S. pooleae* (Fig. 1). Other characters in common are the tomentulose pubescence of leaves and young branches, the triangular apical anther appendages,

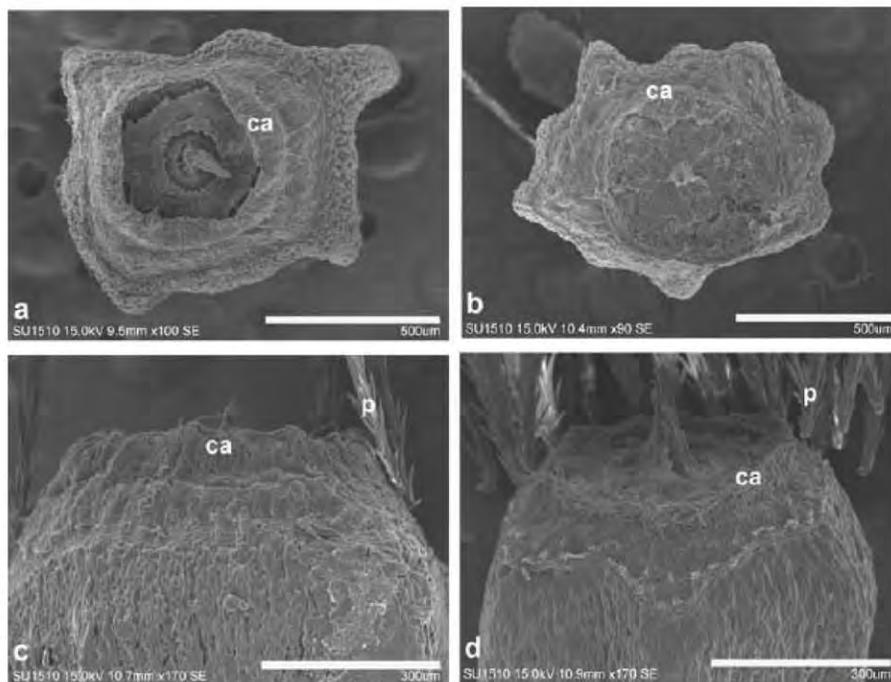


Figura 1. Achene apices of *Stramentopappus pooleae* (a, c) and *S. congestiflorus* (b, d), showing the apical callous (ca) and the pappus (p) placement outside the apical callous.

and the numerous lenticels on branches and stems. Finally, the known geographical distribution of both taxa is limited to a few localities in the mountains of northern Oaxaca.

Materials and methods

Herbarium specimens of the subtribe Leiboldiinae housed in several Mexican herbaria were revised, especially those at MEXU, FCME, IEB (Thiers, 2013). Several specimens of the new taxon were identified as *Stramentopappus pooleae*, *Vernonia alamanii* DC., and *Vernonia karviskiana* DC. subsp. *inuloides* (DC.) S. B. Jones.

In order to evaluate the taxonomic circumscription of the new taxon and other closely related taxa, a multivariate analysis was carried out. Specimens of *Stramentopappus pooleae*, *Bolanosa coulteri* A. Gray, and *Leiboldia* with which this new taxon could be confused were included in the analysis. Morphological similarity was assessed among 5 taxa (OTUs) comparing 14 morphological characters (Table 1) mostly codified as presence-absence (Table 2). The clustering analysis was obtained through the use of Manhattan distances coefficient and the UPGMA procedure. In addition, a principal coordinate analysis using the same data matrix (Table 2) was accomplished.

All these analyses were carried out using the Ntsys 2.02i program (Rohlf, 1998).

Description

Stramentopappus congestiflorus Redonda-Martínez and Villaseñor, sp. nov.

Type: Oaxaca, Mexico. Distrito de Ixtlán. Municipio de Santiago Laxopa: sierra de Juárez, camino de Natividad a Talea, 2.5 km al S de la desviación a Yalina (Comedor Maravillas) 17°15'25" N, 96°19'03" O, 2 700 m, 3 ago 1985, D. H. Lorence 4700 (Holotype: MEXU). Fig. 2.

Differt a *S. pooleae* capitulis in glomerulis aggregatis et flosculis per capitulum minus numerosis.

Shrubs or subshrubs 1.5-2.0 m tall. Stems striate, tomentulose or glabrescent, with numerous lenticels. Leaves alternate, petioles 0.8-1.2 cm long, blades elliptic-ovate, 8.0-13.0 cm long, 3.0-5.0 cm wide, both surfaces bearing with short stipitate-glandular hairs, the abaxial surface tomentulose when young, glabrescent with age; leaf base acute, sometimes decurrent along petiole, apex apiculate, margins serrate. Capitula 12-20, homogamous, discoid, sessile forming glomerules or short pedunculate, peduncles 1.0-3.0 mm long; involucre campanulate, 11.0-13.0 mm long, 8.0-11.0 mm wide; phyllaries 6 or 7 seriate,

Table 1. Morphological characters used in the multivariate analysis

<i>Characters</i>	<i>States</i>
1. Growth form	0) perennial herb, 1) shrub or subshrub
2. White-tomentose pubescence on branches	0) present, 1) absent
3. Lenticels on branches	0) absent, 1) present
4. White-tomentose pubescence on mature leaves undersurface	0) present, 1) absent
5. Capitula aggregation	0) glomerules, 1) lax corymbs
6. White-tomentose pubescence on phyllaries	0) absent, 1) present
7. Bracts surrounding the inflorescence	0) present, 1) absent
8. Peduncles	0) short or absent, 1) long
9. Number of florets per capitulum	0) 100 or more, 1) 50-80, 2) 30 or less
10. Paleae	0) absent, 1) present
11. Achenes shape	0) oblanceolate, 1) oblong, 2) obovate
12. Position of pappus with respect to the apical achene's callous	0) inside the callous, 1) outside the callous
13. Pappus persistence	0) persistent, 1) caducous
14. Pappus color	0) white, 1) straw-yellow

Table 2. Characters and state characters codified among the 5 OTUs analyzed (Table 1)

<i>Characters</i>	<i>Bolanosa coulteri</i>	<i>Leiboldia guerreroana</i>	<i>Leiboldia serrata</i>	<i>Stramentopappus pooleae</i>	<i>Stramentopappus congestiflorus</i>
1	0	0	1	1	1
2	1	1	1	0	1
3	0	0	0	1	1
4	0	0	0	1	1
5	0	0	0	1	0
6	0	0	0	1	1
7	0	0	0	1	1
8	0	0	0	1	0
9	1	1	0	0	2
10	1	0	0	0	0
11	0	1	1	2	2
12	0	0	0	1	1
13	0	1	1	1	1
14	0	0	0	1	1

graduate, oblong-lanceolate, apices obtuse-mucronate, tomentulose-glandular or glabrescent with age, outer series 5.0-6.0 mm long, 3.0-3.5 mm, inner series 8.0-10.0 mm long, 2.0-3.0 mm wide. Florets 20-30 per capitulum, corollas purple, actinomorphic; 7.0-12.0 mm long, tube 4.0-8.0 mm long, lobes 3.0-4.0 mm long, provided with short stipitate-glandular hairs, throat poorly defined; anthers 3.0-4.0 mm long, glabrous, apical anther appendages triangular, base sagittate; style branches elongate, acute,

pilose, 2.0-3.0 mm long. Achenes obovate (Fig. 3), glabrous, 4 or 5 ribbed, 2.0-3.0 mm long; pappus setae capillary, multiseriate, deciduous, 3.0-5.0 mm long. Pollen 40.0-50.0 μ m diameter, subechinolphate, tricolporate, with perforated tectum (Fig. 4).

Taxonomic summary

Distribution: endemic of the state of Oaxaca, at present only known from Sierra de Juárez in northern Oaxaca, District of Ixtlán (Fig. 5). It is difficult to clearly establish



Figura 2. Picture of the holotype of *Stramentopappus congestiflorus* Redonda-Martínez and Villaseñor.

the conservation status due to the environmental policies implemented by inhabitants of the region, difficult access to the area of distribution and lack of floristic knowledge of the area.

Phenology: flowers and fruits from May to September.

Habitat: pine oak and humid mountain forests, at elevations between 2 300-2 850 m, and generally associated with species of *Meliosma* Blume (Sabiaceae), *Ocotea* Aubl. (Lauraceae), *Persea* Mill. (Lauraceae), and *Prunus* L. (Rosaceae).

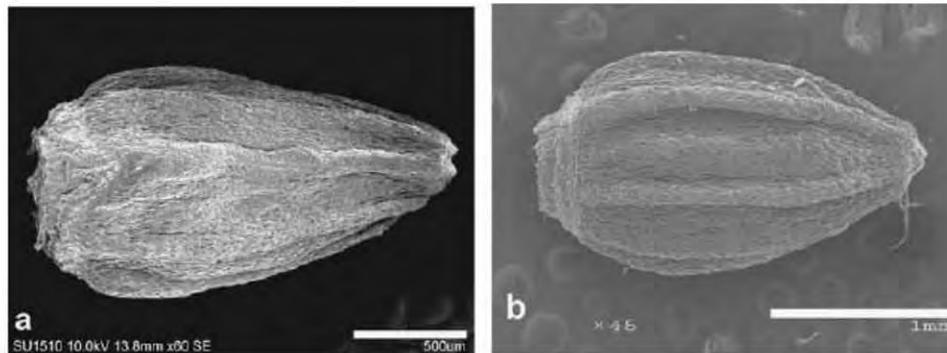


Figura 3. Achenes of *Stramentopappus congestiflorus* (a) and *S. pooleae* (b).

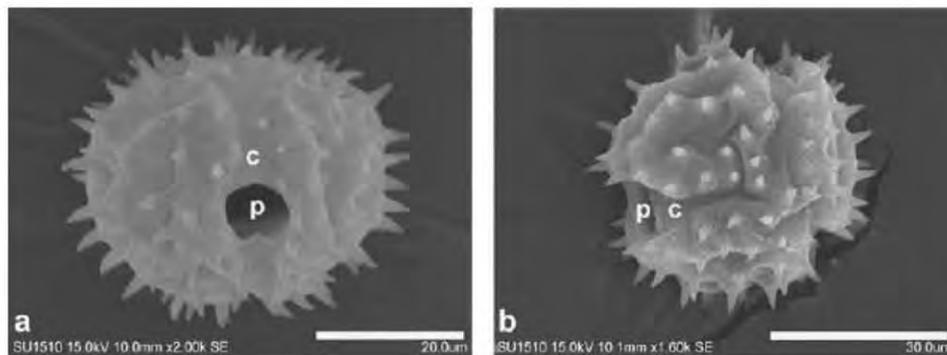


Figura 4. Pollen of *Stramentopappus congestiflorus*: a, pollen grain in equatorial view showing the colpus (c) and porus (p); b, pollen grain in polar view, showing the three pollen apertures and the microperforate tectum.

Etymology: the specific epithet alludes to the capitula aggregated into glomerules.

Additional material examined: Oaxaca. Distrito de Ixtlán. Municipio de Capulalpan de Méndez: NE del río Natividad 17°18'20" N, 96°22'35" O, 2 370 m, 27 sep 2002, *S. Figueroa* y *F. Y. Guzmán* 289 (FCME, MEXU); 7 sep 2003, *S. Figueroa* y *F. Y. Guzmán* 671 (MEXU).

Municipio de Santa María Yalina: sierra de Juárez, camino de Capulalpan a Talea, 2.5 km al N de la desviación a Yalina 17°16'25" N, 96°18'29" O, 2 850 m, 31 may 1983, *D. H. Lorence* 4221 (MEXU). Municipio de San Miguel Yotao: sierra Norte, 4 km al SO de Yotao, alrededores de Llano Machín camino a Capulalpan, 17°21'47" N, 96°22'05" O, 2 300 m, 17 jun 1997, *S. Acosta* 2799 (IEB, MEXU).

Key to the species of the genus *Stramentopappus*.

- 1. Capitula clustered in glomerules; peduncles less than 3 mm long; phyllary apices obtuse-mucronate; florets \leq 30 per capitulum *S. congestiflorus*
- 1. Capitula clustered in lax corymbs; peduncles 5 mm long or more; phyllary apices subulate; florets \geq 100 per capitulum *S. pooleae*

Remarks. *Stramentopappus congestiflorus* could be confused with *B. coulteri* or *Leiboldia* spp. based on the capitula clustered in glomerules. However, the lack of bracts surrounding the glomerules distinguishes *Stramentopappus* from the 2 latter genera. Additionally,

this new species also lacks the white-tomentose pubescence on the mature branches, the leaf undersurface, and the phyllaries which are characteristic of *Bolamosa* and *Leiboldia*. The straw-yellow multiseriate pappus and the geographical distribution of this new species also help

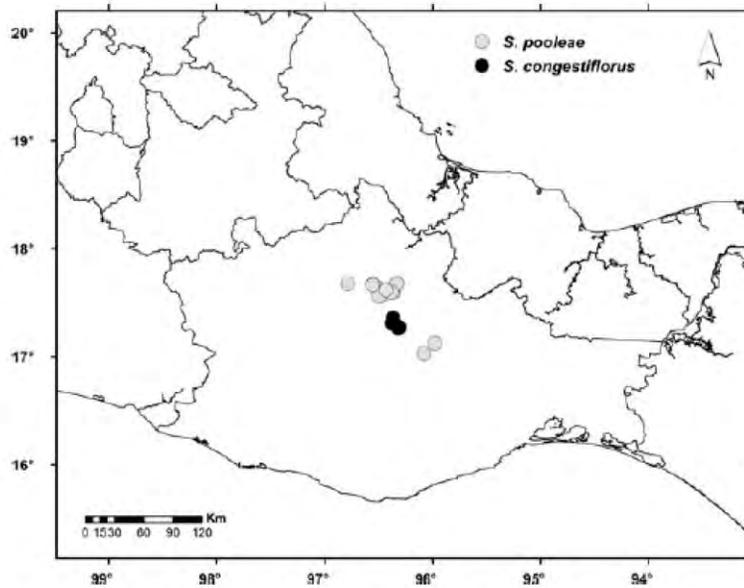


Figura 5. Geographic distribution of the species of *Stramentopappus* in the state of Oaxaca.

separate these taxa.

Stramentopappus congestiflorus is only known from 5 collections from the District of Ixtlán; *S. pooleae* has

a wider distribution, including the districts of Choapan, Cuicatlán, Ixtlán, Mixe, and Tuxtepec (Fig. 5). *Leiboldia* does not occur in the sierra de Juárez (Oaxaca) where

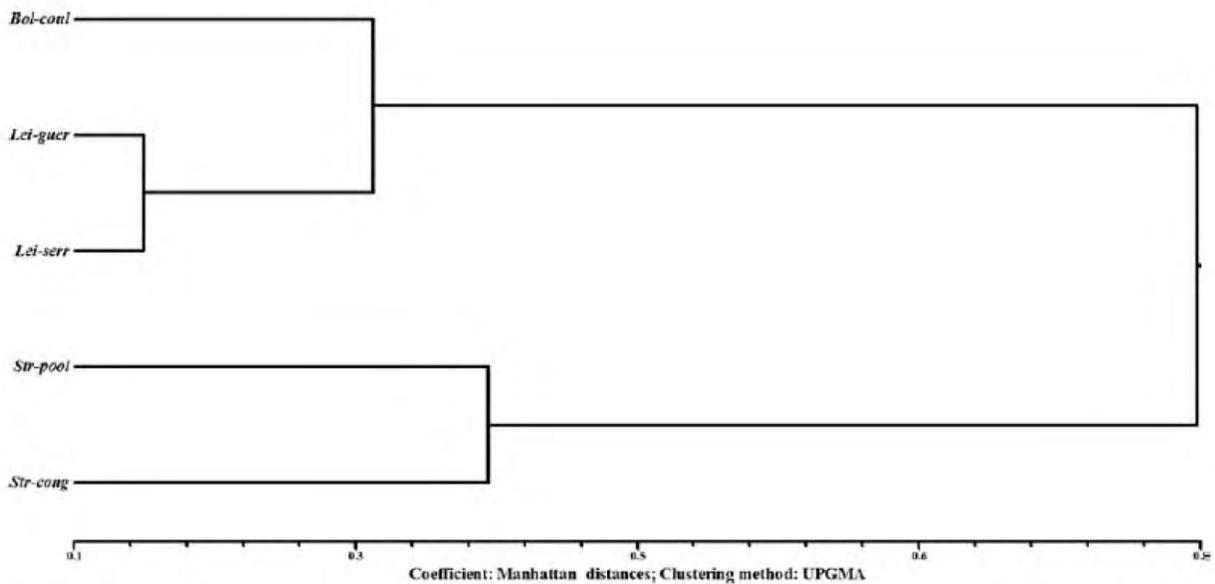


Figura 6. Phenogram showing the similarity patterns among species of the genera *Bolanosa* (*Bol-coul*= *Bolanosa coulteri*), *Leiboldia* (*Lei-guer*= *Leiboldia guerreroana*, *Lei-serr*= *Leiboldia serrata*), and *Stramentopappus* (*Str-cong*= *Stramentopappus congestiflorus*, *Str-pool*= *Stramentopappus pooleae*).

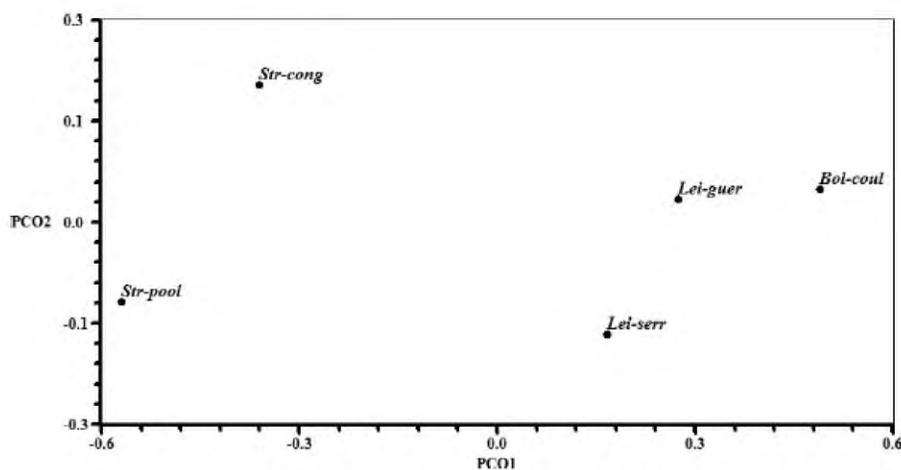


Figura 7. Scatter diagram showing the first two principal coordinates and the distribution of the species of the genera *Bolanosa* (*Bol-coul*= *Bolanosa coulteri*), *Leiboldia* (*Lei-guer*= *Leiboldia guerreroana*, *Lei-serr*= *Leiboldia serrata*), and *Stramentopappus* (*Str-cong*= *Stramentopappus congestiflorus*, *Str-pool*= *Stramentopappus pooleae*).

Table 3. Loading values of main characters in the principal coordinates analysis

Characters with highest loading	Loading in first coordinate	Loading in second coordinate
11. Achenes shape	0.6417	0.3920
2. White-tomentose pubescence on branches	0.4829	-0.3880
9. Number of florets per capitulum	0.4262	-0.5166
5. Capitula aggregation	-0.3725	—
10. Paleae	—	-0.6063

Stramentopappus is found, and similarly, *Bolanosa* is more widely distributed and is found in west-central Mexico in the states of Guanajuato, Jalisco, Michoacán, and Zacatecas; *Leiboldia* is found mostly in the mountains of eastern and southern Mexico in the states of Hidalgo, Oaxaca, Querétaro, Puebla and Veracruz.

Multivariate analysis. The clustering analysis is summarized in the phenogram illustrated in figure 6. Two main groups can be observed, the first is formed by *B. coulteri* and *Leiboldia* (including *L. guerreroana* (S.B. Jones) H. Rob. and *L. serrata* (D. Don) Gleason) and the second by the 2 species of *Stramentopappus*. The ordination analysis also resulted in a similar distinction among taxa as that observed in the clustering analysis (Fig. 7). The first principal coordinate clearly separates the species of *Stramentopappus* from the species in other genera. The loading values of the main characters in each coordinate are given in table 3. Results of these analyses further support the conclusion that there is a new taxon and its proper placement is in the genus *Stramentopappus*.

Acknowledgments

The first author would like to thank the Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM and Conacyt for support (grant 263523) to carry out graduate studies in the Botany Department, Instituto de Biología. Claudio Delgadillo, Rosaura Grether, Rosalinda Medina and Fernando Chiang revised the manuscript and made important suggestions to improve it. Also to the anonymous referees that have helped to improve the text. María del Rosario García-Peña helped with the management of type material and Berenit Mendoza-Garfias, assisted with the use of the scanning electronic microscope and sample pictures. We thank the curators of the cited herbaria for the facilities provided to review the material.

Literature cited

Keeley, S. C. and H. Robinson. 2009. Vernoniae. In Systematics, evolution and biogeography of the Compositae, V. A. Funk,

- A. Susanna, T. F. Stuessy and R. J. Bayer (eds.). IAPT. Vienna. p. 439-469.
- Robinson, H. and V. A. Funk. 1987. A phylogenetic analysis of *Leiboldia*, *Lepidonia*, and a new genus *Stramentopappus* (Vernonieae: Asteraceae). *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie*. Leipzig 108:213-228.
- Rohlf, F. J. 1998. NTSYS-pc. Numerical taxonomy and multivariate analysis system. Ver. 2.02i. Exeter Software, New York.
- Thiers, B. (continuously updated). Index Herbariorum: a global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <http://sweetgum.nybg.org/ih/>; last access: 21.VI.2013.

Lepidonia alba (Asteraceae: Vernonieae: Leiboldiinae) a New Species from the State of Chiapas, Mexico.

Rosario Redonda-Martínez^{1, 3} and Esteban Manuel Martínez Salas²

¹ Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Av. Ciudad Universitaria 3000, C.P. 04360, Coyoacán, Distrito Federal. México.

² Herbario Nacional de México, Departamento de Botánica, Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, Departamento de Botánica, Apartado postal 70-233, C.P. 04510, Coyoacán, Distrito Federal. México.

³ Author for correspondence (mrrm.unam@yahoo.com.mx)

Abstract—A new species, *Lepidonia alba* Redonda-Martínez & E. Martínez (Asteraceae, Vernonieae), of the state of Chiapas, Mexico is described. The new species is distinguished from the species *Lepidonia salvinae*, which is also distributed in this region, by the presence of white flowers, diversity of trichomes on the phyllaries, the presence of glands at the base of the cypsela and the microsculpture pattern of the outer surface of the cypsela.

Key words—Compositae, *Lepidonia salvinae*, new taxon, Tacana Volcano.

Lepidonia S.F. Blake is one of four genera of subtribe Leiboldiinae H. Rob., one of the 21 subtribes of the tribe Vernonieae (Keeley and Robinson 2009). In the original description, *Lepidonia* differs from the other genera of Vernonieae by a paleaceous receptacle, like the one present in *Bolanosa* A. Gray from Mexico and *Heterocoma* DC. from Brazil (Blake 1936).

Lepidonia is considered to be a monophyletic group, related to *Leiboldia* Schltldl, ex Gleason and *Stramentopappus* H. Rob. & V. A. Funk (Robinson and Funk 1987; Keeley et al. 2007). However the taxonomic history of the genus has been complicated. Some years after its description as a new genus, Turner (1981) transferred the only described species to the genus *Vernonia* Schreb., and used the generic name *Lepidonia* to delimitate a section which includes *Vernonia paleata* (S. F. Blake) B. L. Turner (= *Lepidonia paleata* S. F. Blake), as well as six other species currently classified in *Lepidonia*. In a recent study, Turner (2007) kept in section *Lepidonia* eight species that are currently included in the genus *Lepidonia*, four of which are endemic to Mexico, one is shared between Mexico and Guatemala, two are endemics from Guatemala and one is endemic to Costa Rica (Redonda-Martínez unpubl. data).

As a product of the constant exploration of the state of Chiapas by the second author, a population that at first instance would correspond to *Lepidonia salvinae* (Hemsl.) H. Rob. & V. A. Funk was found. However, the individuals of this population present some macroscopic and microscopic characters that allow us to consider it as a new species. One of these characters is the presence of green phyllaries and white corollas (vs. purple phyllaries and corollas, Figure 1). In this paper the new species of *Lepidonia* is described and illustrated.

MATERIALS AND METHODS

Extensive field work was carried out in the state of Chiapas (Mexico) during the winter season of 2012 and 2013, which is the flowering season of the species of the genus *Lepidonia*. Herbarium specimens were collected for further study and deposited in CHIP, GENT, MEXU and other collections.

Fragments of leaves, phyllaries, florets and cypselae were analyzed with a scanning electronic microscope (SEM). The removed material came from herbarium specimens held at the National Herbarium of Mexico (MEXU). The material was washed and hydrated with hot water (85 - 90 °C) for 2 hours, after which it was dehydrated in a successive series of alcohol with concentrations varying from 30% to 70%, with changes each 2 h. To remove impurities, the samples in 70% alcohol were placed inside microfuge tubes, which were put in a beaker with water and a magnetic stirrer for 24 h. After this we followed the dehydration process to absolute alcohol and then to critical point with 99.8% pure CO₂ in an Emitech K850 dryer.

Dried samples of leaves, phyllaries and florets were placed both at abaxial and adaxial view on an adherent double carbon ribbon, fixed on a sample holder, and covered with a gold film of 20 mÅ thick in a Quorum Q150R ES metallizing for 2 min. We repeated this process twice. Consequently, samples were observed in a Hitachi SU1510 SEM at different magnifications using a voltage of 10 kV. Cypselae were placed directly on the adherent double carbon ribbon, and processed the same way as the other structures.

TAXONOMIC TREATMENT

Lepidonia alba Redonda-Martínez & E. Martínez, sp. nov. —TYPE: MÉXICO. Chiapas. Municipio de Cacahoatán: 5 km SSE de Agua Caliente 15°8'40" N, 92°8'47" W, 2162 m elev., 7 jan 2012, E. Martínez S. *et al.* 42631 (Holotype: MEXU!, Isotypes: CHIP!, CTES!, GENT!, IEB!, NY!, US!).

Shrubs 4.0 m high. Stems striate, ferruginous-pilose. Leaves alternate, petioles 1.5-2.2 cm long, ferruginous-pilose, blades lanceolate or elliptic-lanceolate, 10.9-17.4 cm long, 2.5-5.8 cm wide, both surfaces pilose and glandular; leaf base decurrent along the petiole, apex acute or apiculate, margins serrate. Heads 2–4, homogamous, discoid, pedunculate, forming corymbs 2–4 heads, sometimes solitary heads, pedicels 2.6–4.1 cm long, ferruginous-pilose. Involucre graduate, campanulate, 1.4–1.7 cm long, 1.9–2.3 cm wide; involucral bracts in 5–6 series, oblong, apex very widely ovate mucronate, pilose-glandular, outer series 5.8–6.2 mm long, 4.0–4.2 mm wide, interior series 13.6–15.8 mm long, 2.3–2.7 mm wide. Florets 90–106 per head, white, actinomorphic; corolla 16.0–19.0 mm long, tube 9.0–10.0 mm long, covered with glandular trichomes, lobules 7.0–9.0 mm long, glandular trichomes present especially at the apex, throat poorly defined. Anthers 4.0–5.0 mm long, glabrous, triangular at the apex, sagittate at the base. Style 16.0–18.0 mm long, branches elongate, acute, pilose, 4.0-5.0 mm long. Cypselae oblong, glabrous, 4 or 5 ribbed, 4.0–5.0 mm long. Pappus of capillary bristles, biseriate, deciduous, 6.0–6.6 mm long. Pollen 35–45 µm diameter, subechinolphate, tricolporate, with perforated tectum Figures 2-3.

Etymology—The specific epithet refers to the white corolla, which contrasts with the characteristic violet corollas in most species of Vernoniaceae.

Distribution, Habitat and Ecology—*Lepidonia alba* is known only from the type collection, a relatively common feature in other species of the genus such as *L. corae* (Standl. & Steyererm.) H. Rob. & V. A. Funk and *L. paleata* S. F. Blake. In contrast, the distribution of *L. salvinae* includes several locations in Chiapas and Guatemala (Figure 4), a distribution which is similar to that of the toad *Incilius tacanensis* Smith. *L. alba* is restricted to mountain cloud forest. The flowering and fruiting period are

poorly known, but based on the type specimen flower and fruits can be found from December to January. The distribution of *L. alba* is similar to other species of plants that are only known from the Tacana Volcano, for example *Zinowiewia tacanensis* Lundell; *Dioscorea tacanensis* Lundell; *Rhipidocladum martinezii* Davidse & R. Pool; *Stelis tacanensis* R. Solano & Soto-Arenas and *Hydrangea steyermarkii* Standl.

Morphological Affinities— *Lepidonia alba* is morphologically similar to other species of *Lepidonia* and shares with them habit, number of flowers in a head, number of ribs and cypselae shape and straw-colored deciduous pappus. It is probably closely related to *L. salvinae*, with which it may be confused. Both species share some morphological characteristics (e.g. phyllary apices with very widely ovate mucronate tips, the number of flowers and cypselae form) and a geographic distribution on Tacana Volcano which is in the middle of the state of Chiapas, Mexico and the middle of the department of San Marcos, Guatemala. The restricted known distribution of *L. alba* may be due to a lack of collections or a micro endemism of recent origin.

On the other hand, among the differences between *L. alba* and *L. salvinae* in addition to the white color of corollas are various micro characters of the new taxon, such as the lack of conic and acicular trichomes on the corolla lobes, the presence of flagelliform trichomes on the phyllaries, presence of glands on the base of cypselae and the alveolate micro sculptural pattern on the cypselae surface (Figures 5-6, Table 1). Micro characters in generic and specific delimitation have been widely applied in Asteraceae (King and Robinson, 1972). Specifically the taxonomic value of trichomes in delimitation of closely related species in Vernonieae has been tested in several studies (Hunter 1967; Faust and Jones 1973; King and Jones 1975; Redonda-Martínez and Villaseñor 2009), and they are important for defining the new taxon.

ACKNOWLEDGEMENTS

RRM thanks Berenit Mendoza-Garfias for the magnificent photographs of scanning electronic microscope and the Posgrado en Ciencias Biológicas of the Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) and Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) for the grant (263523) for postgraduate studies. Itzi Fragoso-Martínez provided valuable comments that greatly enriched the manuscript.

EMMS is grateful to the Mohammed Bin Zayed Species Conservation Fund (project number 11251854) for financial support of *Hydrangea* research in Mexico, during which this new taxon was discovered. He also acknowledges the Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT; permit number SGPA/DGGFS/712/3804/10) for the permission to collect material; Francisco Javier Jiménez González, Regional Director Frontera Sur, Istmo y Pacífico Sur of the Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP), for permission to collect within Natural Protected Areas as well as the local CONANP staff members for the help given with logistics and support in the field; the staff of the herbarium CHIP, Dirección de Botánica Dr. Faustino Miranda in Tuxtla Gutiérrez, Chiapas for support with field and herbarium work and logistics. Ramiro Cruz Durán (Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México) is greatly acknowledged for the fast and careful work on the splendid illustration presented here. The authors acknowledge the valuable comments of two anonymous reviewers, which helped improve considerably the manuscript.

LITERATURE CITED

- Blake, S. F. 1936. *Lepidonia* a new genus of Vernonieae, with a nomenclatural note on the name *Leiboldia*. *J. Wash. Acad. Sci.* 36: 452-460.
- Faust, W. Z. and S. B. Jones Jr. 1973. The systematic value of trichome complements in a North American group of *Vernonia* (Compositae). *Rhodora* 75: 517-528.
- Hunter, G. E. 1967. Chromatographic documentation of interespecific hibridization in *Vernonia*: Compositae. *Amer. J. Bot.* 54: 473-477.
- Keeley, S. C. and H. Robinson. 2009. Vernonieae. Pp. 439-469 in *Systematics, evolution and biogeography of the Compositae* eds. Funk, V. A., A. Sussana, T. F. Stuessy and R. J. Bayer. Vienna, Austria: International Association for Plant Taxonomy (IAPT).
- Keeley, S. C., Z. H. Forsman y R. Chan. 2007. A phylogeny of the "evil tribe" (Vernonieae: Compositae) reveals Old/New World long distance dispersal: support from separate and combined congruent datasets (*trnL-F*, *ndhF*, ITS). *Molec. Phylogen. Evol.* 44: 89-103.
- King, B. L. and S. B. Jones. 1975. The *Vernonia lindheimeri* complex (Compositae). *Brittonia* 24: 74-86.
- King, R. M. and H. Robinson. 1972. Studies in the Eupatorieae (Asteraceae) LXXXVII. The genus *Alomia*. *Phytologia* 24: 108-111.
- Redonda-Martínez, R. and J. L. Villaseñor-Ríos. 2009. Asteraceae, Tribu Vernonieae. Pp 1-23 in *Fl. del Valle de Tehuacán-Cuicatlán 72* eds. R. Medina-Lemos, J. G. Sánchez-Ken, A. García-Mendoza, S. Arias-Montes. Distrito Federal, México: Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (IB-UNAM).
- Robinson, H. and V. A. Funk. 1987 A phylogenetic analysis of *Leiboldia*, *Lepidonia*, and a new genus *Stramentopappus* (Vernonieae: Asteraceae). *Bot. Jahrb. Syst.* 108: 213-228.
- Turner, B. L. 1981. New species and combinations in *Vernonia* sections *Leiboldia* and *Lepidonia* (Asteraceae), with a revisional conspectus of the groups. *Brittonia* 33: 401-412.
- Turner, B. L. 2007. The Comps of Mexico 8: Liabeae and Vernoniae. *Phytologia Mem.* 12: 35-137.

TABLE 1. Comparative table between *Lepidonia alba* and *L. salvinae*. Detailed images of these characters are shown in Figures 5-6.

Character	<i>L. alba</i>	<i>L. salvinae</i>
Corolla color	White	Purple
Phyllary color	Green	Purple
Trichomes of the adaxial surface of the leaf	Uniseriate with 2 or 3 basal cells with 1 acicular apical cell	Uniseriate with 2 or 4 basal cells with 1 subulate apical cell
Trichomes of the abaxial surface of the leaf	Glandular	Glandular
Conic trichomes on the corolla lobes	Absent	Present
Acicular trichomes on the corolla lobes	Absent	Present
Trichome form on the phyllaries	Flageliform, Uniseriate with 2 or 4 basal cells, with 1 acicular apical cell	Uniseriate with 2 or 4 basal cells, with 1 subulate apical cell
Glands on the cypsela	Present on the base	Absent
Micro sculptural pattern of the cypsela surface	Reticulate-alveolate	Reticulate-pustulate



FIG. 1. *Lepidonia alba* (A) and *L. salvinae* (B-C) in their habitat on the Tacana Volcano, branches with inflorescences where the differences in the color of corollas and phyllaries can be seen in both taxa.

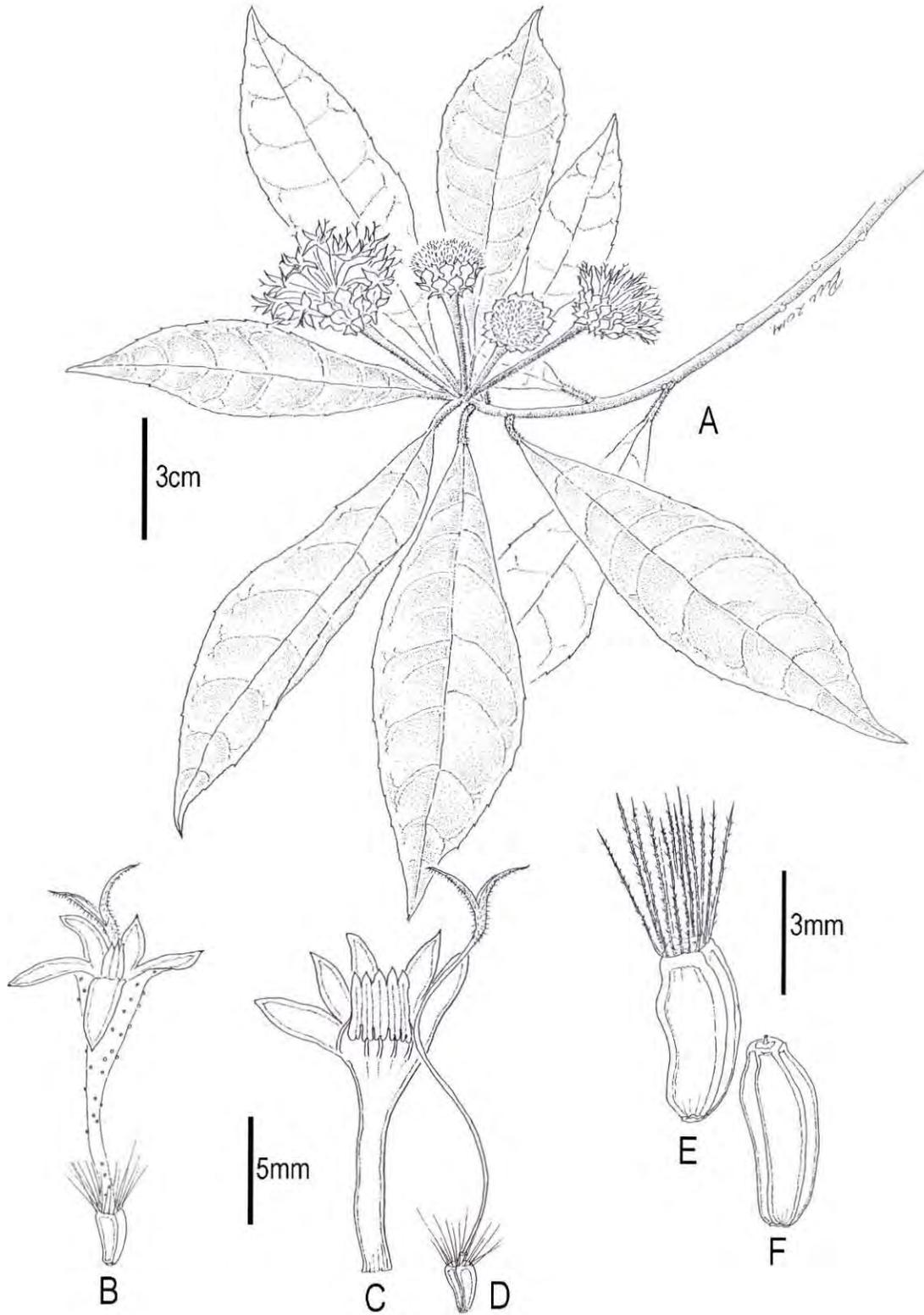


FIG. 2. *Lepidonia alba* sp. nov. A. Branch with heads. B. Flower. C. Detail of flower and androecium. D. Detail of gynoecium. E. Cypsela with pappus. F. Detail of cypsela.

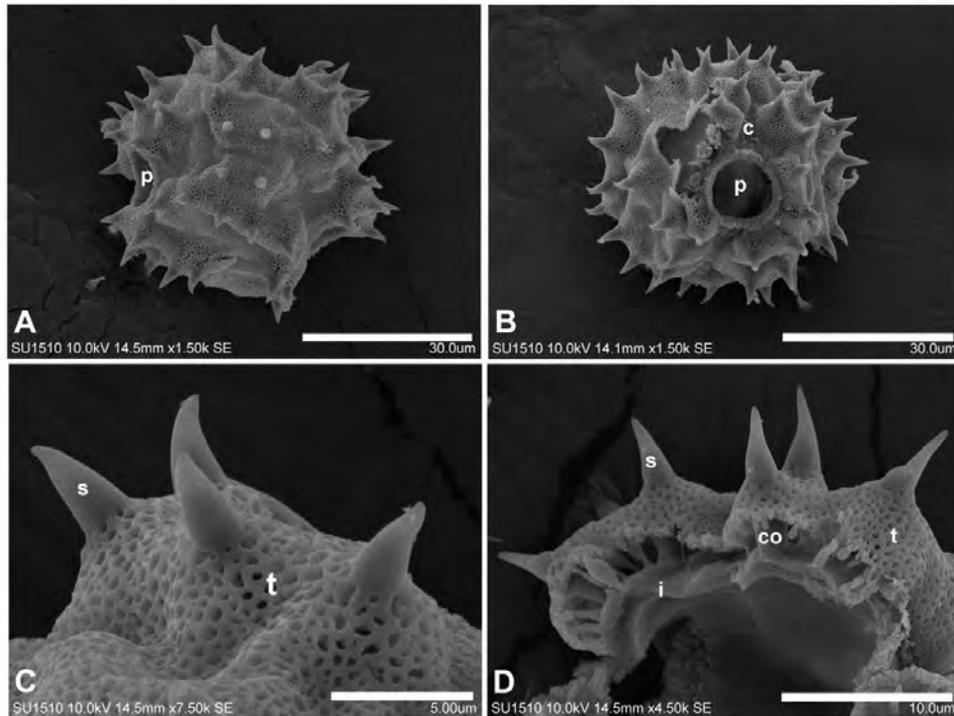


FIG. 3. Pollen of *Lepidonia alba*. A. Polar view showing the pore (p). B. Equatorial view showing the pore (p) and colpus (c). C. Detail of microperforate tectum (t) and spines (s). D. Broken pollen grain showing the spines (s) microperforate tectum (t), intine (i) and collumelae (co).

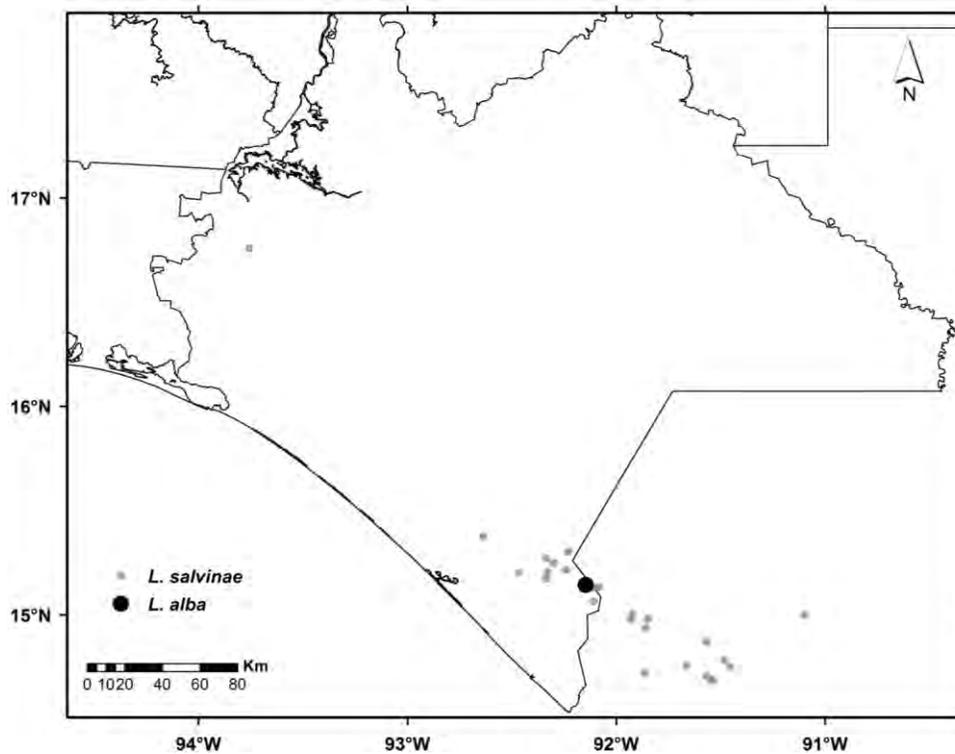


FIG. 4. Distribution map of *Lepidonia alba* and *L. salvinae*.

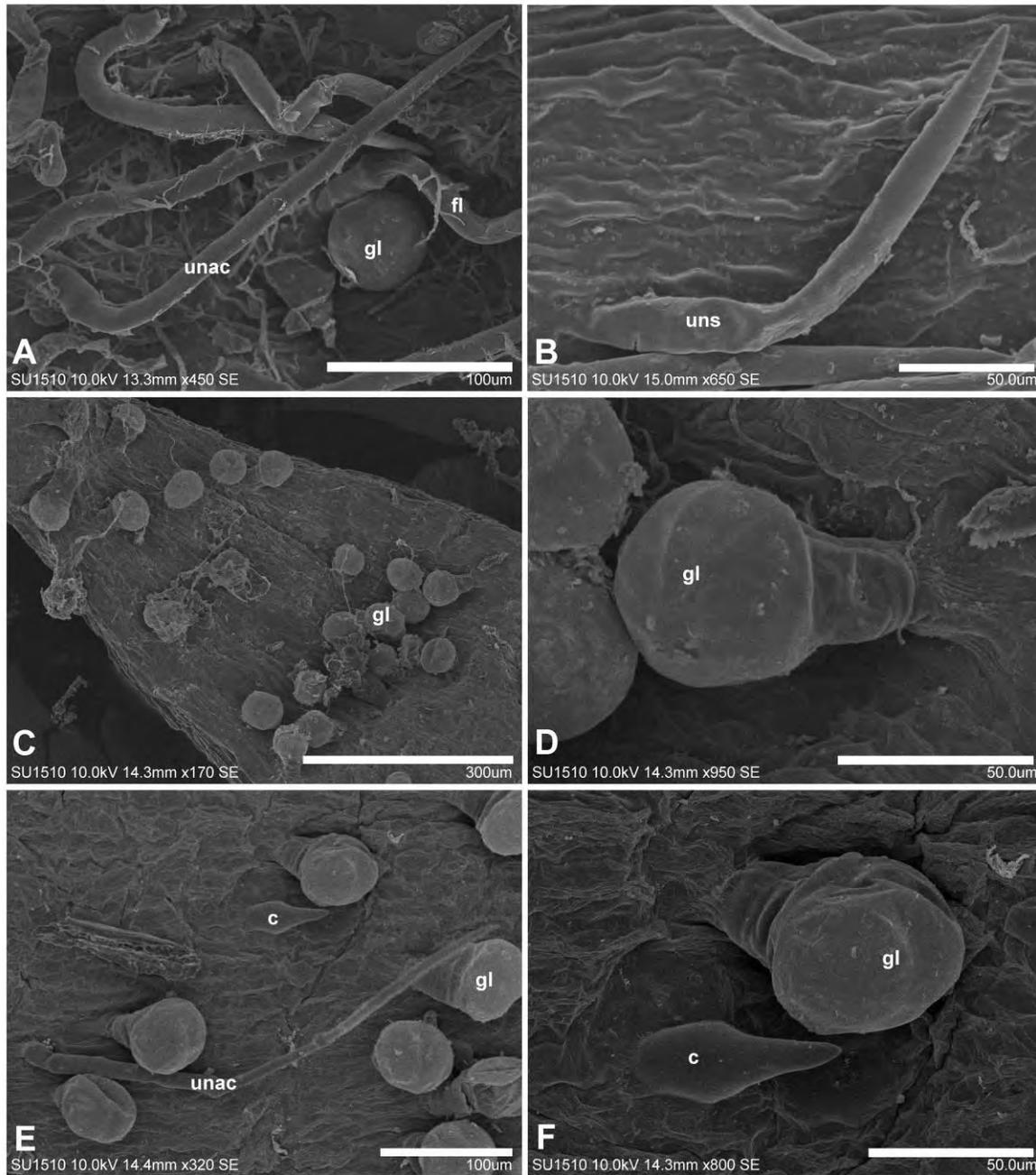


FIG. 5. Trichome diversity on the phyllaries and corolla lobes of *Lepidonia alba* (A, C, D) and *L. salvinae* (B, E, F). A-B. Trichomes of the phyllaries, flagelliform (fl), gland (gl), uniseriate trichome with acicular apical cell (una), uniseriate trichome with 1 subulate apical cell (uns). C-F. Trichomes of the corolla lobes, gland (gl), conic trichome (c), uniseriate trichome with 1 acicular apical cell (una).

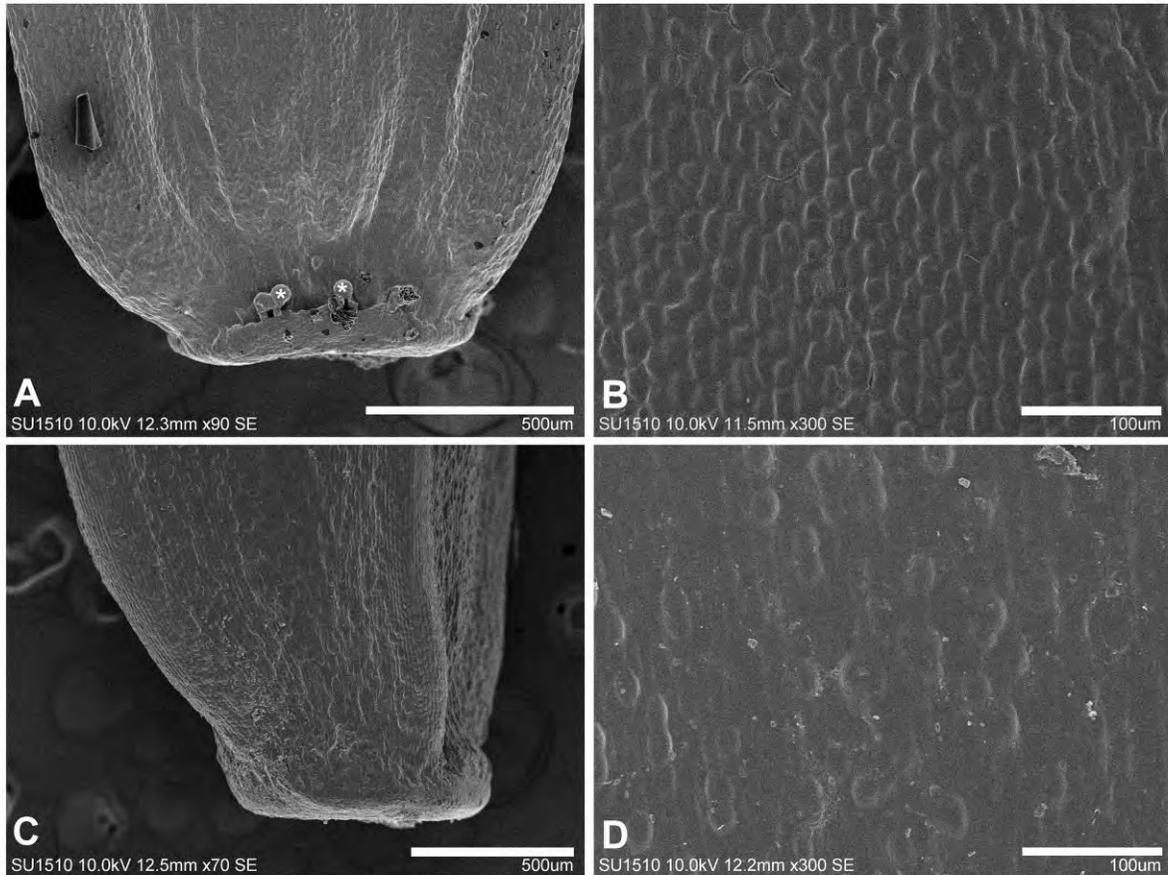


FIG. 6. Characteristics of the base and surface of the cypselae of *Lepidonia alba* (A, B) and *L. salvinae* (C, D). A. Base of the cypselum of *L. alba* with glands (asterisked *) upper of the abscission zone (carpopodium). B. Surface detail of the cypselum of *L. alba* with a alveolate micro sculptural pattern. C. Base of cypselum of *L. salvinae* without pubescence on the upper part of the abscission zone (carpopodium). D. Surface detail of the cypselum of *L. salvinae* with a reticulate-pustulate micro sculptural pattern.

Tratamiento taxonómico de la subtribu Leiboldiinae H. Rob. (Vernonieae, Asteraceae)

Historia taxonómica de Leiboldiinae

Leiboldiinae es una de las 21 subtribus de Vernonieae, los taxones que la integran se caracterizan por presentar inflorescencias corimbiformes o glomérulos con pocas cabezuelas y flores numerosas, filarios en número igual al de las flores, indumento blanco, tomentoso, tallos y hojas, vilano deciduo, cipselas 4-5 costilladas, generalmente glabras y número cromosómico $n = 19$ (Robinson, 1999, 2007). En la delimitación más reciente de Leiboldiinae (Keeley y Robinson, 2009), la subtribu incluye cuatro géneros: *Bolanosa*, *Leiboldia*, *Lepidonia* y *Stramentopappus* que se distribuyen principalmente en regiones montañosas de México y Centroamérica (Keeley et al., 2007).

La subtribu se ha resuelto como un grupo monofilético al analizar caracteres morfológicos (Robinson y Funk, 1987; Keeley y Turner 1990) y moleculares (Keeley y Jansen, 1994; Keeley et al., 2007). Sin embargo, a lo largo de la historia el grupo ha presentado diversos problemas taxonómicos. Schlechtendahl (1847) señaló a *Leiboldia* como “género o sección” de *Vernonia*, pero no validó el nombre, que después fue publicado por Bentham y Hooker (1873), como una sección del género *Vernonia*. Gleason (1906) consideró a *Leiboldia* como un género e incluyó en él a cuatro especies: *Leiboldia leiboldiana* (Schltdl.) Gleason (= *L. serrata*), *Leiboldia mexicana* (Less.) Gleason (= *Lepidonia mexicana* (Less.) H. Rob. & V.A. Funk), *Leiboldia salvinae* (Hemsl.) Gleason (= *Lepidonia salvinae* (Hemsl.) H. Rob. & V.A. Funk) y *Leiboldia serrata* (D. Don.) Gleason. Posteriormente, transfirió a *L. mexicana* y *L. salvinae* a *Vernonia* y mantuvo a las otras dos especies en *Leiboldia* (Gleason, 1922). Blake (1926) descartó el género *Leiboldia*, lo ubicó en sinonimia y transfirió todas las especies a *Vernonia*. Años después Blake (1936) reconsideró la validez genérica de *Leiboldia* y describió a *Lepidonia* como un nuevo género de Vernonieae, el cual diferenció por la presencia de páleas en el receptáculo; carácter que es inusual en la tribu y se presenta únicamente en los géneros *Bolanosa* A. Gray, *Centauroopsis* Bojer ex DC., *Heterocoma* DC., *Chronopappus* DC., *Dewildemania* O. Hoffm., *Diaphractanthus* Humbert, *Sipolisia* Glaz. ex Oliv. y *Trichospira* Kunth (Stuessy y Spooner, 1988; Keeley y Robinson, 2009).

Al igual que Bentham y Hooker (1873), Jones (1979) también consideró a *Leiboldia* como una sección de *Vernonia* y señaló que las especies de esta sección se diferenciaban de otras vernonias por el hábito arbustivo, las cabezuelas con una gran cantidad de flores, la corola con una longitud comparativamente más larga respecto a otras vernonias y los granos de polen equinados, considerados como el tipo polínico más ancestral de *Vernonia*. Asimismo, incluyó a *Vernonia callilepis* Gleason (= *Lepidonia callilepis* (Gleason) H. Rob. & V.A. Funk) como sinónimo de *Vernonia salvinae* Hemsl. (= *Lepidonia salvinae*), a pesar de las diferencias morfológicas y el área de distribución de ambas especies.

Turner (1981) dividió a la sección *Leiboldia* en dos secciones: *Leiboldia* (tres especies) y *Lepidonia* (siete especies). Con base en la similitud que presentan en las inflorescencias y las cipselas, propuso una estrecha relación entre las secciones *Lepidonia* y *Cyanopsis*, esta última presente en África. También consideró que la sección *Lepidonia*, estaba relacionada con los géneros africanos *Diaphractanthus* y *Centauroopsis*, por el receptáculo paleáceo y la presencia de lactonas sesquiterpénicas. Para la sección *Leiboldia*, aseveró que el número cromosómico $n = 19$ la emparentaba con taxones africanos, pero la presencia de glaucólidos la relacionaba con especies americanas. Por otra parte, postuló una cercana relación de esta sección con *Bolanosa*, aunque incluyó a *Bolanosa coulteri* A. Gray en *Vernonia*, sin asignarla a una sección en particular; decisión

que mantuvo un trabajo más reciente (Turner, 2007), en el que incrementó el número de especies de la sección *Leiboldia* de tres a cuatro e incluyó cinco en la sección *Lepidonia*.

Robinson y Funk (1987), revalidaron nuevamente los géneros *Leiboldia* y *Lepidonia*, utilizando las diferencias que presentan estos taxones en el ápice de los filarios y las cipselas. Asimismo, al observar la disposición y número de series del vilano, segregaron al género *Stramentopappus* de *Lepidonia*. En los resultados de su análisis cladístico, ellos encontraron como sinapomorfias de los tres géneros el polen tipo A > 50 µm, la ausencia de esclerificación en la base del vilano, las cabezuelas con filarios y flores en números iguales. También señalaron que el grupo es uno de los más ancestrales del nuevo mundo y la posición intermedia de *Stramentopappus* entre *Leiboldia* y *Lepidonia*, se debía a que este género posiblemente correspondía a un morfotipo ancestral de *Lepidonia*.

Robinson (1999) segregó a la subtribu Leiboldiinae de Vernonieae, agrupando en ella a los géneros *Leiboldia*, *Stramentopappus* y *Lepidonia*, los primeros dos considerados monotípicos y el tercero con siete especies, cuya principal característica son los apéndices apicales de los filarios. *Stramentopappus* y *Lepidonia* tienen una gran cantidad de idioblastos en la pared de la cipsela y *Leiboldia* es el único taxón que presenta nodo estilar. Los tres géneros tienen reducciones en la parte superior del callo de la cipsela, carecen de vilano esclerificado y su número cromosómico es n=19. Robinson (1999) también sugirió una posible relación entre Leiboldiinae y el género *Bolanosa*, al que incluyó recientemente en la subtribu (Robinson, 2007; Keeley y Robinson, 2009). Por otra parte, transfirió a *Vernonia guerreroana* S.B. Jones a *Leiboldia*, porque esta especie presenta cipselas 4-5 costilladas, glabras; nodo estilar con rafidios abundantes y el callo apical de la cipsela está pobremente definido (Robinson, 2005).

Keeley y Robinson (2009), estimaron que Leiboldiinae incluía 11 especies; no obstante, con los resultados obtenidos en este trabajo, derivados de la revisión de colecciones científicas y el trabajo de campo, se incrementa el número a 14 especies. *Bolanosa* es el único género monotípico de la subtribu y es endémico de México; *Leiboldia* y *Stramentopappus* también son endémicos de México e incluyen dos especies cada uno. *Lepidonia* es el género más diverso con nueve especies, el incremento de siete a nueve taxones se debe al establecimiento de una nueva combinación (Redonda Martínez y Villaseñor, 2013) y el descubrimiento de una nueva especie (Redonda-Martínez y Martínez-Salas, 2015). De las 9 especies de *Lepidonia*, cinco son endémicas de México, dos endémicas de Guatemala, una endémica de Costa Rica y una se distribuye en México y Guatemala.

Subtribu **LEIBOLDIINAE** H. Rob., *Smithsonian Contr. Bot.* 89: 8. 1999.

Tipo: *Leiboldia* Schltld. ex Gleason, *Bull. New York Bot. Gard.* 4: 161. 1906.

Arbustos, ocasionalmente hierbas perennes o árboles. **Tallos** erectos, estriados, pilosos, tomentulosos o tomentosos, glabros o glabrescentes con la edad. **Hojas** alternas, pecioladas, en ocasiones sésiles o subsésiles, margen aserrado. **Inflorescencias** corimbiformes o glomérulos, terminales o axilares, difusas o compactas; **cabezuelas** homógamas, discoides, subsésiles o pedunculadas; cálculo ausente; **involucro** campanulado o hemisférico, filarios oblongos o laceolados, 5-7 seriados, subiguales, libres, persistentes, glandulares, pilosos, tomentosos o lanosos; ápice agudo, obtuso, subulado-mucronato o ampliamente ovado-apiculado; receptáculo alveolado, convexo, desnudo, ocasionalmente paleáceo. **Flores** (20-)80-120 por cabezuela, rara vez menos, actinomorfas, moradas, ocasionalmente blancas, bisexuales y fértiles, 5-lobuladas, lóbulos

triangulares, papilosos, pilosos o glandulares; **anteras** glabras, con apéndices terminales, lanceolados o deltados, base sagitada; **estilos** teretes, delgados, base cilíndrica o bulbiforme, ramas teretes, alargadas, ápice agudo-linear, pilosas en toda su extensión. **Cipselas** prismáticas, ocasionalmente obovadas o elíptico-ovadas, 4-5(-6)-costilladas, rara vez 8-10-costilladas, glabras, ocasionalmente con glándulas en la base, pilosas en el ápice o seríceas en toda la superficie; **vilano** 2-3(-4) seriado, deciduo, ocasionalmente persistente, la serie externa corta, la serie interna larga, de cerdas capilares delgadas, flexibles, rara vez rígidas, blancas o pajizas. **Polen** tipo A, subequinolofado, tricolorado, endoaperturas circulares, ovaladas u oblongas, ocasionalmente con una constricción central, tectum microperforado, rara vez rugulado, eje polar 26.0-56.2 µm, diámetro ecuatorial 27.0-58.0 µm, espinas 2.5-7.3 µm largo.

Diversidad. Subtribu con cuatro géneros y 14 especies, tres géneros y 10 especies, endémicos de México, 2 especies endémicas de Guatemala, 1 especie endémica de Costa Rica y 1 especie con distribución en México (Chiapas) y Guatemala.

Distribución. En regiones montañosas de México y Centroamérica. En México se distribuye en los estados de Chiapas, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Nayarit, Oaxaca, Puebla, Querétaro, Veracruz y Zacatecas. En Centroamérica se encuentra en Guatemala, en los departamentos de Cobán, Quetzaltenango y San Marcos. En Costa Rica, en las provincias de Cartago y San José.

CLAVE DE LOS GÉNEROS

1. Cabezuelas agregadas en glomérulos; involucreo con indumento tomentoso o lanoso, ocasionalmente con glándulas, blanco o grisáceo; vilano blanco; anteras con apéndices apicales lanceolados.
 2. Receptáculo desnudo; cipselas prismáticas, 4-5 costilladas, generalmente glabras, con glándulas en la base, por arriba del carpopodio; vilano deciduo. *Leiboldia*
 2. Receptáculo paleáceo; cipselas oblanceoladas, 8-10 costilladas, seríceas, con glándulas intercostales; vilano persistente. *Bolanosa*
1. Cabezuelas agregadas en corimbos, rara vez en glomérulos; involucreo con indumento piloso, glandular, ferrugíneo o amarillento, rara vez tomentoso, blanquecino; vilano pajizo; anteras con apéndices apicales deltados, ocasionalmente lanceolados.
 3. Ápice de los filarios ampliamente ovado-mucronato; cipselas prismáticas, rara vez elíptico-ovadas; vilano 2-seriado. *Lepidonia*
 3. Ápice de los filarios obtuso o subulado-mucronato; cipselas obovadas; vilano 3(-4)-seriado. *Stramentopappus*

BOLANOSA A. GRAY

1. **Bolanosa A. Gray**, Smithsonian Contr. Knowl. 3: 82. 1852.

Tipo: *Bolanosa coulteri* A. Gray, Smithsonian Contr. Knowl. 3: 82. 1852.

Hierbas perennes. **Tallos** erectos, tomentosos. **Hojas** subsésiles, pecíolos tomentosos, blancos; láminas lanceolado-elípticas a ovado-elípticas, haz pilosa, envés tomentoso; base decurrente, ápice agudo, margen aserrado. **Inflorescencias** terminales y axilares, compactas, cabezuelas subsésiles, homógamas, discoideas, agregadas en glomérulos, pedúnculos tomentosos; involucreo campanulado,

5-6 seriado, filarios subiguales, libres, persistentes, tomentosos, con ápice agudo, mucronato; receptáculo alveolado, convexo, paleáceo. **Flores** actinomorfas, bisexuales y fértiles, 5-lobuladas, lóbulos triangulares, papiloso-glandulares, moradas; anteras con apéndices terminales lanceolados; base del estilo bulbiforme. **Cipselas** oblanceoladas, 8-10-costilladas, indumento seríceo, glandular; **vilano** 2-seriado, persistente, serie externa escuamiforme, serie interna de cerdas capilares delgadas, rígidas, blancas. Polen con téctum microperforado.

Discusión. Gray (1852) describió este taxón como un género nuevo basándose en el receptáculo paleáceo que presentaba, el cual es un carácter inusual en Vernoniaeae. Otros autores reconocieron la validez del género (Gleason, 1906; Jones, 1977). Sin embargo, Turner (1981) consideró que por tratarse de un género monotípico y debido a la similitud morfológica que presentaba con *L. guerreroana* (= *V. guerreroana*), excepto por el vilano persistente y las cipselas 8-10 costilladas, lo mejor era reducir el género a sinonimia e incluir a la única especie que lo integraba como una especie más de *Vernonia s.l.* Actualmente el género se reconoce como válido y se ha sugerido que está relacionado con *Leiboldia* (Robinson, 1999, 2007; Keeley y Robinson, 2009).

Diversidad. Género monotípico.

Distribución. Endémico de México. Se distribuye en los estados de Guanajuato, Jalisco, Michoacán, Nayarit, y Zacatecas.

***Bolanosa coulteri* A. Gray**, Smithsonian Contr. Knowl. 3: 82. 1852. *Vernonia coulteri* (A. Gray) B.L.

Turner, Brittonia 33: 405. 1981. TIPO: MÉXICO. Jalisco. Bolaños, Northern Mexico, s.f., *T.*

Coulter 238 (Holotipo: K 000497140!, Isotipo: GH 00004287!).

Vernonia floccosa M.E. Jones non Gardner (1846), Contr. W. Bot. 18: 69. 1933. TIPO:

MÉXICO: Jalisco: La Barranca, Guadalajara, 23 Nov 1930, *M.E. Jones* 27700 (Holotipo: RSA 0001677!).

Hierbas perennes, 0.6-2.0 m alto. **Tallos** estriados. **Hojas** con pecíolos 1.0-6.0 mm largo; láminas 3.8-15.0 cm largo, 1.0-5.4 cm ancho, lanceolado-elípticas, rara vez ovado-elípticas, haz pilosa, con tricomas uniseriados, con la célula apical aguda, envés tomentoso, con tricomas filiformes y flageliformes. **Inflorescencias** agregadas en glomérulos de (2-)3-9(-12) cabezuelas; pedúnculos (0.2)-0.5-3.5(-5.3) cm largo; involucro 0.8-1.4 cm alto, 0.8-1.6(-2.0) cm ancho; filarios lanceolados, tomentulosos, con tricomas flageliformes, páleas similares a los filarios, verdes en la base, moradas en el ápice. **Flores** 1.3-1.5(-1.9) cm largo; lóbulos glandulares y pilosos, con tricomas cónicos, tubo glandular, superficie de los pétalos con células tetragonales, alargadas, convexas, escultura primaria plegada con orientación irregular; anteras 3.5-5.0 mm largo, apéndices apicales 1.3-1.7 mm largo, base 1.27-1.40 mm largo; estilo (12-)15-17 mm largo, ramas 2.5-3.0 mm largo. **Cipselas** 2.0-3.0 mm largo, superficie con escultura primaria reticulada, células tetragonales, alargadas, cóncavas, escultura secundaria lisa, carpopodio simétrico, con 5-6(-8) estratos celulares, base obtusa; **vilano** serie externa 1.5-2.3 mm largo, serie interna 6.0-8.0 mm largo. **Polen** 35.0-39.0 μm diámetro, colpos 25.0-32.0 μm largo, endoaperturas circulares u ovalados, 10.0-11.0 μm largo, 9.0-10.8 μm ancho, sexina 3.0-4.0 μm grueso, nexina 1.0-1.5 μm grueso, espinas 4.5-5.5 μm largo (Figura 1).

Discusión. En el ejemplar depositado en K, se encuentran mezclados dos ejemplares de *B. coulteri*, recolectados en el estado de Jalisco, por personas distintas, en localidades diferentes. El holotipo es el ejemplar K 000497140, corresponde a *Coulter* 238 y fue recolectado en Bolaños. Mientras que el ejemplar K 000497141, corresponde a *Palmer* 587, quién lo recolectó en Río Blanco,

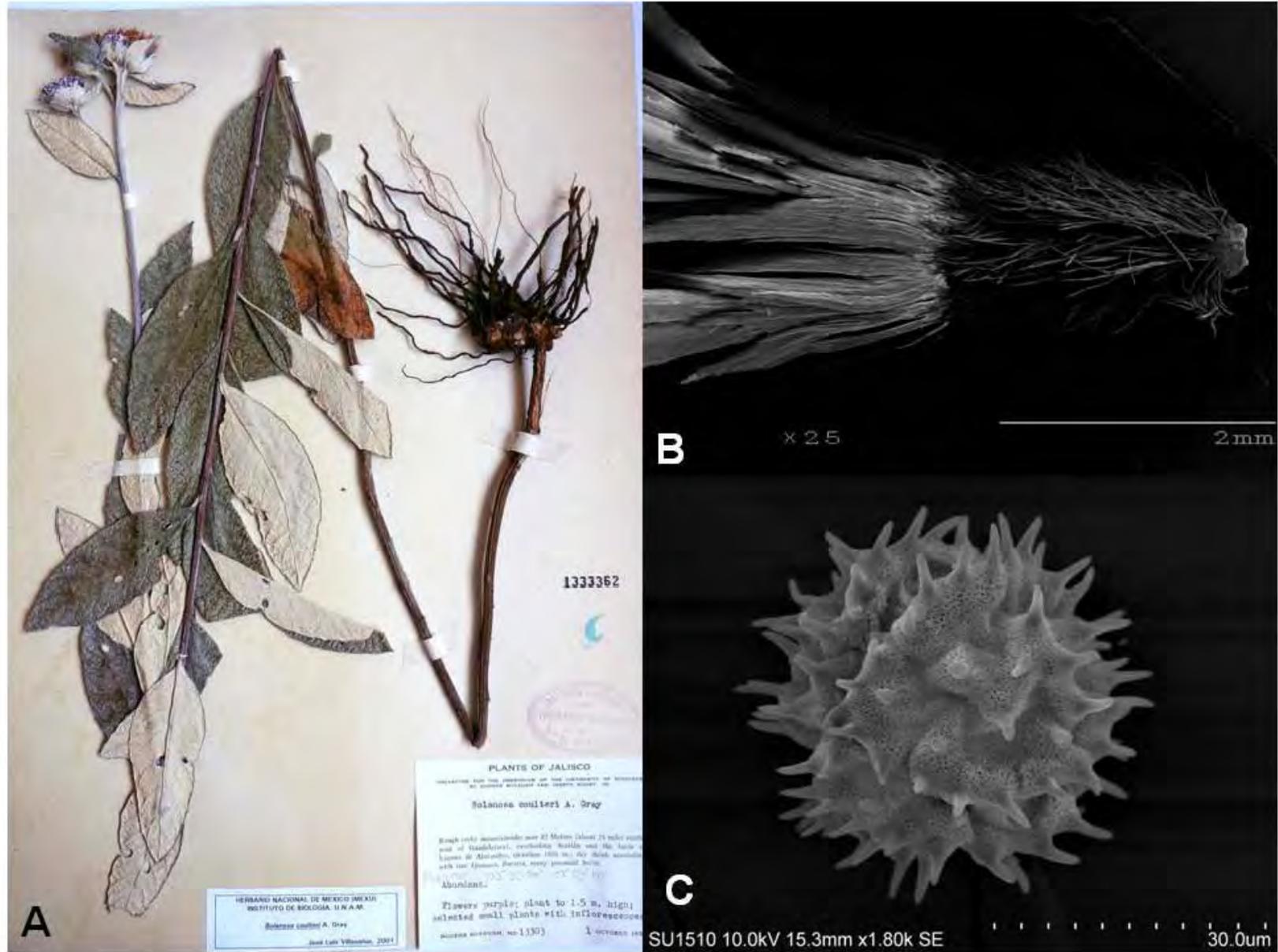


Figura 1. *Bolanosa coulteri*. A. Ejemplar de herbario. B. Cipsela. C. Grano de polen tipo All.

Guadalajara en Junio-Octubre de 1887. El isotipo depositado en GH, corresponde a *Coulter* 238, aunque sólo consta de algunas flores y páleas.

En la página web de Tropicos, la cita de la nueva combinación propuesta por Turner (1981) para esta especie (*Vernonia coulteri* (A. Gray) B.L.Turner) está referida a Brittonia 33: 402. 1981; sin embargo, en la publicación original el nombre se cita en la página 405.

Distribución. En los estados de Guanajuato, Jalisco, Michoacán, Nayarit y Zacatecas (Figura 2).

Hábitat. Bosque mesófilo de montaña, bosque de *Pinus-Quercus*, bosque de *Quercus*, bosque tropical caducifolio, pastizal y vegetación secundaria. Creciendo en laderas rocosas con exposición E o S, en suelos arcillosos o ígneos. En elevaciones de 520-2139 m.

Fenología. Floración y fructificación de finales de agosto a mediados de noviembre.

Ejemplares examinados. MÉXICO. Guanajuato: Mpio. Pénjamo: 15 km SO de Cuerámo, sobre el camino a la Barranca del Chilar, *J. Rzedowski* 44967 (CIIDIR, ENCB, IEB, XAL). **Jalisco:** Mpio. Acatlán de Juárez: 600 m O del 40, ca. Santa Ana Acatlán, *J.A. Machuca* 7485 (XAL). Mpio. Ahualulco: Valle de Ahualulco y La Barranca, *M. Urbina s.n.* (MEXU). Mpio. Atotonilco el Alto: km 20 carretera San Cristóbal de la Barranca, *J.J. Reynoso et al.* 1337 (MEXU). Mpio. Autlán de Navarro: Los Mazos, *R. Ramírez et al.* 1754 (IEB, MEXU); Puerto de Los Mazos, 37 km O de Autlán por la carretera a Barra de Navidad, *Santana et al.* 2602 (IEB); Puerto de Los Mazos, *S. Zamudio et al.* 4786 (IEB); 13 mi SE of Autlán (seaward slopes 4 mi below the Hwy pass), *R. McVaugh et al.* 10001 (ENCB). Mpio. Bolaños: Mesa Chica, Santa Lucía, *L.M. Villarreal de Puga* 7828 (ENCB). Mpio. Guadalajara: Barranca near Guadalajara, *C.G. Pringle* 1765 (TEX); *C.G. Pringle* 4031 (ENCB, MEXU); Near junction #15 and #80, 30 mi SW of Guadalajara, *B.C. Templeton* 8881 (ENCB). Mpio. Hostotipaquillo: NW of Tequila, about 1 mi by road from the border of Nayarit, overlooking the Valley Plan de Barranca, *A.J. Cronquist* 9606 (MEXU); Los Llanitos, 3 km NE de Santo Domingo, *M.A. Martínez A.* 1626 (ENCB). Mpio. Jocotepec: S of junction with Mexican Hwy 80 on Hwy 15, 12 mi N of Jocotepec, *J. Grashoff* 521 (TEX); Near El Molino (about 25 mi SW of Guadalajara), overlooking Acatlán and the basin of Laguna de Atotonilco, *R. McVaugh* 13303 (MEXU); 3 km O de El Molino sobre la carretera a Guadalajara, *J.L. Panero* 2438 (IEB, MEXU, TEX). Mpio. San Cristóbal de la Barranca: Along Hwy 15 to Tepic, 12.1 mi W of junction with bypas around Guadalajara and Hwy 15 to Tepic, *J. Wussow y G. Landry* 338a (MEXU, TEX). Mpio. San Martín Hidalgo: Sierra de Quila. Río Grande. 300 m S, *J.J. Guerrero N.* 532 (TEX). Mpio. Talpa de Allende: 4 mi NNE of Talpa de Allende, *R. McVaugh et al.* 20099 (ENCB). Mpio. Tlajomulco de Zúñiga: Cerro del Cuatro, 12 km S de Guadalajara, *L.M. Villarreal de Puga* 345 (ENCB, MEXU). Mpio. Zapopan: Río Blanco, *E. Palmer* 587 (K, MEXU, TEX); *V. Álvarez L. et al.* 236 (ENCB, MEXU). Balneario Los Camachos, *G. Zavala G. s.n.* (IEB); Barranca of Río Blanco, near Guadalajara, *C.G. Pringle* 11491 (MEXU); Cola de Caballo, 5 km N de Guadalajara, sobre la carretera a Zacatecas, *L.M. Villarreal de Puga s.n.* (ENCB); Carretera Guadalajara-Salttillo Km 5, *L.M. Villarreal de Puga* 1287 (ENCB). Mpio. Zapotlanejo: Cerro de Santa Fe-Puente Grande-Zapotlanejo, *C.L. Díaz L.* 5346 (ENCB). **Michoacán:** Mpio. Gabriel Zamora: 13 road mi S of Uruapan, *A.J. Cronquist* 9746 (MEXU, TEX); W-facing slopes of Cerro de Carboneras, above the Río Cupatitzio, 22 km S of Uruapan, *R.M. King y T.R. Soderstrom* 4830 (MEXU, TEX); 21 km S de Uruapan, sobre la carretera a Nueva Italia, *J. Rzedowski* 33691 (ENCB, MEXU). **Nayarit:** Mpio. Amatlán de Cañas: 10 mi SE of Ahuacatlán, on the road to Barranca del Oro and Amatlán, *R. McVaugh y W.N. Koelz* 739 (ENCB). Mpio. Compostela: 6 km N of Compostela, *J.V.A. Dieterle* 3900 (ENCB, TEX). Mpio. Ixtlán: Km 7-10 terracería a Cacalotán, que empieza 500 m S del límite de estados Jalisco-Nayarit, *O. Téllez V.* 11083 (CIIDIR, IEB, MEXU). Mpio. Nayar: 10 km NO de La Mesa

del Nayar, camino a Cerro Cangrejo, *G. Flores F. et al. 1707* (ENCB, MEXU); Sierra de los Pajaritos, Rancho Banco Colorado, *B.G. Schubert y M. Sousa S. 2066* (MEXU, XAL); Km 2-4 de la vereda de la Mesa del Nayar a El Cangrejo (Villa de Guadalupe), *O. Téllez V. et al. 12443* (MEXU); Arroyo El Fraile, SE de La Mesa del Nayar, *Tenorio y G. Flores F. 16635* (MEXU). Mpio. Santa María del Oro: 4 km NE de Santa María del Oro, carretera a La Laguna, *J.I. Calzada et al. 18848* (ENCB, MEXU); Santa María del Oro, *Paray 3424* (ENCB); 3 km E de Santa María del Oro, *O. Téllez V. 9787* (MEXU); 21 mi SE of Tepic along road to Guadalajara, *H.S. Gentry 18340* (TEX). Mpio. Tepic: 9 km NO de Tepic, por la carretera Peñitas-Tepic, *J. García P. y A. Delgado S. 919* (ENCB, TEX); 15-20 km E de Francisco I. Madero, *O. Téllez V. 10792* (IEB, MEXU); SW slopes of Cerro Sangangüey, 11 mi SE of Tepic, *C. Feddema 946* (ENCB). Mpio. Xalisco: 25 km by road S of Tepic, along road between Tepic and Compostela, *G.L. Webster y G.J. Breckon 15721* (MEXU, MO, TEX). **Zacatecas:** Mpio. Moyahua: Cerro de Las Anonas, *D.E. Enríquez 424* (MEXU). Mpio. Juchipila: O de Pueblo Viejo. Sierra de Morones. Cerro Piñones, por el camino de herradura al rancho de Lorenzo Magallanes, *J.J. Balleza y M. Adame G. 9676* (CIIDIR, MEXU); Por el camino al rancho de Antonio Benavides, *J.J. Balleza 11444* (MEXU); Montañas al OSO de Pueblo Viejo (comunidad al SO de Juchipila) y aproximadamente 2 horas de camino a pie hasta la zona media-alta de la montaña, *J.L. Panero et al. 6864* (TEX); Cerro El Piñón, Pueblo Viejo, *L.M. Villarreal de Puga 2483* (MEXU).

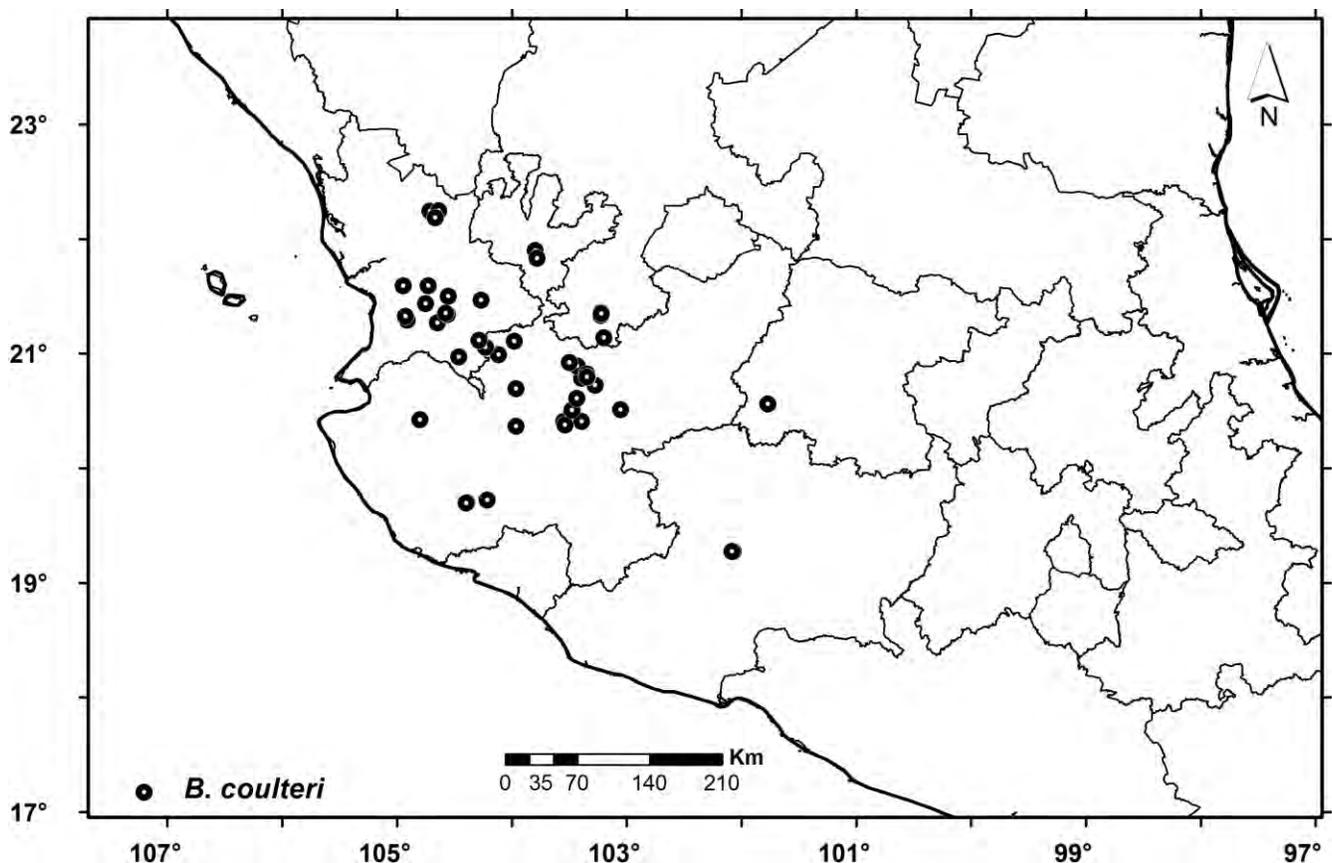


Figura 2. Mapa de distribución del género *Bolanosa*.

LEIBOLDIA Schltld. ex Gleason

2. *Leiboldia* Schltld. ex Gleason, Bull. New York Bot. Gard. 4: 161. 1906.

Vernonia sect. *Leiboldia* (Schltld.) Benth. & Hook., Gen. Pl. 2: 228. 1873.

Vernonia sect. *Leiboldia* (S.F. Blake) B.L. Turner, Brittonia 33: 405. 1981. p.p.

Tipo: *Leiboldia serrata* (D. Don) Gleason, Bull. New York Bot. Gard. 4: 164. 1906.

Hierbas perennes o arbustos. **Tallos** erectos, tomentosos, blancos o grisáceos. **Hojas** subsésiles o corto pecioladas; láminas lanceolado-elípticas a ovado-elípticas, haz pilosa, envés tomentoso, blanco o grisáceo; base decurrente, ápice agudo, margen aserrado. **Inflorescencias** terminales y axilares, compactas, agregadas en glomérulos; cabezuelas homógamas discoides; involucreo campanulado, 5-6 seriado, filarios libres, persistentes, ápice agudo-mucronato, indumento lanoso o tomentoso, blanco o grisáceo; receptáculo alveolado, convexo, desnudo. **Flores del disco** actinomorfas, bisexuales y fértiles, 5-lobuladas, lóbulos triangulares, piloso glandulares, moradas; anteras con apéndices terminales lanceolados; base del estilo bulbiforme. **Cipselas** prismáticas, 4-5 costilladas, glabras excepto en la base, con glándulas por arriba del carpodidio, ocasionalmente con tricomas geminados en el ápice; **vilano** 2-seriado, deciduo, la serie externa corta, la serie interna larga, de cerdas capilares delgadas, flexibles, blancas. **Polen** con téctum microperforado, endoaperturas circulares u ovaladas, ocasionalmente constreñidas en el centro.

Discusión. Al momento de publicar válidamente el género *Leiboldia*, Gleason (1906) atribuyó erróneamente el nombre genérico y la especie tipo *Vernonia leiboldiana* Schltld., a Schultz Bipontinus, aunque en un trabajo posterior (Gleason, 1922), enmendó el error y lo citó el nombre genérico *Leiboldia* Schltld. ex Gleason; que es el género tipo de la subtribu Leiboldiinae (Robinson, 1999). Aunque en varios trabajos fue considerado como una sección de *Vernonia* (Schlechtendahl, 1847; Bentham, 1873; Jones, 1979b, Turner, 1981, 2007), actualmente es un género válido (Gleason, 1906; Blake, 1936; Robinson, 1999, 2007; Keeley y Robinson, 2009), relacionado con *Lepidonia* y *Stramentopappus* (Robinson y Funk, 1987; Keeley y Turner, 1990; Keeley et al., 2007).

Diversidad. Género con dos especies.

Distribución. Endémico de México. Se distribuye en los estados de Guerrero, Hidalgo, Oaxaca, Puebla y Veracruz.

CLAVE DE LAS ESPECIES

1. Hierbas perennes; hojas sésiles, láminas 8.5-12.0 cm largo, 3.5-5.0 cm ancho; involucreo con indumento lanoso, blanco; cipselas con tricomas geminados presentes en el ápice; 80-90 flores por cabezuela; distribución en Guerrero y el sur de Oaxaca. *L. guerreroana*
1. Arbustos; hojas corto pecioladas, láminas 12.0-28 cm largo, 5.0-12 cm ancho; involucreo con indumento tomentoso, grisáceo a veces blanquecino; cipselas sin tricomas geminados. 100-120 flores por cabezuela. Distribución en Hidalgo, el norte de Oaxaca, Puebla, Querétaro y Veracruz. *L. serrata*

***Leiboldia guerreroana* (S.B. Jones) H. Rob.**, Phytologia 87: 82. 2005. *Vernonia guerreroana* S.B. Jones, Castanea 44: 233. 1979. TIPO: MÉXICO. Guerrero. 60 road mi N of Acapulco new Hwy above (W of) Acahuizotla, 20 Oct 1962, R. McVaugh21896 (Holotipo: MICH 1107864!, Isotipos: ENCB!, NY 274526!, TEX-LL 86061!).

Hierbas perennes, 0.6-1.0 m alto. **Tallos** teretes, tomentosos, blancos. **Hojas** subsésiles, con pecíolos 2.0-9.0 mm largo; láminas 8.4-13.8 cm largo, 3.2-5.3 cm ancho, elípticas a ovado-elípticas, haz pilosa, con tricomas uniseriados con la célula apical obtusa o subulada, envés tomentoso blanco, con tricomas flageliformes. **Inflorescencias** agregadas en glomérulos de 2-4 cabezuelas con pedúnculos tomentosos, blancos, 2.0-8.0(-15.0) mm largo; involucro 1.1-1.6 cm alto, 0.8-1.4 cm ancho, filarios lanceolados, lanosos, con tricomas flageliformes, cónicos y geminados. **Flores** 1.7-2.3 cm largo; lóbulos glandulares y pilosos, con tricomas cónicos, tubo glandular, superficie de los pétalos con células tetragonales, alargadas, convexas, onduladas en forma de V, escultura primaria estriada, con orientación longitudinal; anteras 4.6-5.0 mm largo, apéndices apicales 1.0-1.34 mm largo, base 1.23-1.35 mm largo; estilo 18.0-20.0 mm largo, ramas 3.0-3.5 mm largo. **Cipselas** (3.5-)4.0-5.0 mm largo; ápice piloso con tricomas geminados, base glandular; superficie con escultura primaria reticulada, con células poligonales, alargadas, convexas, escultura secundaria lisa, carpopodio simétrico, con 8-10 estratos celulares, base obtusa; **vilano** serie externa 1.5-2.0 mm largo, serie interna 7.0-8.0 mm largo. **Polen** 32.0-48.0 μm diámetro, colpos 22.0-38.0 μm largo, endoaperturas circulares u ovaladas, a veces con una constricción en el centro, (8.0-15.0 μm largo, 4.5-12.4 μm ancho, sexina 2.5-3.0 μm grueso, nexina (0.5-)1.0-3.0 μm grueso, espinas (3.5-)4.5-5.5 μm largo (Figura 3).

Discusión. Durante el trabajo de campo se observó que las poblaciones de esta especie constan de 2-3 individuos y son muy sensibles al disturbio, muestra de ello es que se encuentra escasamente representada en los herbarios, la colecta más reciente antes de realizar este proyecto era de 1985. La población más grande, de esta especie se encontró en Oaxaca, al momento de realizar la recolecta constaba de 8 individuos que se encontraron en un bosque de *Pinus* bien conservado. Según la propuesta de Rabinowitz *et al.* (1986), esta especie tiene una rareza tipo 4.

Hábitat. Bosque de *Pinus*, bosque de de *Pinus-Quercus*, bosque de *Quercus*, bosque tropical caducifolio y vegetación secundaria. Creciendo en laderas expuestas al sol o cerca de corrientes de agua, en suelos arcillosos, arenosos, calizos o con abundante materia orgánica. En elevaciones de 800-1950 m.

Fenología. Floración y fructificación de octubre a diciembre.

Distribución. Endémica de México. Se distribuye en los estados de Guerrero y Oaxaca (Figura 5).

Ejemplares examinados. **México. Guerrero:** Mpio. Chilpancingo de los Bravo: Rincón Viejo, *H. Kruse 776* (ENCB, FCME, MEXU); Agua de Obispo, *M.O. Ladd et al. 184* (MEXU); Along road from Acapulco-Cuernavaca, 0.5 mi S of Agua de Obispo, *D.M. Spooner y A. Burgos 2625* (MEXU); NO del túnel Agua de Obispo, Autopista del Sol, 0.3 km en línea recta, *R. Redonda M. et al. 634* (MEXU); 100 m antes del segundo túnel de la autopista Chilpancingo-Acapulco, *J.L. Villaseñor et al. 1848* (MEXU). Mpio. Pungarabato: 21 km SO de Teloloapan, carr. Iguala-Ciudad Altamirano, *J.C. Soto N. 6718* (MEXU). **Oaxaca. Dto. Putla:** Mpio. Putla Villa de Guerrero. 4 km NE de Putla hacia Tlaxiaco, *R. Torres C. et al. 7600* (MEXU). Mpio: San Andrés Cabecera Nueva: N de Guadalupe Río Grande, 2.43 km en línea recta, *R. Redonda M. et al. 738* (MEXU).

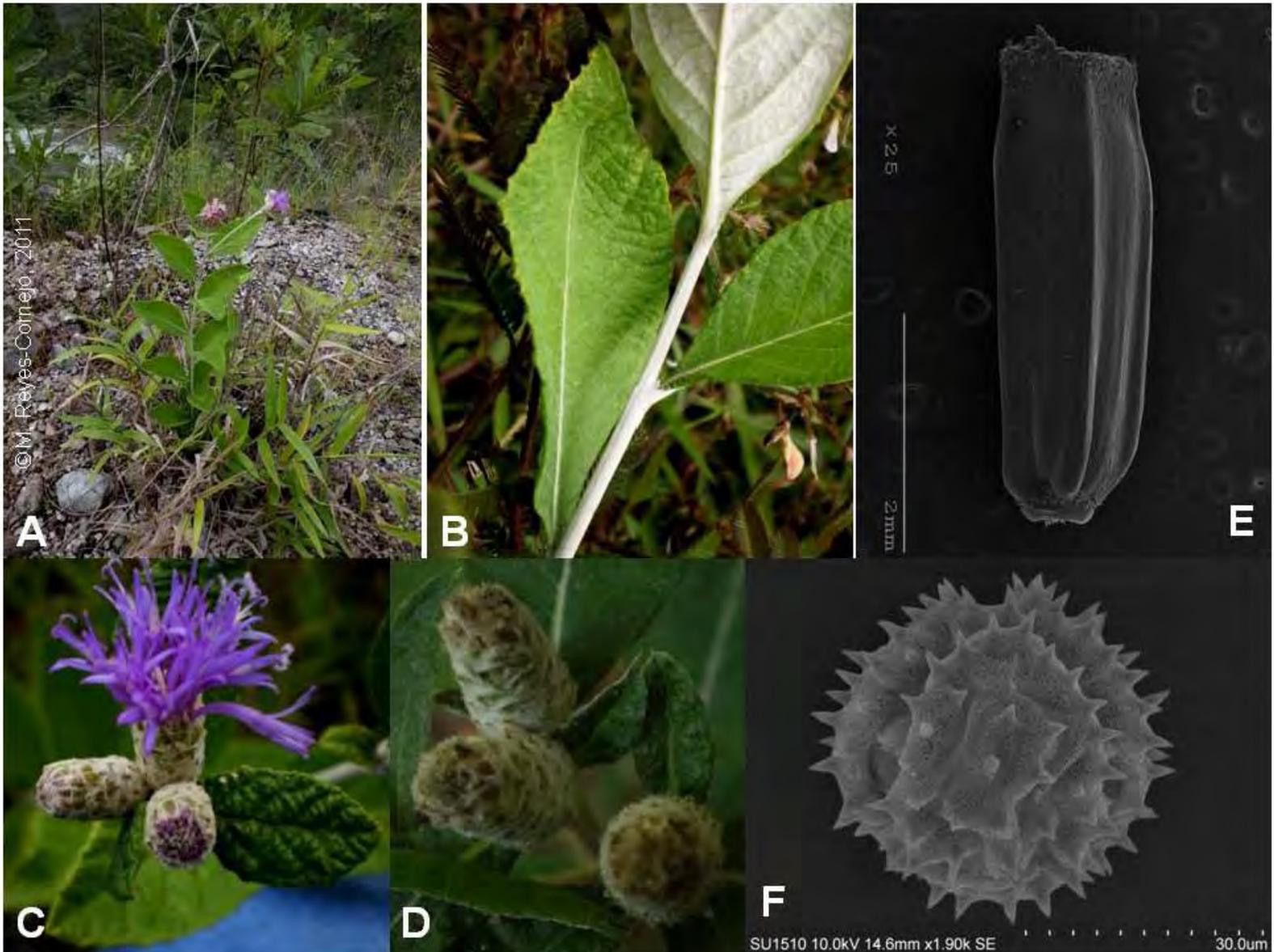


Figura 3. *Leiboldia guerreroana*. A. Hábito. B. Tallo y hojas. C. Inflorescencia. D. Cabezuelas maduras. E. Cipsela. F. Grano de polen tipo All.

***Leiboldia serrata* (D. Don) Gleason**, Bull. New York Bot. Gard. 4: 164. 1906.

Diazeuxis serrata D. Don, Trans. Linn. Soc. London 16: 254. 1830. TIPO: MÉXICO. Sin localidad, s.f., *M. Sessé y Lacasta* y *J.M. Mociño s.n.*, Tipo no localizado.

Vernonia arctioides Less., Linnaea 6: 400. 1831. *Leiboldia arctioides* (Less.) Schltld. Linnaea 19: 743. 1847. TIPO: MÉXICO: Veracruz: In Cuesta Grande de Chiconquiaco, Mar 1829, *C.J.W. Schiede* y *F. Deppe* 1238 (Holotipo: HAL 0071479!, fragmento GH 13557!, foto MEXU!).

Vernonia leiboldiana Schltld. Linnaea 19: 742. 1847. *Leiboldia ovata* Schltld. Linnaea 19: 742. 1847. nom. nud. in sin. *Cacalia leiboldiana* (Schltld.) Kuntze, Revis. Gen. Pl. 2: 970. 1891.

Leiboldia leiboldiana (Schltld.) Gleason, Bull. New York Bot. Gard. 4: 163. 1906. TIPO: MÉXICO: Temperiertes Mexico, 1839, *F.E. Leibold* 280 (HAL 0039206!).

Arbustos, 0.5-2.0 m alto. **Tallos** angulosos, estriados, tomentosos, grisáceos, rara vez blancos. **Hojas** con pecíolos 0.5-2.0 cm largo; láminas 10.0-36.5 cm largo, 4.8-18.0 cm ancho, elípticas a ovado-elípticas, haz con glándulas, envés tomentoso, blanco o grisáceo, con tricomas filiformes y glándulas. **Inflorescencias** agregadas en glomérulos de 3-18 cabezuelas, con pedúnculos 0.2-1.0(-1.5) cm largo, tomentosos, grisáceos; involucro 1.3-2.4(-2.8) cm alto, 1.2-2.3(-2.8) cm ancho, filarios tomentosos, grisáceos, con tricomas cónicos y filiformes. **Flores** 1.3-1.7(-1.9) cm largo; lóbulos glandulares y pilosos, con papilas y tricomas cónicos, tubo glandular, superficie de los pétalos con células tetragonales, alargadas, onduladas en forma de S, convexas, escultura primaria estriada, con orientación longitudinal; anteras 3.5-4.5(-5.0) mm largo, apéndices apicales 0.8-1.2 mm largo, base 1.28-2.00 mm largo; estilo (14.5-)16.0-18.0 mm largo, (2.5-)3.0-4.0 mm largo. **Cipselas** 3.0-4.0(-5.0) mm largo, glandulares en la base, superficie con escultura primaria reticulada, con células tetragonales, irregulares, algunas circulares, cóncavas, escultura secundaria estriada, carpopodio simétrico, con 8-10 estratos celulares, base obtusa; **vilano** serie externa 1.0-2.0 mm largo, serie interna (0.8-)1.0-1.8 cm largo. **Polen** 45.0-58.0 µm diámetro, colpos 30.0-38.5 µm largo, endoaperturas circulares, 9.0-16.6 µm largo, 5.0-15.4 µm ancho, sexina 3.0-3.5 µm grueso, nexina 2.0-2.5 µm grueso, espinas 4.8--7.3 µm largo. (Figura 4)

Discusión. Jones (1979) y Turner (1981), consideran el nombre *L. serrata*, como sinónimo de *Vernonia arctioides* Less. No obstante, Turner (1981) sugiere que si se aceptara a *Leiboldia* como un género, el nombre correcto para *V. arctioides* sería *L. serrata*, porque estaría basado en el basiónimo *Diazeuxis serrata* D. Don, nombre que tiene prioridad con respecto a *V. arctioides*.

En el protólogo de *Vernonia leiboldiana*, Schlechtendal (1847) cita el ejemplar tipo así: No. 283 Temper. Mexico. En la etiqueta original del holotipo depositado en HAL, el ejemplar corresponde a F.E. Leibold y el número de colecta es 280, como se cita en este trabajo. Jones (1979), cita erróneamente a *Temper* 283 como colector del ejemplar tipo de esta especie, posiblemente por la manera en que fue citado en el protólogo.

Esta especie es la mejor representada en los herbarios, porque es la que presenta el mayor rango de distribución geográfica de toda la subtribu. Durante el trabajo de campo se observó que las poblaciones constan de 10-20 individuos que crecen en manchones en sitios bien conservados, aunque también prosperan en algunos sitios perturbados (Esteban Martínez, *com. pers.*)

Distribución. Endémica de México. Se distribuye en los estados de Hidalgo, Oaxaca, Puebla, Querétaro y Veracruz (Figura 5).

Hábitat. Bosque de galería, bosque mesófilo de montaña, bosque de *Pinus*, bosque de *Pinus-Quercus*, bosque de *Quercus*, bosque tropical perennifolio y ecotonía entre los tipos de vegetación

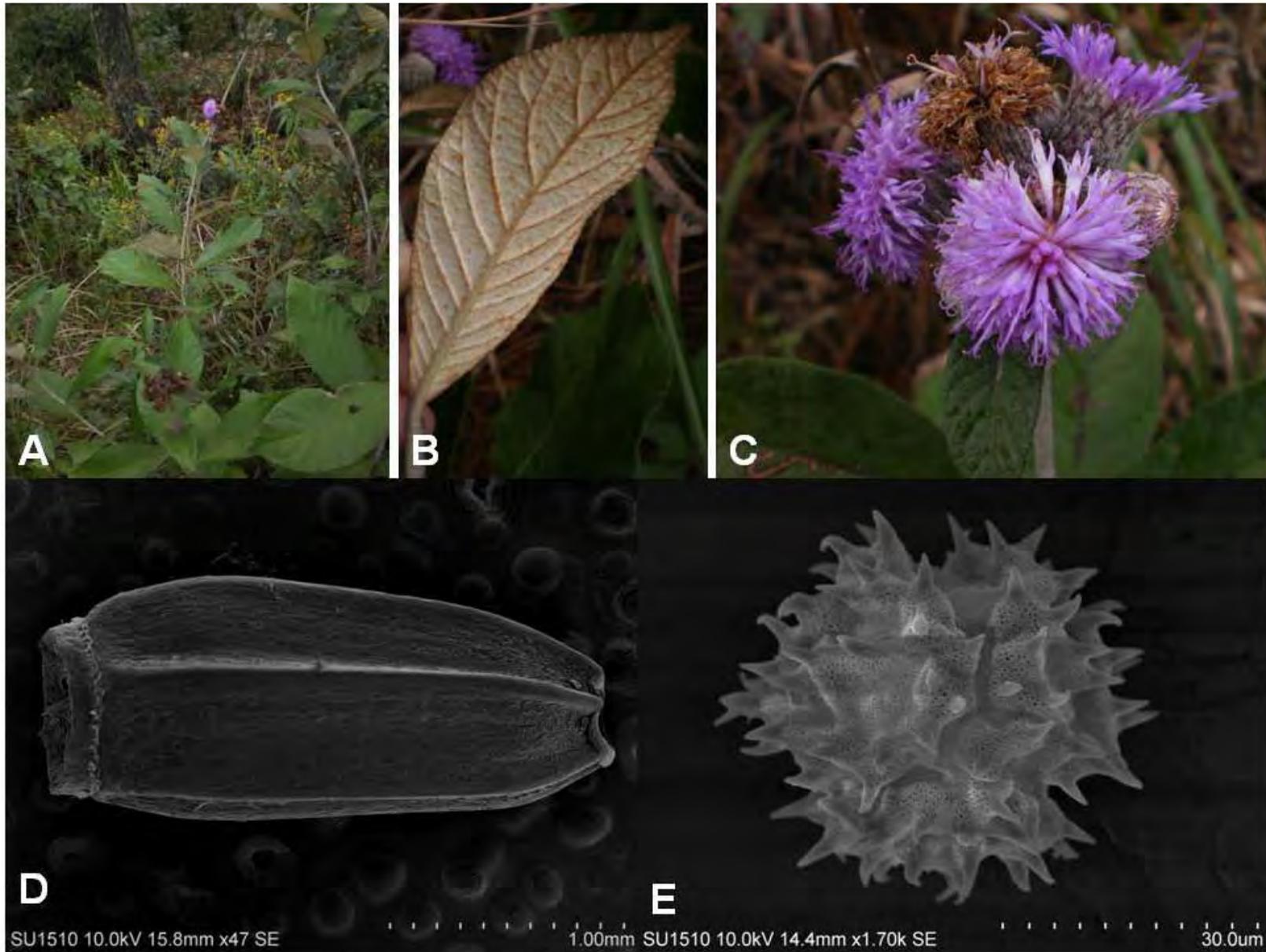


Figura 4. *Leiboldia serrata*. A. Hábito. B. Hoja en vista abaxial. C. Inflorescencia, D. Cipsela, E. Grano de polen tipo All.

antes citados. Creciendo en laderas, en suelos profundos, arcillosos, calizos o ígneos, amarillos, rojizos, pardos o negros, ocasionalmente húmedos con abundante materia orgánica. En elevaciones de 270-2200 m.

Fenología. Floración y fructificación de octubre a julio.

Ejemplares examinados. MÉXICO. Hidalgo: Mpio. Chapulhuacán: Above Chapulhuacan, *A.J. Sharp 1809* (MEXU). Mpio. Eloxochitlán: Eloxochitlán, km 5 del camino de terracería, *I. Luna V. 1892* (MEXU); Eloxochitlán, 6.5 km E, *O. Alcántara A. 2685* (FCME). Mpio. Jacala: 20.2 mi NE of Jacala on route 85 towards Tamazunchale, *J.A. Soule y L.A. Prather 2919* (MEXU). Mpio. Meztlán: N de Tres Cruces, 11 km NE del municipio de Meztlán, 800 m aguas arriba de la carr. Zacualtipán-Molango, *J.L. López G. 441* (IEB, MEXU). Mpio. Molango de Escamilla: km 122.7 carr. Pachuca-Tampico, 150 m NE, *R. Mayorga S. y O. Alcántara A. 470* (MEXU). Mpio. Tenango de Doria: Santa María, 19 km E de Tenango de Doria, *R. Hernández M. y D. Rodríguez 5506* (ENCB, MEXU); Rancho El Temapa, carretera Metepec-San Bartolo Tutotepec, *J. Gimete L. 828* (CTES, ENCB, MEXU); Agua Fría, 500 m E de El Damo, *O. Alcántara A. 1594* (FCME, IEB, MEXU), *O. Alcántara A. 1626* (FCME, IEB, MEXU); El Damo, 2 km SE de Tenango de Doria desviación, *O. Alcántara A. et al., 911* (FCME); Temapa, carretera Metepec-San Bartolo Tutotepec, *M. Vázquez 79* (ENCB). Mpio. Tlanchinol: Barranca de Tlanchinol, *A. Delgado S. y R. Hernández M. 101* (MEXU). Mpio. Tianguistengo: 4 km N de Tianguistengo, hacia Xochicoatlán, *R. Hernández M. y D. Rodríguez 5664* (ENCB, MEXU). Mpio. Zacualtipán de Ángeles: Zacualtipán, *H. Bravo H. et al., 6* (MEXU); Paraje La Virgen, 4 km NE de la población de Tlahuelompa, *J.L. López G. 544* (XAL); Tlatoxca, 7 km SE de Zacualtipán, *J.L. López G. 534* (MEXU, XAL); 6 km NO de Zacualtipán, *S. Zamudio y A. Ibarra 12301* (IEB, MEXU, XAL). 3 mi S of La Culebra on Hwy 85, 54 mi N of Zimapan, *D.B. Dunn et al. 17425* (ENCB). **Oaxaca: Dto Cuicatlán:** Mpio. Santa Ana Cuauhtémoc. Santa Ana, *C. Conzatti e I.C. Gómez 3552* (MEXU). Mpio. San Juan Bautista Cuicatlán. San Juan Coyula. Antena de comunicación, 200 m de la carretera a Pápalos, *C.A. Cruz E. et al., 3031* (HAW, ITAO, MEXU). **Dto Etla:** Mpio. San Juan Bautista Atatlahuaca. Chinantla Cuicateca, *C. Conzatti 1111* (MEXU). **Dto Teotitlán:** Mpio. Huautla de Jiménez: 2 km del Puente de Fierro, por la terracería a Santa María Chilchotla, *X. Munn E. 815* (MEXU, XAL); alrededores del Puente Fierro en dirección a Santa María Chilchotla, 7 km de Huautla de Jiménez por la carretera Teotitlán MEX 82, *X. Munn E. et al. 886* (XAL); Vereda Huautla de Jiménez-Puente de Fierro, a la altura del rancho de Renato García Dorantes, *X. Munn E. y F. Mendoza 1866* (MEXU, XAL). Mpio. San Bartolome Ayautla. Camino a Cerro Central, N de Ayautla, *J.I. Calzada 10408* (MEXU, XAL). **Puebla:** Mpio. Ahuacatlán. San Juan Ahuacatlán, *F. Salazar s.n.* (MEXU). Mpio. Camocua. 3.5 km por el camino a Camocua, *J.L. Contreras J. 7132* (HUAP). Mpio. Huitzilán de Serdán. Puente Ateno, *J.L. Contreras J. 7165* (HUAP, MEXU, XAL). Mpio. Hueyapan. 4 km N de Tetelilla, *J.L. Contreras J. 4485* (HUAP, MEXU, XAL); 9 km NE de Hueyapan, *J.L. Contreras J. 6909* (HUAP, XAL). Mpio. Hueytamalco. Campo experimental "Las Margaritas", Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP), *G. Ibarra M. y G. Cornejo T. 5528* (MEXU). Limonateno, *F. Ventura 21615* (ENCB, IEB). Mpio. Juan Galindo. Necaxa, *L. Vela G. 502* (ENCB); *H. Puig 4060* (ENCB). Mpio. Tlaola Camino Tlaola-Cuimila, *E. Turra 245* (ENCB). Mpio. Tlapacoya. Entre Cuatpalcatla-Xochicuatlá, *Meza 13* (MEXU, XAL); 7 km NO de Tlapacoya, *J.L. Contreras J. 4223* (HUAP, XAL). Mpio. Tlatlauquitepec: Mazatepec, *W. Boege 1686* (MEXU); Xucayucan, *J.L. Contreras J. 6799* (HUAP); 4 km N de Hueytepec, *J.L. Contreras J. 6863* (HUAP, MEXU, XAL); Presa La Soledad, *J.L. Contreras J. 6865* (HUAP, XAL); Tlatlauquitepec ca. Teziutlán, *L. Paray 673* (ENCB). Mpio. Xicotepec de Juárez. Barranca El Paraíso, Villa Juárez, *A.*

Gómez P. 652 (MEXU); km 8 de la carretera que baja a la Mina El Paraíso, *J. Sarukhán K. et al.* 1113, 1216 (MEXU); 250 m después del camino que baja a la Mina El Paraíso, *J. Sarukhán K. et al.* 1766 (MEXU). Xicotepec de Juárez, *E. Turra* 2606 (ENCB); 15 km NNE de Villa Juárez, *H. Romero* 20 (ENCB). Mpio. Xochitlán de Vicente Guerrero. 5 km N de Apulco, *J.L. Contreras J.* 6724 (HUAP, XAL). Mpio. Yaonáhuac. 13 km N de Tlatlauquitepec, *J.L. Contreras J.* 6874 (HUAP, MEXU). Mpio. Zacapoaxtla: Apulco, *W. Boege* 1141 (MEXU); 19 km N de Zacapoaxtla, sobre la carretera Zacapoaxtla-Cuetzalán, *S.D. Koch y P.A. Fryxell* 775 (ENCB, MEXU); Ejido Atzalan, *F. Simon y A. Colín* 211 (MEXU); 8 km por el camino a Thaitic, *J.L. Contreras J.* 7093 (HUAP, XAL); 3 km N de Zacapoaxtla, sobre la carretera a Cuetzalán, *J. Rzedowski* 31714 (ENCB). Mpio. Zapotitlán de Méndez. 5 km NO de Zapotitlán, brecha a Zacatlán, *P. Tenorio L. et al.* 10670 (MEXU); 6 km NO de Zapotitlán, carretera a Tepango, *O. Vega T. et al.* 211 (MEXU). Mpio. Zihuateutla. 1 km NE de Mazahuatlán, carretera a La Unión, *A. Campos V. et al.* 84 (MEXU); *P. Tenorio L. et al.* 12662 (MEXU). **Querétaro:** Mpio. Jalpan de Serra. El Ojo de Agua, San Juan de Los Durán, *H. Rubio* 2142 (IEB, MEXU, XAL); *S. Zamudio* 12561 (IEB). 0.5 km SE de La Parada, *L.M. Chávez* 197 (ENCB, IEB, MEXU); 1-2 km O de Rancho Nuevo, *Servín* 790 (IEB); 4-5 km SE de La Parada, *B. Servín* 604 (IEB, MEXU). Mpio. Landa de Matamoros. 1 km E de Puerto Guadalupe, *H. Rubio* 1404 (IEB, MEXU, XAL); *B.* 2 km O de Neblinas, camino a Agua Zarca, *J. Rzedowski* 48164 (ENCB, IEB); 2 km SE de Río Verdito, *E. Lugo* 6 (IEB, MEXU); 4-5 km camino Agua Zarca-Río Verdito, *E. Carranza* 1192 (ENCB, IEB, XAL); 5 km S de El Lobo, sobre el camino a Agua Zarca, *J. Rzedowski* 42522 (ENCB, IEB); 10 km S de Agua Zarca, camino a Río Moctezuma, *H. Rubio* 343 (ENCB), *H. Rubio* 434 (IEB, MEXU); 11 km SE de Agua Zarca, por el camino a Pisaflores, *S. Zamudio* 6263 (MEXU); Rincón de Peña Blanca, próximo a Tilaco, *J. Rzedowski* 48467 (IEB). Mpio. Pinal de Amoles. 2 km NE de San Pedro El Viejo, *E. Carranza* 3031 (IEB, MEXU); 4 km de San Pedro el Viejo, por el camino a La Yerbabuena, *E. Pérez C. y A. Patiño* 4126 (IEB, MEXU, XAL). **Veracruz:** Mpio. Atzalán. Estoteno, carretera Atzalán-Tlapacoyan *F. Ventura A.* 25 (ENCB); Arroyo Colorado, *F. Ventura A.* 14848 (ENCB, XAL); La Calavera, 5 km adelante de Atzalan, carretera Atzalan-Tlapacoyan, *J.I. Calzada* 5224 (XAL); 9 mi NNE of Altotonga along Hwy, *B.L. Turner* 15527 (TEX, XAL); La Calavera, 10 km N of Altotonga (13 km by road), on road to Tlapacoyan, *M. Nee y B.F. Hansen* 18646 (MEXU, XAL). Mpio. Calchahualco. 2 km E de Calchahualco, Puente San Bernardo, *J.L. Martínez P.* 91 (MEXU, XAL); 2 km NE de Calchahualco, barranca del río Jamapa, *J.L. Martínez P. y A. Espíritu S.* 175 (IEB, XAL); Entre Jamapa y Atotonilco, *M.J. Cházaro B. y P. Oliva* 2103 (MEXU, XAL); Ahuihuxtla, camino a Tozongo, *J.L. Martínez P. et al.* 1128 (IEB, XAL). Mpio. Coatepec. La Marina, por el Triánón, 3 km S de Coatepec, *M.A. García B.* 208 (ENCB, MEXU, XAL); Plan de la Cruz, cerros atrás de la Calera Nachón, *V.E. Luna M.* 1337 (XAL). Mpio. Coscomatepec. 14 km S of Huatusco on Hwy 123, on banks of rio Jamapa, *E. Judziewicz* 3460 (XAL). Mpio. Huatusco. 4 mi W of Huatusco along Hwy to Coscomatepec, *L.C. Higgins* 2592 (ENCB). Mpio. Huayacocotla. Camino a Rancho Nuevo, *R. Hernández M.* 1474 (MEXU). Mpio. Ixhuacán de los Reyes. Barranca de Tlilapan, bajando de la parada El Pino hacia Guascalaca Puebla, *M.J. Cházaro B. et al.* 4631 (XAL). Mpio. Ixtacxochitlán. Santa Ana Atzacan, N de la Ciudad de Orizaba, *M. Rosas R.* 141 (MEXU, XAL). Mpio. Jalacingo. Agua Cruz, *F. Ventura A.* 214 (ENCB). Mpio. Jilotepec. Banderilla-Naolinco, en el tramo El Esquilón, *J.I. Calzada* 2158 (MEXU, XAL); El Esquilón, carr. Jalapa-Naolinco, *J. Dorantes L.* 437 (MEXU); El Esquilón, en el cerro del Cuajilote, *G. Castillo C.* 410 (ENCB, MEXU, XAL); El Esquilón, *R. Ortega* 106 (XAL), *M.J. Cházaro B. y A. Justo* 1315 (XAL); Cerro de Coacoatzintla, *M.A. Smith P. y A. Fernández* 30 (XAL); NO de El Esquilón 0.5 km en línea recta, Colonia Miravalles, El rancho de Juquila, Las

Rocas, *R. Redonda M.* y *C.H. Ramos A.* 745 (CTES, MEXU); Cerro el Esquilón, entre Jilotepec y Coacoatzintla, *M.J. Cházaro B.* y *P. Hernández* 4229 (XAL); E de El Esquilón, NE de Jilotepec, *G. Castillo C. et al.* 17299 (XAL); Cerro del Cuajilote, *G. Castillo C. et al.* 17550 (XAL). Mpio. Las Minas. Carretera de Cruz Blanca-Las Minas, *C. Durán E.* y *H. Navare* 778 (MEXU, XAL). Mpio. Los Reyes. Entre Los Reyes y Atlanca, *V. Vázquez T.* 583 (XALU), *V. Vázquez T.* 593 (ENCB, XAL). Mpio. Misantla. 0.6 km O de Villa Nueva, camino a Bella Unión, *E. Martínez S. et al.* 42662 (CTES, MEXU); 1.25 km E de Villa Nueva, camino a Landero y Coss, *E. Martínez S. et al.* 42669 (CTES, MEXU). Mpio. Orizaba. Cerro del Borrego, *Curso de ecología vegetal s.n.* (MEXU); Cerro del Borrego, above Orizaba, *C.G. Pringle* 6085 (ENCB, MEXU). Mpio. Río Blanco. Cerro San Miguel, 2 km O de Orizaba, *L.I. Nevling* y *A. Gómez P.* 2287 (MEXU). Mpio. Tatatila. Camino de herradura Tatatila-Puente Escalona, *M.J. Cházaro B.* y *R. Acosta* 3975 (MEXU, XAL). Mpio. Teocelo. Barranca de Texolo, *F. Menéndez L.* 82 (MEXU). Mpio. Tepetlán. San Antonio Tepetlán. Orilla O de Mafafas, *C. Gutiérrez B.* 2952 (MEXU, XAL). Mpio. Tepetzintla. Sierra de Otontepec, extremo SO, *G. Castillo C.* 4471 (XAL); Sierra de Otontepec, *G. Castillo C. et al.* 2562 (XAL). Mpio. Tlapacoyan. Paso Real, *F. Ventura A.* 12414 (ENCB, MEXU). Mpio. Xalapa. Cañada Tembladeras, *P. Zamora C.* 1822 (XAL). Mpio. Yecuatla. Plan de Naranjos, *C. Gutiérrez B.* 3448 (XAL); 11 mi S of Misantla on road to Jalapa, *J.M. Poole* y *J.A. McDonald* 2229 (IEB, MEXU).

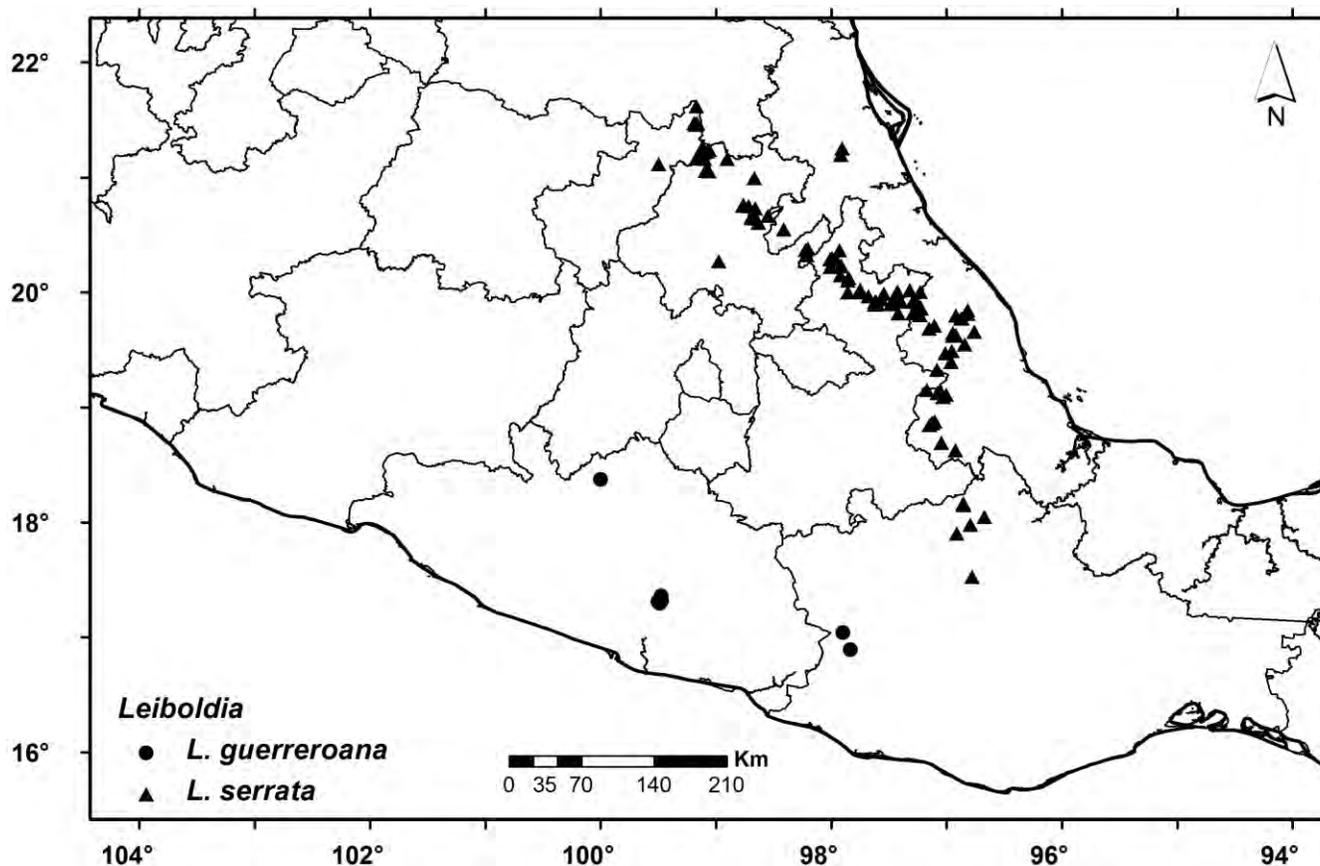


Figura 5. Mapa de distribución del género *Leiboldia*.

LEPIDONIA S.F. Blake

3. *Lepidonia* S.F. Blake, J. Wash. Acad. Sci. 26: 454. 1936.

Vernonia sect. *Lepidonia* (S.F. Blake) B.L. Turner, Brittonia 33: 406. 1981.

Tipo: *Lepidonia paleata* S.F. Blake, J. Wash. Acad. Sci. 26: 454. 1936.

Arbustos, ocasionalmente árboles. **Tallos** erectos, pilosos, ferrugíneos o amarillentos, a veces tomentosos, blancos. **Hojas** pecioladas; láminas lanceolado-elípticas a ovado-elípticas, haz pilosa, envés piloso, rara vez tomentoso; base decurrente, ápice agudo, acuminado, apiculado, ocasionalmente obtuso, margen aserrado. **Inflorescencias** corimbiformes, difusas, terminales y axilares; cabezuelas homógamas discoides; involucro campanulado o hemisférico, filarios 5-6 seriados, subiguales, libres, persistentes, oblongos, verdes o morados, ápice ampliamente ovado-mucronato, glándulas presentes; receptáculo alveolado, convexo, desnudo, rara vez paleáceo. **Flores** actinomorfas, bisexuales y fértiles, 5-lobuladas, lóbulos triangulares, glandulares, rara vez pilosas, moradas, ocasionalmente blancas; anteras con apéndices terminales deltados, ocasionalmente lanceolados; base del estilo cilíndrica. **Cipselas** prismáticas, a veces elíptico-ovadas, 4-5 anguladas, glabras, rara vez con glándulas en el carpopodio; **vilano** 2-seriado, deciduo, cerdas capilares delgadas, flexibles, pajizas. Polen con téctum microperforado, ocasionalmente rugulado, endoaperturas circulares u ovaladas, rara vez oblongas.

Discusión. Blake (1936) describió este género basándose en las características del receptáculo paleáceo, atributo poco común en la tribu Vernonieae, el nombre genérico deriva del vocablo griego *Lepis* (= bráctea), combinado con la terminación de *Vernonia* (-nia). Jones (1977) reconoció la validez del género, mientras que Turner (1981) lo redujo a sinonimia de *Vernonia* y utilizó el nombre *Lepidonia* para referirse a una sección de *Vernonia*.

Diversidad. Es el género más diverso de la subtribu con nueve especies, cinco de ellas son endémicas de México, dos endémicas de Guatemala, una endémica de Costa Rica y una con distribución en México (Chiapas) y Guatemala.

Distribución. En México, Guatemala y Costa Rica. En México se distribuye en los estados de Chiapas, Guerrero y Oaxaca. En Guatemala se encuentra en los departamentos de Cobán, Quetzaltenango y San Marcos. En Costa Rica en las provincias de Cartago y San José.

CLAVE DE LAS ESPECIES

1. Superficie abaxial de las hojas con indumento tomentoso, blanco.
 2. Involucro ≥ 1.8 cm alto, ≥ 2.0 cm ancho; receptáculo desnudo; plantas de Puebla y Veracruz. *L. mexicana*
 2. Involucro ≤ 1.3 cm alto, ≤ 1.8 cm ancho; receptáculo con páleas; plantas de Guatemala. *L. paleata*
1. Superficie abaxial de las hojas con indumento piloso, ferrugíneo o amarillento, a veces tomentuloso, blanquecino, cuando jóvenes.
 3. Flores con indumento piloso en los lóbulos, glandular en el tubo de la corola; plantas de Guatemala. *L. corae*
 3. Flores con indumento glandular en los lóbulos y el tubo de la corola, rara vez indumento glandular y piloso en los lóbulos; plantas de México o Costa Rica.
 4. Flores blancas; cipselas con superficie alveolada y glándulas en el carpopodio. *L. alba*

4. Flores moradas; cipselas con superficie reticulada, pustulada, ocasionalmente alveolada; glabras.

5. Cipselas elíptico-ovadas; carpodidio ausente; anteras con apéndices apicales lanceolados.

L. callilepis

5. Cipselas prismáticas; carpodidio presente; anteras con apéndices apicales deltados.

6. Pedúnculos pilosos; flores ≤ 1.5 cm largo; plantas de Oaxaca (Sierra de Juárez). *L. jonesii*

6. Pedúnculos tomentulosos; flores ≥ 1.8 cm largo; plantas de Costa Rica. *L. lankesteri*

7. Árboles; flores ≤ 1.5 cm largo; cipselas con superficie alveolada; plantas conocidas únicamente de Oaxaca (Los Chimalapas).

L. wendtiana

7. Arbustos; flores ≥ 2.1 cm largo; cipselas con superficie pustulada; plantas de Chiapas y Guatemala.

L. salvinae

***Lepidonia alba* Redonda-Martínez & E. Martínez**, Syst. Bot. 40. 2015. TIPO: MÉXICO. Chiapas.

Mpio. Cacahoatán. 5 km SSE de Agua Caliente, 7 Ene 2012, *E. Martínez S. et al.* 42631 (Holotipo: MEXU!, Isotipos: CHIP!, CTES!, GENT!, IEB!, NY!, US!).

Arbustos, ca. 4.0 m alto. **Tallos** teretes, estriados, pilosos, ferrugíneos. **Hojas** con pecíolos 1.5-2.2 cm largo; láminas 10.9-17.4 cm largo, 2.5-5.8 cm ancho, lanceoladas a lanceolado-elípticas, haz y envés piloso glandulares, con tricomas uniseriados con la célula apical subulada, ápice agudo-apiculado. **Inflorescencias** con 2-4 cabezuelas, con pedúnculos 2.6-4.1 cm largo, pilosos; involucro 1.4-1.7 cm alto, 1.9-2.3 cm ancho, filarios verdes, piloso-glandulares, con tricomas flageliformes y uniseriados, con la célula apical acicular; receptáculo desnudo. **Flores** blancas, 90-106 por cabezuela, 1.6-1.9 cm largo, lóbulos y tubo glandulares, superficie de los pétalos con células tetragonales, alargadas, cóncavas, onduladas en forma de S, escultura primaria estriada, con orientación longitudinal; anteras 4.0-5.0 mm largo, apéndices apicales deltados, 0.42-0.54 mm largo, base 1.30-1.56 mm largo; estilo 16.0-18.0 mm largo, ramas 4.0-5.0 mm largo. **Cipselas** prismáticas, 4.0-5.0 mm largo, superficie con escultura primaria alveolada, con células poligonales, regulares, cóncavas, escultura secundaria lisa, carpodidio con glándulas, simétrico, con 3-4 estratos celulares, base obtusa; **vilano** serie externa 1.5-2.0 mm largo, serie interna (5.5-)6.0-6.6(7.5) mm largo. **Polen** 35.8-45.0 μm diámetro, colpos 28.0-32.0 μm largo, endoaperturas circulares, 9.0-11.0 μm diámetro, sexina 2.5-3.0 μm grueso, nexina 0.8-1.5 μm grueso, espinas 4.8-5.2 μm largo, tectum microperforado.

Discusión. La población de esta especie al igual que las de otros miembros de Leiboldiinae, también es pequeña, estaba conformada por tres individuos, en un bosque bien conservado (Esteban Martínez, *com. pers.*). Considerando la propuesta de Rabinowitz et al. (1986), esta especie presenta una rareza geográfica tipo 4. Al ser este el único sitio en el que hasta el momento ha sido encontrada sería conveniente establecer las medidas pertinentes para su conservación.

Distribución. Endémica de México. Conocida únicamente de la colección tipo en el Volcán Tacaná (Figura 8).

Hábitat. Bosque mesófilo de montaña. Creciendo en suelo con abundante materia orgánica. En elevaciones de 2162 m.

Fenología. Floración y fructificación de diciembre a enero.

***Lepidonia callilepis* (Gleason) H. Rob. & V.A. Funk**, Bot. Jahrb. Syst. 108: 225. 1987. *Vernonia callilepis* Gleason, N. Amer. Fl. 33: 81. 1922. TIPO: MÉXICO: [Guerrero]: La Siberia, 29 Mar 1879, E. Langlassé 978 (Holotipo: US 147213!).

Arbustos, 0.8-2.5(-5.0) m alto. **Tallos** teretes, pilosos, amarillentos cuando jóvenes, glabrescentes con la edad. **Hojas** con pecíolos 0.4-2.0(-3.3) cm largo; láminas 15.2-37.2 cm largo, 4.7-15.8 cm ancho, elípticas a ovado-elípticas, haz y envés pilosos, con tricomas uniseriados, con la célula apical acicular, ápice acuminado. **Inflorescencias** con 2-5 cabezuelas, pedúnculos (2.2-)6.0-16.5 cm largo, pilosos; involucro 1.3-2.5 cm alto, 1.6-3.3 cm ancho, filarios morados, glandulares y pilosos, con tricomas uniseriados con la célula apical acicular; receptáculo desnudo. **Flores** moradas, 100-120 por cabezuela, 2.1-2.4 cm largo, lóbulos y tubo glandulares, superficie de los pétalos con células tetragonales, alargadas, convexas, onduladas en forma de S, escultura primaria lisa; anteras 4.5-5.3 mm largo, apéndices apicales lanceolados, 0.74-0.84 mm largo, base 1.84-2.22 mm largo; estilo (18.0-)22.0-25.0 mm largo, ramas 3.0-4.5 mm largo. **Cipselas** elíptico-ovadas, 3.0-5.0 mm largo, glabras, superficie reticulado-pustulada, con células poligonales o tetragonales, alargadas y algunas esféricas, convexas, escultura secundaria lisa, carpopodio ausente; **vilano** serie externa 1.5-2.0 mm largo, serie interna 7.4-10.2 mm largo. **Polen** 42.0-50.2 μm diámetro, colpos 30.0-38.0 μm largo, endoaperturas circulares, 7.6-12.4 μm largo, 5.0-11.0 μm ancho, sexina 4.0-5.0 μm ancho, nexina 1.5-2.0 μm ancho, espinas 4.5-5.0 μm largo, téctum microperforado (Figura 6).

Discusión. Gleason (1922), citó erróneamente la localidad tipo de esta especie con el nombre La Liberia, aunque en la etiqueta original dice La Siberia, una localidad ubicada al NE de Atoyac de Álvarez en el estado de Guerrero, México. Jones (1979) consideró a esta especie como sinónimo de *Vernonia salvinae* (= *Lepidonia salvinae*) y al igual que Gleason, citó la localidad tipo como La Liberia. En el trabajo de campo se observó que esta especie no tolera el disturbio, las poblaciones que se encontraron estaban integradas por 15-30 individuos, creciendo en sitios bien conservados cercanos a corrientes de agua. Con base en los criterios de Rabinowitz *et al.* (1986) la rareza de esta especie es tipo 2.

Distribución. Endémica de México. Se distribuye en los estados de Guerrero y Oaxaca (Figura 8).

Hábitat. Bosque mesófilo de montaña, bosque de *Pinus*, bosque de *Pinus-Quercus*, bosque de *Quercus*, bosque tropical subperennifolio y ecotonía. Creciendo en cañadas o laderas con exposición SO, ocasionalmente cerca de corrientes de agua, en suelos arcillosos amarillos o negros, con abundante materia orgánica. En elevaciones de 540-2400 m.

Fenología. Floración y fructificación de septiembre a marzo.

Ejemplares examinados. MÉXICO. Guerrero: Mpio. Atoyac de Álvarez: Desviación a El Iris, brecha Paraíso-Puerto del Gallo, S. Zamudio y L. Lozada 13636 (TEX); Atoyac-Tlacotepec; 27.2 km (17 mi) NE de El Paraíso o 90 km (56.3 mi) NE de Atoyac, C.P. Cowan 4947 (ENCB, MEXU); Sierra Madre del Sur, along the Milpillas-Atoyac road via Puerto del Gallo, 38 mi NE of Atoyac and 16 mi SW of Puerto del Gallo, J.L. Reveal *et al.* 4357 (MEXU, TEX, US), 7.6 km NE de Nueva Delhi, R. Redonda M. *et al.* 673 (CTES, IEB, MEXU); 23.5 km NE de El Paraíso, camino Atoyac-Puerto del Gallo, E. Martínez S. y F.R. Barrie 5597 (ENCB, MEXU), 28 km NE de El Paraíso, J.C. Soto N. 11795 (IEB, MEXU); Below Puerto El Gallo along road to Atoyac, D.E. Breedlove y F. Almeda 65150 (MEXU, TEX). Mpio. Galeana. Plan de Carrizo, G.B. Hinton 11016 (US). Mpio. General Heliodoro Castillo. Cerro Teotepec y cercanías, L. Paray 4032 (MEXU). Mpio. Tlacoachitlahuaca. 2 km N de San Pedro, V.C. Aguilar J. 503 (IEB, FCME, MEXU). Mpio. Ometepec. Tierra Blanca, G. Ocampo G. 113 (FCME,

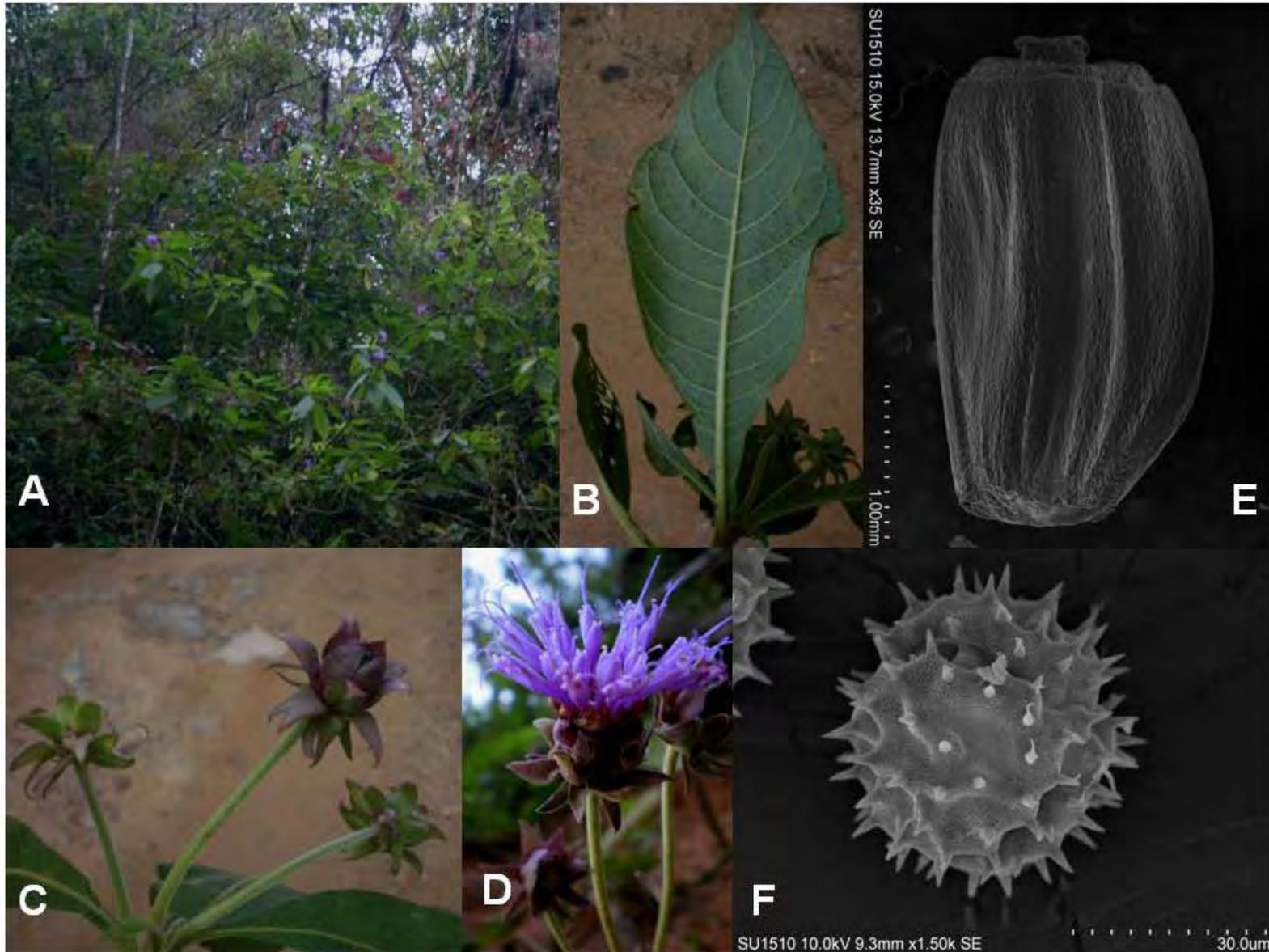


Figura 6. *Lepidonia callilepis*. A. Hábitat y hábito. B. Detalle de hojas. C. Inflorescencia. D. Cabezuela. E. Cipsela. F. Grano de polen tipo All.

MEXU). Mpio. Petatlán. 1 km de La Guayabera, *J.C. Soto N. et al. 12246* (MEXU). **Oaxaca: Dto. Miahuatlán.** Mpio. San Jerónimo Coatlán: 11 km N de Piedra Larga, brecha a Progreso, *A. Campos V. y J. Reyes S. 1317* (MEXU); 6 km NE del campamento maderero Cerro Sol, brecha a Progreso, *A. Campos V. 2593* (MEXU); 7 km NE del campamento maderero Cerro Sol, sobre la brecha a Progreso, *A. Campos V. 2764* (MEXU); 12.3 km N de Piedra Larga, sobre el camino a Progreso, 9.6 km NE de Piedra Larga, carretera a Miahuatlán, *R. Torres C. y A. Campos V. 10886* (MEXU). **Dto. Pochutla.** Mpio. Candelaria Loxichia. On Hwy 175 between Ciudad Oaxaca and Puerto Angel, 4.9 mi S of Puente Jalatengo, *J.A. McDonald y L.M. Boykin 220* (TEX). **Dto. Putla.** Mpio. Putla Villa de Guerrero: 5 km de Atoyaquillo rumbo a Zimatlán siguiendo la carretera de terracería, *E. Solano C. 82* (TEX). Mpio. San Andrés Cabecera Nueva: N de Guadalupe Río Grande, 2.43 km en línea recta, *R. Redonda M. et al. 737* (CTES, IEB, MEXU); N de Guadalupe Río Grande, 2.52 km en línea recta, *R. Redonda M. et al. 740* (CTES, IEB, MEXU).

***Lepidonia corae* (Standl. & Steyerem.) H. Rob. & V.A. Funk**, Bot. Jahrb. Syst. 108: 225. 1987. *Vernonia corae* Standl. & Steyerem., Publ. Field Mus. Nat. Hist., Bot. Ser. 22: 395. 1940. TIPO: GUATEMALA: San Marcos: between town Tajumulco and Tecutla, 9 mi S and W of Tajumulco, NW slope of Volcan Tajumulco, 27 Feb 1940, *J.A. Steyermark 36787* (Holotipo: F 1041728!, Isotipo: F 1041746!).

Arbustos, 1.5-3.0 m alto. **Tallos** estriados, pilosos, ferrugíneos. **Hojas** con pecíolos 1.2-2.0 cm largo; láminas 25.6-27.0 cm largo, 7.0-7.4 cm ancho, elípticas, haz piloso con tricomas uniseriados con la célula apical acicular o subulada, envés glandular, piloso, con tricomas uniseriados con la célula apical subulada, ápice acuminado. **Inflorescencias** con 3-4 cabezuelas, con pedúnculos 6.2-8.7 cm largo, pilosos; involucre 1.6-1.9 cm alto, 2.9-3.2 cm ancho, filarios verdosos, piloso-glandulares, con tricomas cónicos y uniseriados con la célula apical acicular o subulada; receptáculo desnudo. **Flores** moradas, 100-120 por cabezuela, 1.4-1.8 cm largo, lóbulos pilosos, tubo glandular, superficie de los pétalos con células tetragonales, alargadas, convexas, onduladas en forma de S, escultura primaria estriada, con orientación irregular; anteras 3.0-3.6 mm largo, apéndices apicales deltados, 0.60-0.72 mm largo, base 1.41-1.50 mm largo; estilo 17.0-18.0 mm largo, base cilíndrica, ramas 3.0-4.0 mm largo. **Cipselas** de forma y tamaño desconocidos. **Polen** 43.2-46.5 μm diámetro, colpos 23.6-25.4 μm largo, endoaperturas circulares, 8.8-9.5 μm largo, 6.8-9.0 μm ancho, sexina 4.5-5.0 μm grueso, nexina 1.4-1.8 μm grueso, espinas 4.6-5.0 μm largo, téctum microperforado (Figura 7).

Discusión. El ejemplar depositado en BIGU es la segunda colecta de esta especie, después de que Steyermark recolectó el ejemplar tipo hace más de 70 años, ambos ejemplares se han recolectado principalmente con flores en preantesis, razón por la cual se desconocen las características de los frutos. Siguiendo los criterios de Rabinowitz et al. (1986), la rareza de este taxón es del tipo 4.

Hábitat. Bosque mesófilo de montaña. Creciendo en laderas sombreadas con exposición NO. En elevaciones de 1800-2474 m.

Fenología. Floración de enero a febrero, fructificación desconocida.

Distribución. Endémica de Guatemala. Se distribuye en el departamento de San Marcos. (Figura 8).

Ejemplar examinado. GUATEMALA. San Marcos. Esquipulas Palo Gordo, L. García y R. Galicia 7 (BIGU).



Figura 7. *Lepidonia corae*, ejemplar de herbario.

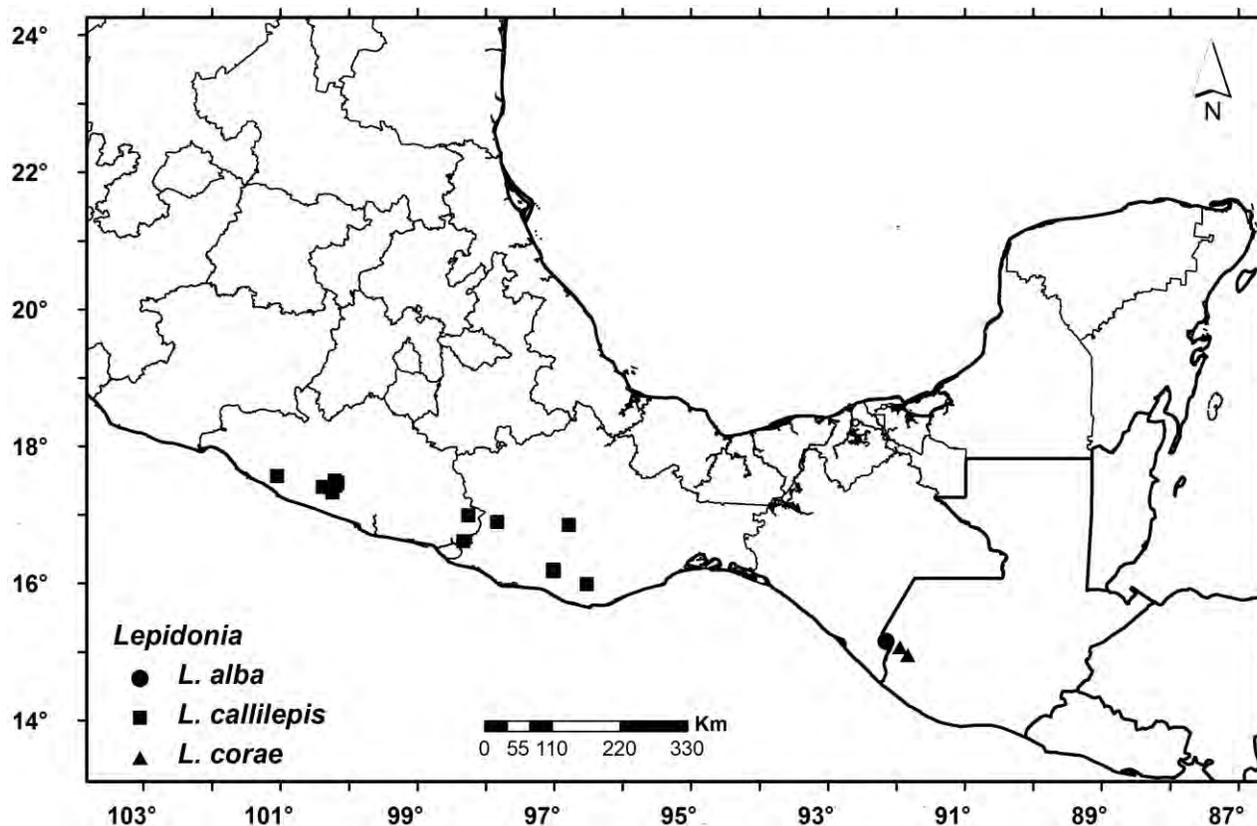


Figura 8. Mapa de distribución del género *Lepidonia*.

***Lepidonia jonesii* (B.L. Turner) H. Rob. & V.A. Funk**, Bot. Jahrb. Syst. 108: 225. 1987. *Vernonia jonesii* B.L. Turner, Brittonia 33: 408. 1981. TIPO: MÉXICO: Oaxaca: 21 mi S of Valle Nacional, Hwy 175 (Tuxtepec-Oaxaca), 13 Mar 1980, J.M. Poole & J.A. McDonald 2246 (Holotipo: TEX 86062!, Isotipos: K 497277!, TEX 50441!, US 147271!).

Arbustos, 1.0-4.0(-6.0) m alto. **Tallos** estriados, pilosos, ferrugíneos o amarillentos. **Hojas** con pecíolos 1.1-4.4 cm largo; láminas (7.3-)11.1-25.8(-30.0) cm largo, 3.2-8.4(-10.2) cm ancho, lanceoladas o elípticas a ovado-elípticas, haz y envés pilosos y glandulares, con tricomas uniseriados con la célula apical acicular, ápice acuminado. **Inflorescencias** con (3-)5-10(-16) cabezuelas, pedúnculos 1.3-4.8(-6.3) cm largo, pilosos; involucro 1.0-1.4(-1.7) cm alto, 1.2-1.7(-2.0) cm ancho, filarios verdes, piloso-glandulares, con tricomas uniseriados con la célula apical acicular; receptáculo desnudo. **Flores** moradas, 100-120 por cabezuela, (1.0-)1.2-1.5 cm largo, lóbulos y tubo glandulares, superficie de los pétalos con células tetragonales, alargadas, convexas, onduladas en forma de S, escultura primaria lisa, con orientación transversal; anteras 3.0-4.1 mm largo, apéndices apicales deltados, 0.56-0.74 mm largo, base 1.36-1.68 mm largo; estilo (1.0-)1.3-1.6 cm largo, ramas 2.5-3.2 mm largo. **Cipselas** prismáticas, 2.5-4.0 mm largo, glabras, superficie con escultura primaria pustulado-alveolada, células poligonales, alargadas, convexas o cóncavas, escultura secundaria lisa, carpodidio simétrico, con 4-5 estratos celulares, base cónica; **vilano** serie externa 1.0-1.5 mm largo, serie interna 4.6-6.0 mm largo. **Polen** 27.0-37.0 μm diámetro, colpos 16.0-22.0 μm largo, endoaperturas oblongas, 5.0-8.0 μm largo, 3.5-6.5 μm ancho, sexina (2.5-)3.5-4.0 μm grueso, nexina 1.0-1.5 μm grueso, espinas 2.5-3.5 μm largo, téctum microperforado. (Figura 9).

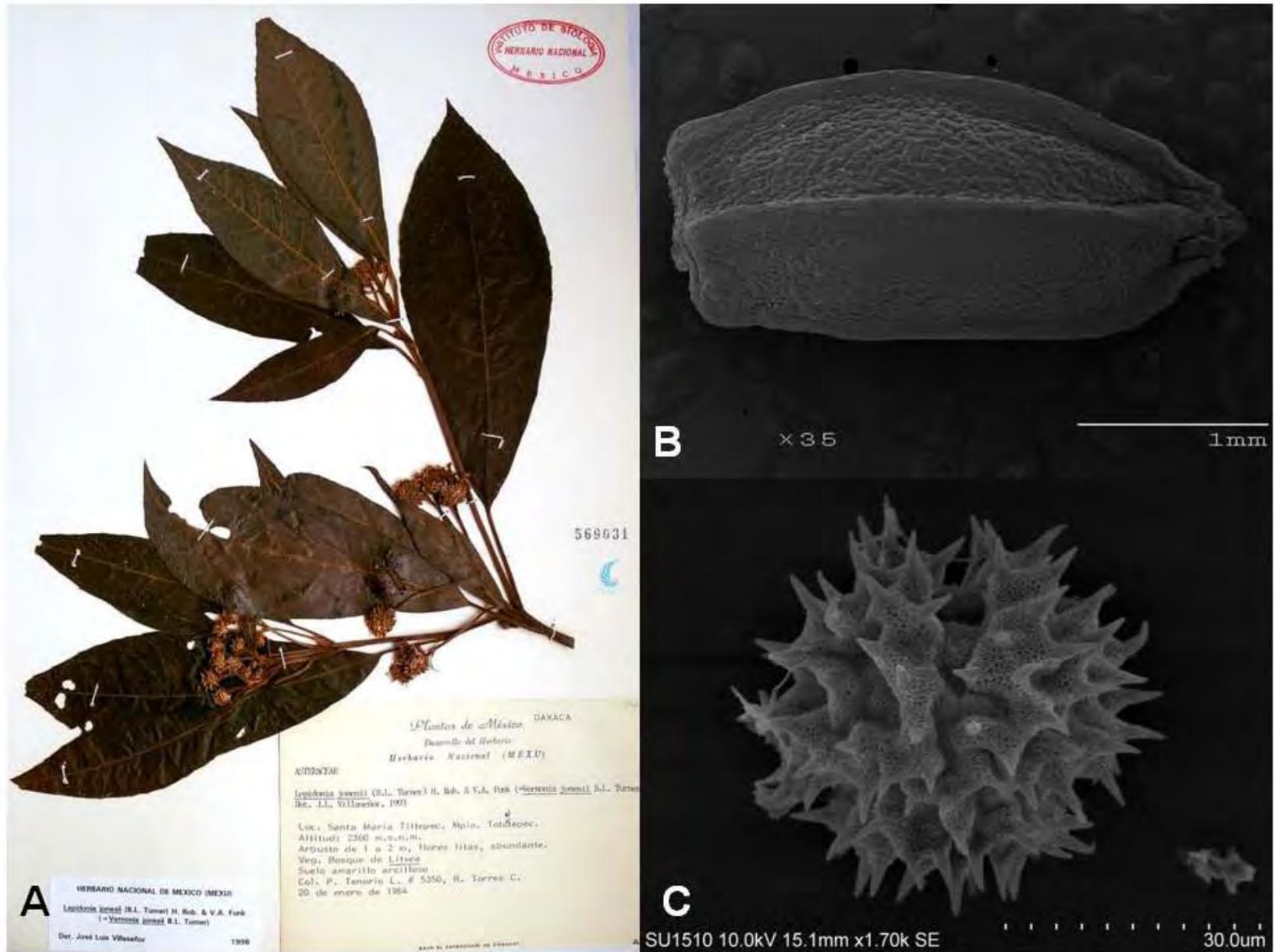


Figura 9. *Lepidonia jonesii*. A. Ejemplar de herbario. B. Cipsela. C. Grano de polen tipo All.

Discusión. Turner (1981), menciona que algunos ejemplares de esta especie fueron revisados por Gleason y Jones e identificados como *L. salvinae*, esto a pesar de las diferencias que presentan ambas especies, entre las que destacan el mayor número de cabezuelas y la menor longitud del involucro en *L. jonesii* con respecto a *L. salvinae*. Además de las diferencias señaladas por Turner, en los ejemplares analizados se encontró que los filarios de *L. jonesii* son verdosos, a veces amarillentos, mientras que los de *L. salvinae* son morados. Además, ambas especies presentan distribución geográfica diferente, la primera solo se encuentra en la Sierra de Juárez en el estado de Oaxaca (rareza tipo 2), y la segunda en el sureste de Chiapas y el oeste de Guatemala.

Distribución. Endémica de México. Se distribuye en el estado de Oaxaca (Figura 12).

Hábitat. Bosque mesófilo de montaña, bosque de *Pinus-Quercus* y bosque tropical perennifolio. Creciendo en laderas sombreadas o cerca de corrientes de agua, en suelos arcillosos, amarillos, con abundante materia orgánica. En elevaciones de 1170-2360 m.

Fenología. Floración y fructificación de noviembre a mayo.

Ejemplares examinados. MÉXICO. Oaxaca. Dto. Ixtlán. Mpio. San Juan Atepec: Sierra de Juárez, km 136 carretera Oaxaca-Tuxtepec, *G. Martínez C. 821* (FCME, MEXU). Mpio. San Juan Bautista Valle Nacional. Rancho Grande, *F. Miranda G. 1111* (MEXU). Mpio. San Pablo Macuiltianguis. 2 km abajo del rancho La Primavera, rumbo a Río Faisán, *G. Pérez C. 104* (ENCB, MEXU). Mpio. Santa María Jaltianguis. Along Hwy 175 through Sierra de Juarez, between Tuxtepec and Oaxaca, just beyond summit on Pacific slope, *Croat 48036* (MEXU). Mpio. Santiago Comaltepec. Cerro Redondo, *R. López L. y G.J. Martin 608* (MEXU, US); La Esperanza, *R. López L. y G.J. Martin 127* (MEXU); *R. López L. 649* (MEXU); *T. MacDougall s.n.* (ENCB); SW slope of Cerro Relámpago, just above (N of) Río Soyolapan, *B. Boyle et al. 2640* (MEXU); 1 km S de Vista Hermosa, carr. Tuxtepec-Ixtlán, *P. Tenorio L. 3397* (MEXU, XAL); 1.5 km S of Vista Hermosa on the Valle Nacional-Oaxaca road, *F.R. Barrie y K.C. Nixon 1359* (MEXU, TEX); 21.5 mi S of Valle Nacional on Hwy 175 to Oaxaca, *L. Woodruff et al. 223* (MEXU); 23 mi S of Valle Nacional, Hwy 175, *J.M. Poole et al. 1273* (MEXU, TEX); Along Hwy 175 between Tuxtepec and Oaxaca, 22-26 mi from Valle Nacional on Tuxtepec-Oaxaca Hwy (Hwy 175), *C.A. Todzia et al. 2835* (MEXU, US); 29-32 km above (S of) bridge over Río San Juan Bautista at Valle Nacional, *T.B. Croat y P. Díaz J. 100217* (XAL); 38 km S de Valle Nacional, sobre la carretera a Oaxaca, *J. Rzedowski 34096* (ENCB, IEB, MEXU, XAL); 80 km S of Tuxtepec near Vista Hermosa, *D.E. Breedlove 56752* (MEXU). **Dto. Juchitán.** El Espinal, Rancho Monserrat, *T. MacDougall 26065* (MEXU). **Dto. Mixe.** Mpio. Totontepec Villa de Morelos. 2 km N de Amatepec, 5 km N de Totontepec, *R. Torres C. y P. Tenorio L. 4582* (ENCB, MEXU); El Mirador de Amatepec, 5 km N de Totontepec, camino a Choapan, *E. Ramírez G. y P. Ramírez C., 9* (IEB, MEXU); camino de Totontepec a Comaltepec, 5 km NE de Totontepec, *D.H. Lorence y A.J. García M. 4362* (MEXU); atrás del Cerro de la Mitra, 6 km O de Totontepec, *E. Ramírez G. y P. Ramírez C., 72* (MEXU); *E. Ramírez G. y P. Ramírez C., 92* (IEB, MEXU); Río Toro, 3 km N de Totontepec, *E. Ramírez G. 664* (MEXU); Kets tekum, na payi, *J. Rivera R. 2498* (MEXU); 2.3 km SO de Totontepec, carretera Totontepec-Ayutla, *R. Torres C. y L. Cortés A. 11732* (IEB, MEXU); 2-3 km S de Totontepec sobre la carretera a Mitla, *J.L. Panero y A. Campos V. 2768* (MEXU); 12 km N por la desviación a San Andrés Yaa de la carretera a Totontepec, 9 km NE de San Miguel Metepec, *J.L. Villaseñor y R. Torres C. 661* (MEXU); *R. Torres C. y L. Cortés A. 9327* (MEXU, XAL); 13 km E del cruce Zacatepec-Tonontepec, brecha a Zacatepec, *G. Pérez S. 300* (ENCB, IEB). **Dto. Tehuantepec.** Mpio. Santiago Lachiguirí. Arroyo Lagarto, 4 km SO de Cruceo Buenavista, carretera a Lachiguirí, *A. Campos V. 4315* (MEXU); 2.6 km en línea recta (72° N) de El Porvenir, sobre la brecha de saca abandonada, zona N de área

natural certificada, *K. Velasco G. et al. 1536* (MEXU, SERO, TEX); Cerro Oscuro, 1.6 km en línea recta (145°N) de El Porvenir, *K. Velasco G. et al. 1834* (MEXU, SERO, TEX). **Dto. Teotitlán.** Mpio. Huautla de Jiménez. Vereda que parte de la terracería Santa Cruz-Aguacatitla y sube a las zonas más altas (SE) de Santa Cruz de Juárez, *X. Munn E. y L. García 1009* (MEXU, XAL). Mpio. San José Tenango. SO de San Martín Caballero, *X. Munn E. et al. 1770* (MEXU). **Dto. Teposcolula.** Mpio. San Pedro Topiltepec. Santa María Tiltepec, *P. Tenorio L. y R. Torres C. 5350* (MEXU). **Dto. Villa Alta.** Mpio. Villa Alta. 7 km de la desviación a San Andrés Yaa, SE de Villa Alta, *R. Cedillo T. 1200* (IEB, MEXU, XAL).

***Lepidonia lankesteri* (S.F. Blake) H. Rob. & V.A. Funk**, Bot. Jahrb. Syst. 108: 225. 1987. *Vernonia lankesteri* S.F. Blake, J. Wash. Acad. Sci. 15: 106. 1925. TIPO: COSTA RICA: Cartago: in roadside undergrowth, Santa Clara de Cartago. 23 Feb 1924, *C.H. Lankester 712* (Holotipo: US 147279!, Isotipo: F 575726!).

Arbustos, 1.0-3.5 m alto. **Tallos** estriados, tomentulosos cuando jóvenes, glabrescentes con la edad. **Hojas** con pecíolos 2.6-6.0(-8.0) cm largo; láminas (10.8-)15.3-26.0 cm largo, (2.3-)3.8-12.1 cm ancho, lanceoladas, elípticas a ovado-elípticas, haz y envés pilosos, glandulares, con tricomas uniseriados con la célula apical subulada, ápice acuminado. **Inflorescencias** con 2-6(-8) cabezuelas, pedúnculos 3.0-8.0(-10.7) cm largo, tomentulosos; involucro 1.2-2.2(-2.7) cm alto, 1.5-2.6(-3.0) cm ancho, filarios verdosos, piloso-glandulares, con tricomas flageliformes; receptáculo desnudo. **Flores** moradas, 100-120 por cabezuela, (1.6-)1.8-2.0 cm largo, lóbulos y tubo glandulares, superficie de los pétalos con células poligonales, alargadas, cóncavas, onduladas en forma de V, escultura primaria plegada, con orientación transversal; anteras 3.5-4.5(-5.0) mm largo, apéndices apicales deltados, 0.60-0.65 mm largo, base 1.5-1.6 mm largo; estilo (1.6-)1.8-2.3 cm largo, ramas 3.0-4.0 mm largo. **Cipselas** prismáticas, glabras, 3.0-4.0 mm largo, superficie con escultura primaria reticulada, células tetragonales, irregulares, cóncavas, escultura secundaria estriada, carpopodio simétrico, con 3-5 estratos celulares, base cónica; **vilano** serie externa 1.0-1.5 mm largo, serie interna 3.0-5.0 mm largo. **Polen** 38.2-41.5 μm diámetro, colpos 14.0-16.0 μm largo, endoaperturas circulares u ovaladas, 6.0-7.6 μm largo, 5.0-7.0 μm ancho, sexina 3.5-4.0 μm grueso, nexina 1.2-1.5 μm grueso, espinas 5.5-6.2 μm largo, téctum microperforado (Figura 10).

Discusión. Blake (1936) y Turner (1981) consideraron una relación cercana de este taxón con *L. salvinae*, por las características del vilano. Es una especie poco representada en las colecciones científicas, quizás porque al igual que otras Leiboldiinae es una especie con distribución restringida, rareza tipo 4 según los criterios de Rabinowitz et al. (1986), o a que a que se distribuye en una zona protegida, pues la mayoría de las colectas proceden del Parque Nacional Tapantí.

Distribución. Endémica de Costa Rica. Se distribuye en las provincias de Cartago y San José (Figura 12).

Hábitat. Bosque de galería, bosque mesófilo de montaña y vegetación secundaria. Creciendo en laderas, cañadas o cerca de corrientes de agua. En elevaciones de 610-2450 m.

Fenología. Floración y fructificación durante todo el año, con un pico de floración en julio.

Ejemplares examinados. **COSTA RICA. Cartago.** La Estrella, *P.C. Standley 39361* (US); Island in Río Grande de Orosi, 12 km S of Tapantí, *Lent 1214* (US); La Palma, *C. Werklé 11604* (US); La Sierra, 25 km S of Cartago, Cordillera de Talamanca, *L.O. Williams et al. 28029* (F); Parque Nacional Tapantí, sendero La Pava, *V. Nilsson et al. 170* (F); Tapantí, *J.L. Gentry y W.C. Burger 2942* (F), on the steep slopes above the Río Grande de Orosi along a stretch of 9.3 km beginning 3 km from bridge

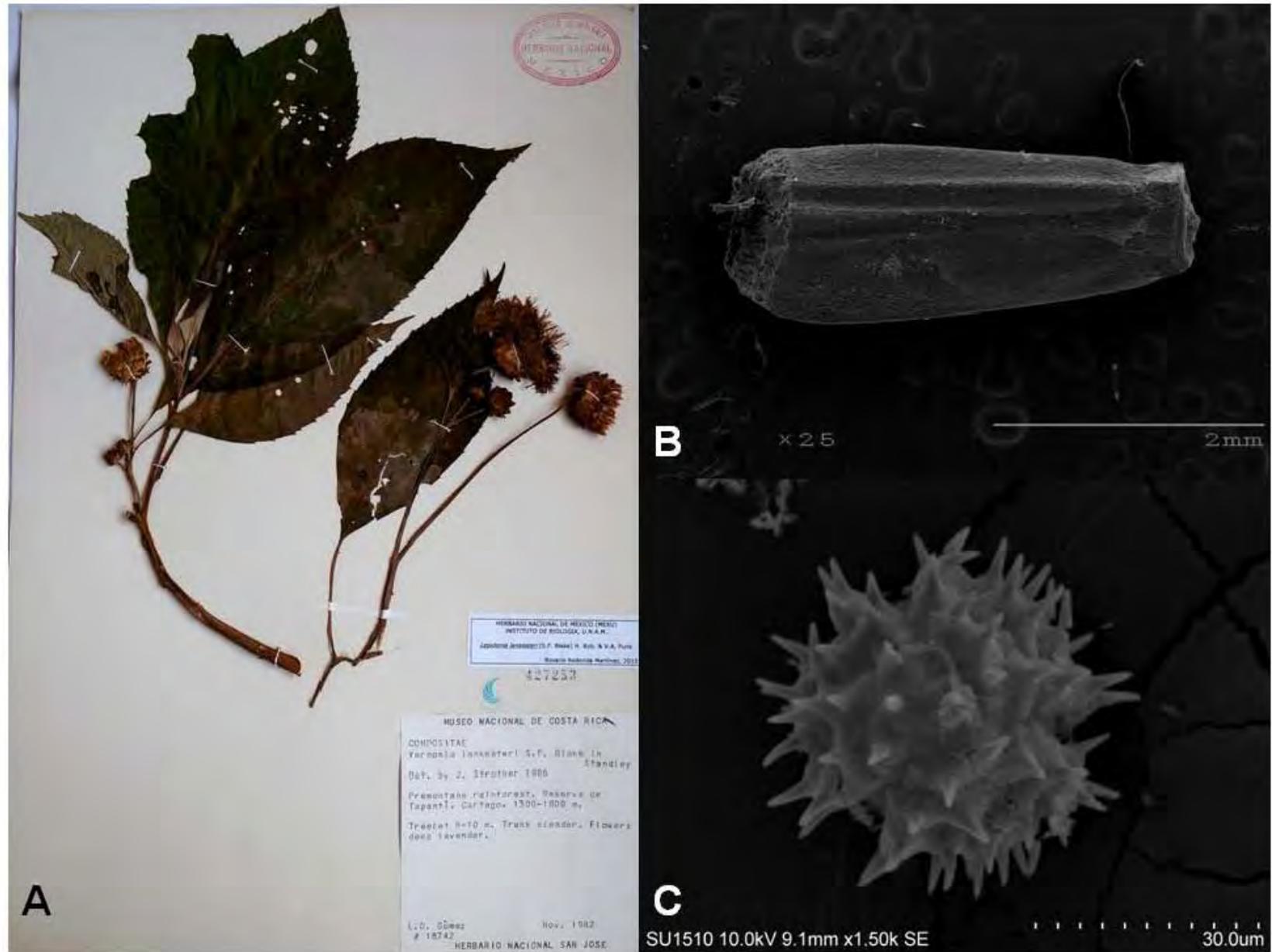


Figura 10. *Lepidonia lankesteri*. A. Ejemplar de herbario. B. Cipsela. C. Grano de polen tipo All.

at Tapanti, *R.L. Wilbur et al. 22301* (US); between 7-12 km S of the bridge over the Río Grande de Orosi at Tapantí, *R. Baker et al. 210* (F); Reserva de Tapantí, *L.D. Gómez 18742* (MEXU); 10 km S of Tapantí along the new road on the E slope above the Río Grande de Orosi, *W.C. Burger y M. Burger 7590* (F); Canton Paraíso. Parque Nacional Tapantí. Valle del Reventazón. Camino a la represa Tapantí, *M. Quirico J. et al. 1633* (MO); near and along crest of ridge S of Alto Patillos (and a continuation of the later), 6 km SE of Tapantí, *M.H. Grayum y G. Herrera 7729* (MO); Canton Paraíso. Parque Nacional Tapantí, Valle del Reventazón. Catarata, *E. Lépiz et al. 323* (MO); along creek dedouching into Río Grande de Orosi from the E, 1 km upstream from confluence of Quebrada Salta, Tapantí, *M.H. Grayum y P. Sleeper 3455* (F); Cantón de Paraíso Parque Natural Tapantí. Cuenca del Reventazón 0.5 km, después del Mirador, *A. Rodríguez y S. Salas 2385* (F). **San José.** Estrella-Santa María road, *Stork 1507* (F); camino nuevo La Estrella-Copey, *M. Valerio 1101* (F); 6.8 km W of El Empalme on the Carretea Interamericana, *J.R. Grant y J.R. Rundell 1655* (US); San Cristóbal road, *H.E. Stork 2241* (F).

***Lepidonia mexicana* (Less.) H. Rob. & V.A. Funk**, Bot. Jahrb. Syst. 108: 225. 1987. *Vernonia mexicana* Less., Linnaea 6: 680. 1831. *Cacalia mexicana* (Less.) Kuntze, Rev. Gen. Pl. 2: 970. 1891. *Leiboldia mexicana* (Less.) Gleason, Bull. New York Bot. Gard. 4: 163. 1906. TIPO: MÉXICO. [Veracruz]. Cuesta grande de Chiconquiaco, Sep 1829, *C.J.W. Schiede 141* (Holotipo: HAL 0098207!).

Arbustos, 1.5-4.0 m alto. **Tallos** estriados, tomentosos, blancos. **Hojas** con pecíolos 2.7-9.6(-18.2) cm largo; láminas 11.0-30.4(36.0) cm largo, (2.6-)-6.7-14.7 cm ancho, elípticas a ovado-elípticas, haz piloso glandular, con tricomas uniseriados con la célula apical aguda o subulada, envés tomentoso, con tricomas flageliformes, y uniseriados, con la célula apical subulada, ápice obtuso. **Inflorescencias** con (2-)-3-10(-17) cabezuelas, pedúnculos 2.0-7.3(-13.0) cm largo, tomentosos; involucre 1.8-3.5 cm alto, 2.0-3.5(-4.1) cm ancho; filarios verde-morados, piloso-glandulares, con tricomas uniseriados con la célula apical aguda; receptáculo desnudo. **Flores** moradas, 100-120 por cabezuela, (1.3-)-1.6-1.9 cm largo, lóbulos y tubo glandulares, superficie de los pétalos con células tetragonales, alargadas, convexas, escultura primaria lisa; anteras 3.5-4.5(-5.0) mm largo, apéndices apicales deltados, 0.3-0.45 mm largo, base 1.44-1.60 mm largo; estilo 15-17 mm largo, ramas 2.5-3.0 mm largo. **Cipselas** prismáticas, glabras, 2.5-3.0 mm largo, superficie con escultura primaria verrucosa, células esféricas o umbilicadas, convexas o cóncavas, escultura secundaria lisa, carpopodio simétrico, con 4-6 estratos celulares, base cónica; **vilano** serie externa 1.0-2.0 mm largo, serie interna 3.0-5.0 mm largo. **Polen** 45.0-49.0 µm diámetro, colpos 28.0-32.0 µm largo, endoaperturas circulares, rara vez ovaladas, 11.0-13.0 µm largo, 10.0-11.5 µm ancho, sexina 2.5-3.0 µm grueso, nexina 1.0-1.5 µm grueso, espinas 5.0-5.5 µm largo, téctum microperforado (Figura 11).

Discusión. Gleason (1906) consideró una relación cercana entre *L. mexicana* (*Vernonia mexicana*) y *L. paleata* (= *Vernonia salvinae* var. *canescens*), por el indumento tomentoso de ambas especies en el envés de las hojas, incluso propuso a *Vernonia salvinae* var. *canescens*, como un posible sinónimo de *L. mexicana*. Taxón poco representado en los herbarios, conocido principalmente de la Sierra de Chiconquiaco en Veracruz, la colecta más reciente se hizo en Misantla (*E. Martínez S. et al. 42655*), y la población era de dos individuos, creciendo cerca de una corriente de agua (*Esteban Martínez, com. pers.*). Siguiendo los criterios de Rabinowitz et al. (1986) presenta un nivel de rareza tipo 4.



Figura 11. *Lepidonia mexicana*. A. Rama con inflorescencia. B. Cabezuela. C. Cipsela. D. Grano de polen tipo All.

Distribución. Endémica de México. Se distribuye en los estados de Puebla y Veracruz. (Figura 12).

Hábitat. Bosque de galería, bosque mesófilo de montaña, bosque de *Quercus*, bosque tropical perennifolio y ecotonía. Creciendo en cañadas, laderas o cerca de corrientes de agua, en suelos arcillosos amarillos o pardos. En elevaciones de 755-1700 m.

Fenología. Floración y fructificación de marzo a mayo y de julio a septiembre.

Ejemplares examinados. MÉXICO. Puebla. Mpio. Hueytamalco. Ejido Hueytamalco, *F. Ventura A.* 19653 (IEB, MEXU). Mpio. Teziutlán. Below Teziutlan near Ocostoc, *Sharp 806* (MEXU); Arroyo Frío, *F. Ventura A.* 17657 (FCME, IEB, MEXU); Río Frío, *F. Ventura A.* 8663 (MEXU); Río Frío, 12 km N de Teziutlán, carretera a Nautla, *P. Tenorio L.* 15080 (MEXU). Mpio. Xochitlán de Vicente Suárez. 1 km E de Pahuata, *J.L. Contreras J.* 5613 (HUAP, MEXU). **Veracruz.** Mpio. Acajete. Barranca del Pixquiac (medio Pixquiac), *M.J. Cházaro B.* 2699 (XAL). Mpio. Chiconquiaco. Sierra de Chiconquiaco, entre Chiconquiaco y Misantla, *A. Gómez P.* 767 (MEXU). Mpio. Juchique de Ferrer. Santa Rita, Sierra Chiconquiaco, *L.I. Nevling y A. Gómez P.* 575 (MEXU). Mpio. Misantla. 3.18 km SSE de Pueblo Viejo, camino a Manuel Gutiérrez Nájera, *E. Martínez S. et al.* 42655 (CTES, MEXU). Mpio. Tenochtitlán. El Mirador, *I. García O. y F. Vázquez B.* 39 (XAL). Mpio. Yecuatla. El Haya, *F. Ventura A.* 3950 (MEXU).

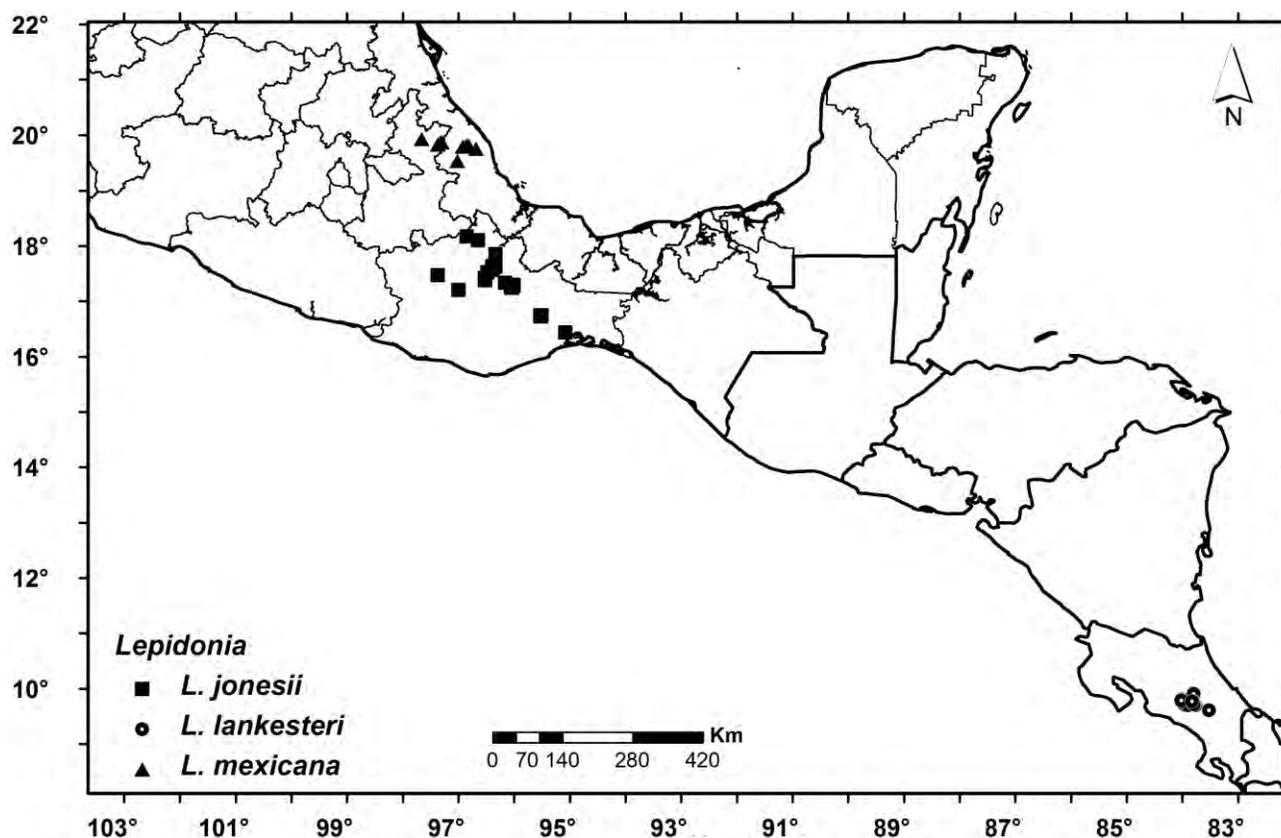


Figura 12. Mapa de distribución del género *Lepidonia*.

***Lepidonia paleata* S.F. Blake**, J. Wash. Acad. Sci. 26: 454. 1936. *Vernonia salvinae* var. *canescens* J.M. Coult., Bot. Gaz. 16: 95. 1891. TIPO: GUATEMALA. Alta Verapaz: in tiefsten Waldesschatten in Coban, Mar 1881, *H.V. Türckheim* 583 (Holotipo: US 147349!, Isotipo: F 0051747!).

Arbustos, tamaño desconocido. **Tallos** estriados, tomentosos. **Hojas** con pecíolos 2.0-2.6 cm largo; láminas 15.6-21.5 cm largo, 5.6-7.5 cm ancho, elípticas a ovado-elípticas, haz piloso, envés tomentoso; ápice acuminado, base decurrente. **Inflorescencias** con 3-4 cabezuelas, con pedúnculos 4.2-6.0 cm largo, tomentosos; involucro 1.0-1.3 cm alto, 1.5-1.8 cm ancho, filarios verdosos, pilosos; receptáculo paleáceo. **Flores** moradas, 100-120 por cabezuela, 1.1-1.2 cm largo. **Cipselas** inmaduras ca. 1.8 mm largo; **vilano** serie externa 1.5-3.0 mm largo. **Polen** desconocido.

Discusión. Taxón descrito originalmente como una variedad de *V. salvinae* (= *Lepidonia salvinae*), a la que se diferenció por las hojas con indumento tomentoso en el envés y la presencia de páleas en el receptáculo, carácter que utilizó Blake (1936) para acuñar el epíteto específico y descartarla como sinónimo de *L. mexicana* como había propuesto Gleason (1906). La fotografía del ejemplar tipo está disponible en la siguiente dirección electrónica: <http://collections.nmnh.si.edu/search/botany/?ark=ark:/65665/314b4d1cf0ac94245828a28e3593eeca4>.

Debido a que los ejemplares de esta especie solo se analizaron en versión de fotografías digitales, no fue posible registrar la longitud de la serie interna del vilano; los valores de longitud de la serie externa corresponden a los que reporta Blake (1936) en el protólogo.

Distribución. Endémica de Guatemala. Conocida únicamente de la colección tipo en el departamento de Alta Verapaz. (Figura 15).

Hábitat. Desconocido.

Fenología. Floración desconocida, fructificación en marzo.

***Lepidonia salvinae* (Hemsl.) H. Rob. & V.A. Funk**, Bot. Jahrb. Syst. 108: 225. 1987. *Vernonia salvinae* Hemsl., Biol. Cent.-Amer., Bot. 2: 73. 1881. *Cacalia salvinae* (Hemsl.) Kuntze, Rev. Gen. Pl. 2: 970. 1891. *Leiboldia salvinae* (Hemsl.) Gleason, Bull. New York Bot. Gard. 4: 162. 1906. TIPO: GUATEMALA. [Quetzaltenango]. Las Nubes, Volcan Zunil, Mar 1881, *O. Salvin s.n.* (Holotipo: K 485942!, Foto MEXU!).

Arbustos, 1.0-5.0(-6.0) m alto. **Tallos** estriados, pilosos, ferrugíneos cuando jóvenes, glabrescentes con la edad. **Hojas** con pecíolos 1.0-3.3(-4.5) cm largo; láminas 12.0-26.5(30.2) cm largo, 3.0-7.8(9.2) cm ancho, lanceoladas o elípticas, haz y envés pilosos y glandulares, con tricomas uniseriados con la célula apical subulada, ápice acuminado. **Inflorescencias** con (2-)3-5 cabezuelas, pedúnculos (1.5-)2.6-6.6(8.2) cm largo, pilosos; involucro (1.0)1.3-2.0(-2.8) cm alto, (1.3-)1.6-2.7(-3.1) cm ancho, filarios morados, pilosos, con tricomas uniseriados con la célula apical subulada; receptáculo desnudo. **Flores** moradas, 100-120 por cabezuela, 2.1-2.6 cm largo, lóbulos piloso-glandulares, con tricomas cónicos y uniseriados con la célula apical acicular, tubo glandular, superficie de los pétalos con células tetragonales, alargadas, convexas, escultura primaria lisa; anteras (3.5-)4.0-5.0 mm largo, apéndices apicales deltados, 0.45-0.60 mm largo, base 1.54-1.88 mm largo; estilo 17.0-22.0 mm largo, ramas 3.0-4.0 mm largo. **Cipselas** prismáticas, glabras, 3.6-5.6 mm largo, superficie con escultura primaria pustulado-reticulada, células esféricas y poligonales, alargadas, convexas o tabulares, escultura secundaria lisa, carpopodio simétrico, con 4-5 estratos celulares, base obtusa; **vilano** serie externa 1.0-1.5 mm largo, serie interna 6.3-8.0 mm largo. **Polen** 37.0-42.0 µm, diámetro, colpos 22.0-28.0 µm largo, endoaperturas circulares, 10.0-12.4 µm largo, 9.0-



Figura 13. *Lepidonia salvinae*. A. Rama con inflorescencias. B. Cabezuela. C. Cipsela. D. Grano de polen tipo All.

11.5 µm ancho, sexina 3.5-4.0 µm grueso, nexina 1.5-2.0 µm grueso, espinas 4.5-5.0 µm largo, tectum microperforado (Figura 13).

Discusión. En la clave de identificación de Jones (1979), él diferencia a esta especie de las otras especies centroamericanas (*L. corae* y *L. lankesteri*) por los filarios morados, carácter que comparte con *L. mexicana* y *L. callilepis* y posiblemente por ello, considero a esta última especie como sinónimo de *L. salvinae*. El color de los filarios también sirvió para diferenciar a *L. salvinae* de *L. alba*, taxón recién descubierto en el Volcán Tacaná (Redonda-Martínez y Martínez-Salas, 2015). Basándose en los criterios de Rabinowitz *et al.* (1986), el nivel de rareza de esta especie corresponde al tipo 4.

Distribución. En México se distribuye en el estado de Chiapas y en Guatemala en los departamentos de Quetzaltenango y San Marcos. (Figura 15).

Hábitat. Bosque mesófilo de montaña, bosque de *Pinus-Quercus* y vegetación secundaria. Creciendo en cañadas o laderas con exposición S u O, en suelos arenosos o arcillosos con abundante materia orgánica. En elevaciones de 454-2600 m.

Fenología. Floración y fructificación de julio a marzo.

Ejemplares examinados. GUATEMALA. Quetzaltenango. Finca Pirineos, below Santa María de Jesús, *P.C. Standley 68303* (F); *P.C. Standley 68325* (F); Finca Pirineos, lower S-facing slopes of Volcán Santa María, between Santa María de Jesús and Calahuache *J.A. Steyermark 33206* (F); above Mujuliá, between San Martín Chile Verde and Colomba, *P.C. Standley 85579* (F), *P.C. Standley 85589* (F); along old road between Finca Pirineos and Patzulín, *P.C. Standley 86841* (F); *P.C. Standley 86850* (F); *P.C. Standley 86996* (F); Palmar, *A.F. Skutch 1417* (TEX); Chuikabal El Quiche, *M. Lewis 932* (F); Volcan Zunil, *A.F. Skutch 953* (F, US). **San Marcos.** Above Finca El Porvenir, up Loma Bandera Shac, lower S-facing slopes of Volcán Tajumulco, *J.A. Steyermark 37317* (F); Barranco Eminencia, above San Rafael Pie de la Cuesta, *P.C. Standley 68664* (F); between Canjulá and La Unión Juárez, SE portion of Volcán Tacaná, *J.A. Steyermark 36417* (F); Coatepeque, *W.C. Shanon 347* (US); near Aldea Fraternidad, between San Rafael Pie de la Cuesta and Palo Gordo, W facing slope of the Sierra Madre Mountains, *L.O. Williams et al. 25943* (F); Aldea Fraternidad, between San Rafael Pie de la Cuesta and Palo Gordo, W facing slope of the Sierra Madre Mountains, *L.O. Williams et al. 26098* (F); *L.O. Williams et al. 26266* (F); area on outer slopes of Tajumulco Volcano, Sierra Madre Mountains 8-10 km W of San Marcos, *L.O. Williams et al. 26800* (F). **México. Chiapas.** Mpio. Cacahoatán. 5 km SSE de Agua Caliente, *E. Martínez S. et al. 42629* (CHIP, GENT, MEXU); *E. Martínez S. et al. 42630* (CHIP, GENT, MEXU); *E. Martínez S. et al. 42632* (CHIP, GENT, MEXU). Mpio. Cintalapa. Rancho Alegre, camino Cintalapa-Cal y Mayor, *E. Martínez S. y M.S. Samain 42608* (CHIP, GENT, MEXU). Mpio. Huixtla. Cafetal Irlanda, *W. Boege 1134* (MEXU); Piedra de Huixtla, *E. Matuda 18604* (F, MEXU). Mpio. Motozintla. Cerro del Boquerón, *C.A. Purpus 6669* (F); Finca Las Nubes, *F. Miranda G. 1707* (MEXU); Near Niviquil at the junction with a small side ridge to Cerro Boquerón, *D.E. Breedlove 42800* (ENCB, F, MEXU); Ridge NE of Cerro Boquerón, on road from El Rosario to Niquivil, *D.E. Breedlove y J. Sigg 66122* (MEXU, TEX); Pinabeto, *E. Matuda 15455* (F). Mpio. Unión Juárez. Córdoba, *F. Ventura A. 1274* (IEB); San Antonio, *E. Ventura y E. López 9982* (MEXU, XAL); Volcán Tacaná, *E. Matuda 2761* (US); Volcán Tacaná, 500 m E de Talquián, *E. Martínez S. et al. 19743* (MEXU).

***Lepidonia wendtiana* (B.L. Turner) Redonda-Martínez & Villaseñor**, Rev. Mex. Biodivers. 84: 984. 2013. *Vernonia wendtiana* B.L. Turner, Phytologia 82: 275. 1997. TIPO: MÉXICO: Oaxaca: Mpio. Santa María Chimalapa. Sierra de Tres Picos, central part N side, along ride (between arroyo Garrobo) that rises S-ward toward the main E-W ridge and cerro Picotzuc, S of “Puerto Oriental”, ca. 16.5 straight-line km SSE of La Laguna, Veracruz. 3 Abr 1996, *T.L. Wendt et al.*, 6745 (Holotipo: MEXU no localizado, Isotipos: CHAPA 0000095!, MO 5649760!, TEX 0003168!).

Árboles, 3.0-4.0 m alto. **Tallos** estriados, pilosos, ferrugíneos, ocasionalmente con lenticelas. **Hojas** con pecíolos (0.68-)1.0-2.5 cm largo; láminas 8.7-16.0 cm largo, 2.5-6.0 cm ancho, elípticas o lanceolado-elípticas, haz y envés pilosos glandulares, ápice acuminado. **Inflorescencias** con 2-4 cabezuelas, pedúnculos (0.5-)1.0-2.0 cm largo; involucre 1.2-1.5 cm alto, 1.2-1.8 cm ancho; filarios morados, pilosos y glandulares, con tricomas flageliformes, receptáculo desnudo. **Flores** moradas, 100-120 por cabezuela, 1.3-1.5 cm largo, lóbulos y tubo glandulares, papilas en los lóbulos, superficie de los pétalos con células tetragonales, alargadas, cóncavas, tabulares irregulares, escultura primaria estriada con orientación irregular; anteras 4.5-5.0 mm largo, apéndices apicales deltados, 0.57-0.62 mm largo, 1.36-1.42 mm largo; estilo 12.0-15 mm largo, ramas 3.0-4.0 mm largo. **Cipselas** prismáticas, glabras, 4.0-5.0 mm largo, superficie con escultura primaria alveolada, células poligonales, regulares, cóncavas, escultura secundaria lisa, carpopodio simétrico, con 8-10 estratos celulares, base obtusa; **vilano** serie externa 1.5-2.0 mm largo, serie interna 5.0-6.0 mm largo. **Polen** 36.0-38.0 μm diámetro, colpos 14.0-16.0 μm largo, endoaperturas circulares, a veces ovaladas, 8.0-10.0 μm largo, 6.0-9.3 μm ancho, sexina 3.0-3.5 μm grueso, nexina 1.5-2.0 μm grueso, espinas 2.0-2.5 μm largo, tectum rugulado (Figura 15).

Discusión. Especie conocida de la colección tipo y una colecta adicional realizada en la región de Los Chimalapas, por lo que se desconocen diversos aspectos biológicos de ella. Turner (1997) la agrupó en la sección *Leiboldia* del género *Vernonia*, y propuso una relación cercana con *L. salvinae* (= *V. salvinae*), aunque difiere de ella por el mayor número de cabezuelas en la inflorescencia y el involucre de menor longitud. En un trabajo reciente, Turner (2007) la reubicó en la sección *Lepidonia* y recientemente se reclasificó en el género *Lepidonia* (Redonda-Martínez y Villaseñor, 2013). El nivel de rareza de esta especie según los criterios de Rabinowitz *et al.* (1986) es del tipo 4.

Distribución. Endémica de México. Se distribuye en el estado de Oaxaca (Figura 15).

Hábitat. Bosque mesófilo de montaña y bosque tropical perennifolio. Creciendo en laderas expuesta al viento y suelos de granito. En elevaciones de 600-1000 m.

Fenología. Floración y fructificación en abril.

Ejemplar examinado. MÉXICO. Oaxaca. Mpio. Santa María Chimalapa. Cabecera del Río Solozúchil, Arroyo Garrobo, Sierra Tres Picos, *P. Tenorio L. 19322* (MEXU).

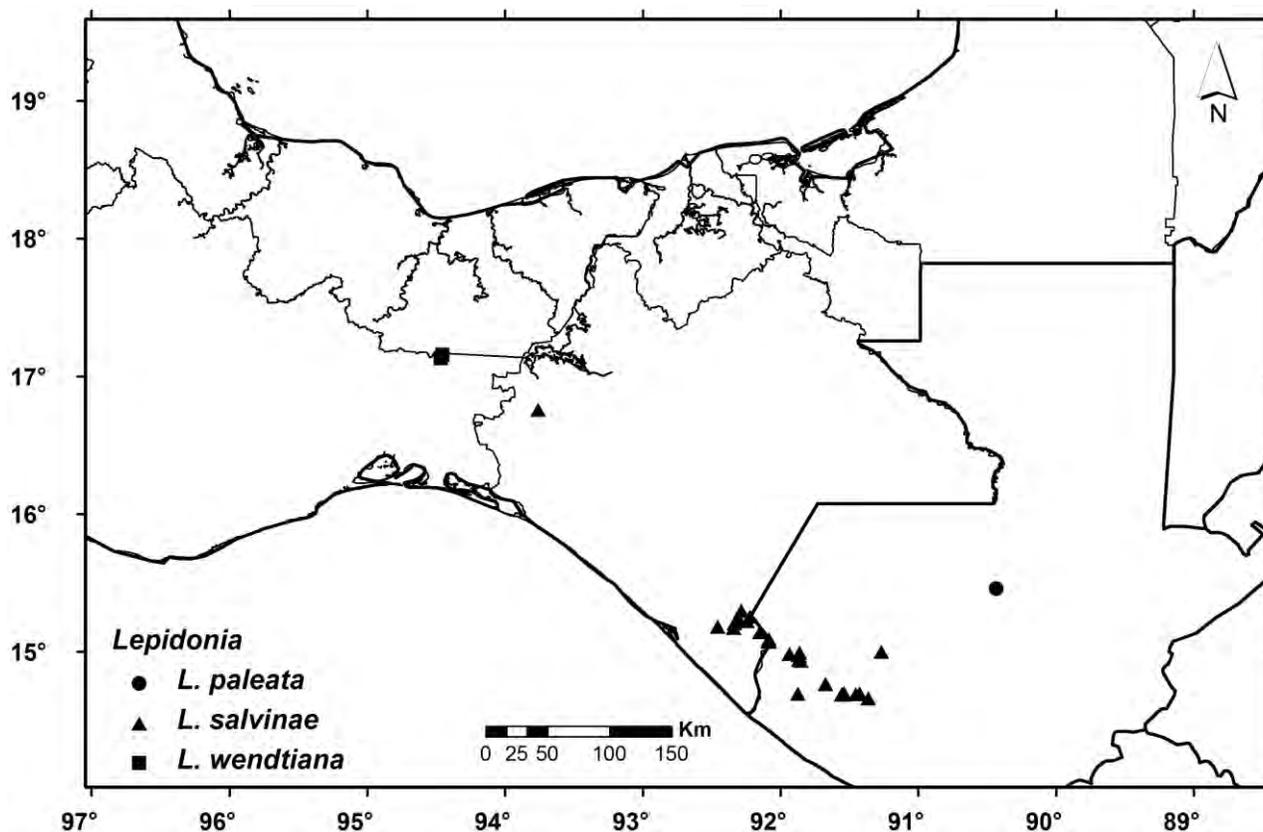


Figura 15. Mapa de distribución del género *Lepidonia*.

STRAMENTOPAPPUS H. Rob. & V.A. Funk

4. *Stramentopappus* H. Rob. & V.A. Funk, Bot. Jahrb. Syst. 108: 227. 1987.

Vernonia sect. *Leiboldia* (S.F. Blake) B.L. Turner, Brittonia 33: 405. 1981. p.p.

Tipo: *Stramentopappus pooleae* (B.L. Turner) H. Rob. & V.A. Funk, Bot. Jahrb. Syst. 108: 227. 1987.

Arbustos. Tallos erectos, teretes, con abundantes lenticelas, pilosos, ocasionalmente, tomentulosos cuando jóvenes. **Hojas** pecioladas; láminas lanceolado- elípticas a elípticas, haz pilosa, envés piloso, glandular, rara vez tomentoso cuando joven; base decurrente, ápice agudo-apiculado, margen aserrado. **Inflorescencias** corimbiformes o glomérulos, terminales, difusas o congestas; cabezuelas homógamas discoideas; involucreo campanulado o hemisférico, filarios 6-7 seriados, subiguales, libres, persistentes, lanceolados, ápice obtuso o subulado mucronato, glándulas presentes; receptáculo alveolado, convexo, desnudo. **Flores** actinomorfas, bisexuales y fértiles, 5-lobuladas, lóbulos triangulares, glandulares, moradas, 20-120 por cabezuela; anteras con apéndices terminales deltados, base sagitada; ramas del estilo teretes, alargadas, con ápice agudo-linear, pilosas en toda su extensión. **Cipselas** obovadas, 4-5(-6) costilladas, glabras, carpopodio ausente; **vilano** 3(-4)-seriado, deciduo, cerdas capilares delgadas, flexibles, pajizas. **Polen** con tectum microperforado, poros circulares u ovalados, a veces con una constricción central.

Discusión. El nombre genérico deriva del latín *stramentum* combinado con *pappus*, términos que hacen referencia al lecho pajizo que forman las cerdas del vilano deciduo, en las cabezuelas maduras (Robinson y Funk, 1987).

Debido a que el vilano de este género está conformado por cerdas subiguales, la longitud reportada en la descripción se realizó con base en las mediciones de los elementos más cortos y los más largos.

Diversidad. Género con dos especies endémicas de México.

Distribución. En el estado de Oaxaca, principalmente en la región conocida como Sierra de Juárez, zona en la que se encuentra la localidad tipo de ambas especies.

CLAVE DE LAS ESPECIES

1. Cabezuelas agrupadas en glomérulos, pedúnculos ≤ 0.3 cm largo, filarios con el ápice agudo-mucronato, flores 30 o menos por cabezuela. *S. congestiflorus*
1. Cabezuelas agrupadas en corimbos laxos, pedúnculos ≥ 5.0 cm largo, filarios con el ápice subulado-apiculado, flores 100 o más por cabezuela. *S. pooleae*

***Stramentopappus congestiflorus* Redonda-Martínez & Villaseñor**, Rev. Mex. Biodivers. 85: 2. 2012. TIPO: MÉXICO: Oaxaca: Dto. Ixtlán. Mpio. Santiago Laxopa. Sierra de Juárez, camino de Natividad a Talea, 2.5 km S de la desviación a Yalina (comedor Maravillas). *D.H. Lorence 4700*, 3 Ago 1985 (Holotipo: MEXU 1221652!).

Arbustos, 1.5-2.0 m alto. **Tallos** estriados, tomentulosos cuando jóvenes, glabrescentes con la edad. **Hojas** con pecíolos 0.8-1.2 cm largo; láminas 8.0-13.0 cm largo, 3.0-5.0 cm ancho, elípticas a elíptico-ovadas, haz piloso-glandular, con tricomas uniseriados con la célula apical subulada, envés tomentuloso o piloso-glandular cuando joven, con tricomas flageliformes, glabrescente con la edad. **Inflorescencias** agregadas en glomérulos, con 12-20 cabezuelas, pedúnculos 0.1-0.3 cm largo, tomentulosos; involucreo campanulado, 1.1-1.8 cm alto, 0.7-1.3 cm ancho, filarios pilosos y glandulares, con tricomas cónicos y flageliformes. **Flores** 20-30 por cabezuela, 0.7-1.2 cm largo, lóbulos y tubo glandulares, superficie de los pétalos con células tetragonales, alargadas, convexas, onduladas en forma de V, escultura primaria estriada, con orientación irregular; anteras 3.0-4.0 mm largo, apéndices apicales 0.45-0.50 mm largo, base 0.76-1.26 mm largo; estilo 10.0-12.0 mm largo, ramas 2.0-3.0 mm largo. **Cipselas** 5(-6) costilladas, 2.0-3.0 mm largo, superficie con escultura primaria verrucosa, células tetragonales y poligonales, irregulares, convexas o cóncavas, escultura secundaria estriada; **vilano** 3.0-5.0 mm largo. **Polen** 42.0-48.0 μm diámetro, colpos 22.0-24.0 μm largo, endoaperturas circulares, a veces ovaladas o con una constricción central, 10.0-10.8 μm largo, 9.0-9.6 μm ancho, sexina 3.0-3.5 μm grueso, nexina 0.5-1.0 μm grueso, espinas 4.0-4.5 μm largo.

Discusión. La inflorescencia de este taxón es similar a la de *Leiboldia*, no obstante, las características del vilano y la cipsela permitieron incluirla en el género *Stramentopappus* (Redonda-Martínez y Villaseñor, 2014). El taxón está escasamente representado en los herbarios, aunque se describió recientemente y se realizaron varios viajes a la región donde se distribuye, no fue posible localizarlo a pesar de que la zona se encuentra bien conservada, por lo que se desconocen diversos aspectos biológicos de esta especie. Con base en el trabajo de Rabinowitz *et al.* (1986) la especie presenta un nivel de rareza tipo 4.

Distribución. Endémica de México. Se distribuye en el estado de Oaxaca, hasta el momento se conoce únicamente de la Sierra de Juárez, en el distrito de Ixtlán (Figura 17).

Hábitat. Bosque mesófilo de montaña y bosque de *Pinus*. Creciendo cerca de corrientes de agua en suelos arcillosos con abundante materia orgánica. En elevaciones de 2300-2850 m.

Fenología. Floración y fructificación de mayo a septiembre.

Ejemplares examinados. MÉXICO. Oaxaca. Dto. Ixtlán. Mpio. Capulalpan de Méndez. NE del río Natividad, *S. Figueroa* y *F.Y. Guzmán* 289 (FCME, MEXU); *S. Figueroa* y *F.Y. Guzmán* 671 (MEXU). Mpio. San Miguel Yotao. Sierra Norte, 4 km SOO de Yotao, alrededores de Llano Machín, camino a Capulalpan, *S. Acosta* 2799 (IEB, MEXU). Mpio. Santa María Yalina. Sierra de Juárez, camino de Capulalpan a Talea, 2.5 km N de la desviación a Yalina, *D.H. Lorence* y *R. Cedillo* T. 4221 (MEXU).

***Stramentopappus pooleae* (B.L. Turner) H. Rob. & V.A. Funk**, Bot. Jahrb. Syst. 108: 227. 1987.

Vernonia pooleae B.L. Turner, Brittonia 33: 406. 1981. TIPO: MÉXICO: Oaxaca: 24 mi S of Valle Nacional, Hwy 175. *J.M. Poole* & *J.A. McDonald* 2232, 22 Mar 1978 (Holotipo: TEX 00086067!, Isotipos: IEB 41856!, K 000497277!, MEXU 00639050!, TEX 00050737!, UCR 0000066!, US 00147330!).

Arbustos, 0.7-3.0(-4) m alto. **Tallos** glabrescentes. **Hojas** con pecíolos 0.7-1.9 cm largo; láminas (6.2-)8.8-16.2 cm largo, (2.6-)3.3-7.6 cm ancho, elípticas a elíptico-ovadas, haz glandular, envés piloso glandular, con tricomas uniseriados con la célula apical subulada. **Inflorescencias** agregadas en corimbos, con 3-9 cabezuelas, pedúnculos (1.5-)2.3-4.8 cm largo, pilosos, rara vez tomentulosos; involucro hemisférico, 1.3-1.9 cm alto, 1.3-2.2 cm ancho, filarios pilosos y glandulares, con tricomas cónicos y flageliformes. **Flores** 100-120 por cabezuela, 1.0-1.2 cm largo; anteras 3.0-3.5 mm largo, lóbulos y tubo glandulares, superficie de los pétalos con células tetragonales, alargadas, convexas, onduladas en forma de V, escultura primaria pustulada; anteras 4.5-5.0 mm largo, apéndices apicales 0.46-0.54 mm largo, base 1.20-1.31 mm largo; estilo (10.0)12.0-16.0 mm largo, ramas 3.0-3.5 mm largo. **Cipselas** 4-5 costilladas, 2.0-3.0 mm largo, superficie con escultura primaria verrucosa, células poligonales, irregulares, convexas, escultura secundaria lisa; **vilano** 2.5-5.0 mm largo. **Polen** 35.0-38.0 µm diámetro, colpos 22.0-24.0 µm largo, endoaperturas circulares u ovaladas, 8.0-9.8 µm largo, 5.0-6.0 µm ancho; sexina 3.0-3.5 µm grueso, nexina 1.0-1.5 µm grueso, espinas 5.0-5.5 µm largo. (Figura 16).

Discusión. Turner (1981) consideró una cercana relación de este taxón con *L. serrata* (= *V. arctioides*), aunque destacó que difiere de ella por la forma del involucro, el número de series del vilano, las cabezuelas pedunculadas, reflejas y la ausencia de tomento en el envés de las hojas. Robinson y Funk (1987), consideraron que esta especie compartía varios caracteres con los miembros de *Leiboldia* y *Lepidonia*; sin embargo, las características únicas que presentaba eran lo suficientemente robustas para considerarla como un taxón independiente y agruparla en un nuevo género. Considerando la propuesta de Rabinowitz *et al.* (1986) la especie presenta un nivel de rareza tipo 4.

Distribución. Endémica de México. Se distribuye en el estado Oaxaca. (Figura 17).

Hábitat. Bosque mesófilo de montaña, bosque de *Pinus-Abies*, bosque de *Pinus-Quercus* y bosque de *Quercus*. Creciendo en laderas expuestas al sol, en suelos arcillosos, húmedos, con abundante materia orgánica. En elevaciones de 1090-2850 m.

Fenología. Floración y fructificación de enero a abril y de julio a agosto.

Ejemplares examinados. MÉXICO. Oaxaca. Dto. Cuicatlán. Mpio. San Juan Teponaxtla. San Pedro Sochiapan, 6.5 km E de Teponaxtla, *R. García* S. 33 (FCME). Dto. Ixtlán. Mpio. Santiago Comaltepec. Along Hwy 175 between Valle Nacional and Oaxaca, 2.3 mi below summit of Cerro

Pelón, 32.1 mi NNE of Ixtlán de Juárez, *T.B. Croat y D.P. Hannon 65621* (MEXU); km 118 on the Tuxtepec road, *C.E. Smith y N. Tejeda 4495* (MEXU); ruta 175 Tuxtepec-Oaxaca, 15 km N de la desviación a Comaltepec, *D.H. Lorence y R. Cedillo T. 3154* (MEXU); entrada a San Isidro Yolox, 10.9 km SO de La Esperanza, carretera Tuxtepec-Oaxaca, *R. Torres C. y L. Cortés A. 11709* (MEXU); 15 km N de Comaltepec, *R. Cedillo T. y D.H. Lorence 625* (MEXU); 13 km N de La Esperanza, *A.J. García M. et al. 3039* (MEXU); 10-13 km S de La Esperanza, carretera Oaxaca-Tuxtepec, *J.L. Villaseñor y O. Téllez V. 457* (MEXU); 24 mi S of Valle Nacional, Hwy 175 (Tuxtepec-Oaxaca), *J.M. Poole et al. 1280* (TEX); *J.M. Poole y J.A. McDonald 2232* (IEB); Along Hwy 175 between Valle Nacional and Oaxaca, 24.4 mi NNE of Ixtlán de Juárez, 19.7 mi NNE of Jultianguis, vicinity of km 115.5, *.B. Croat y D.P. Hannon 65614* (MEXU); 55 km N de Ixtlán, carretera Oaxaca-Tuxtepec, *R. Torres C. et al. 312* (MEXU). Mpio. San Pablo Macuilianguis. Macuilianguis, km 30 de la brecha 200, *G. Pérez C. 40* (ENCB, MEXU); Macuilianguis, sobre el km 15 de la brecha 200, en el interior de bosque, *R. Lucero 2* (MEXU); brecha 200, terrenos de San Pablo Macuilianguis, *E. Guízar N. 753* (IEB). Mpio. Ixtlán de Juárez. Cerro El Algodón, *J. López S. 2* (MEXU); La Laguna, 2 km N de La Luz, 62 km N de Ixtlán de Juárez, *E. Martínez S. et al. 33984* (MEXU). Mpio. San Pedro Yólox. San Pedro Yólox, *A. Flores M. 11* (ENCB). **Dto. Mixe.** Mpio. Santa María Tlahuitoltepec. 35 km N of Ayutla along road from Mitla to Choapam, N slope of Cerro Zempoaltépetl, *D.E. Breedlove y B. Bartholomew 66845* (MEXU). Mpio. Totontepec Villa de Morelos. 13 km O de Totontepec, carretera a Villa Alta, *R. Torres C. y E. Ramírez 8449* (IEB, MEXU). **Dto. Tuxtepec.** Mpio. Santa María Tlahuitoltepec. Vicinity of Cerro Zempoaltépetl, at Patio de Arena, about 5 km E of summit, *H. Boone 870* (MEXU). Mpio. San Felipe Usila. 8 km en línea recta al S de Santa Cruz Tepetotutla, *C. Gallardo H. et al. 1005* (IEB, MEXU, XAL); 8.1 km en línea recta al S (179°) de Santa Cruz Tepetotutla, *A. Rincón G. et al. 259* (IEB, XAL); 10.5 km en línea recta al S de Santa Cruz Tepetotutla, *A. Rincón G. et al. 462* (MEXU); *G. Ibarra M. et al. 3964* (IEB, MEXU, XAL); parteaguas S de la cuenca del Río Perfume, 10.5 km en línea recta al S de Santa Cruz Tepetotutla, *C. Gallardo H. et al. 1335* (MEXU).

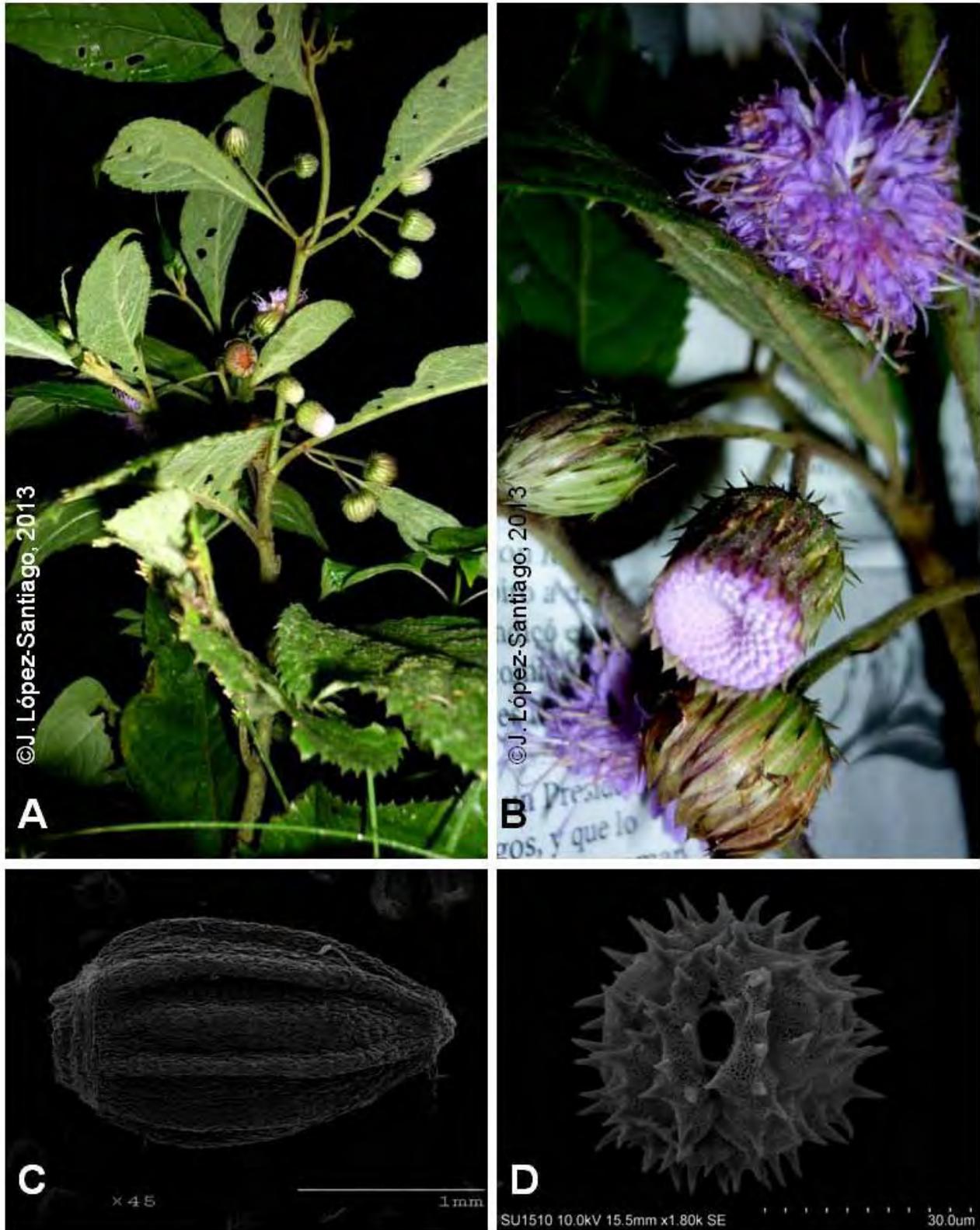


Figura 16. *Stramentopappus pooleae*. A. Rama con inflorescencias. B. Cabezuelas. C. Cipsela. D. Grano de polen tipo All.

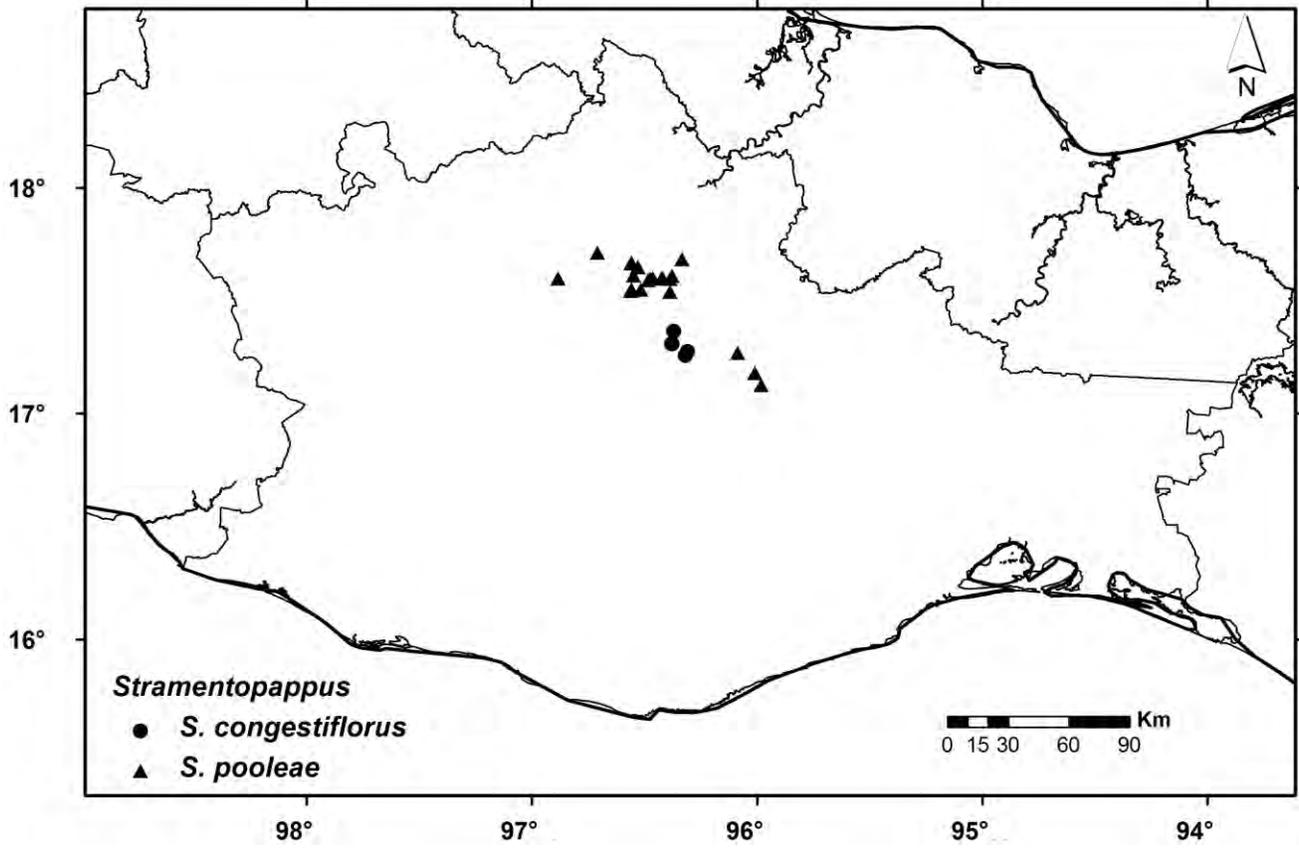


Figura 17. Mapa de distribución del género *Stramentopappus*.

Discusión general y conclusiones

Actualmente, las relaciones filogenéticas de las angiospermas están basadas en el sistema de clasificación de APG III (Angiosperm Phylogeny Group III), el cual es resultado del análisis simultáneo de secuencias de ADN de diversos genes de cloroplasto y núcleo, datos morfológicos, anatómicos y químicos que han generado una filogenia congruente de este grupo de plantas (APG III, 2009). La familia Asteraceae ha sido reconocida como un grupo monofilético; sin embargo, incluye diversos grupos con relaciones filogenéticas inciertas, siendo la subfamilia Cichorioideae uno de los principales (Cronquist, 1975, 1977; Carlquist, 1976; Jansen y Palmer, 1987a, 1987b; Jansen et al., 1991; Kim et al., 1992, Bremer, 1987; Kim y Jansen, 1995; Panero y Funk, 2002, 2008; Funk et al., 2005, 2009b). Con el uso de caracteres moleculares se han logrado esclarecer sus relaciones al segregarse varias subfamilias y algunas tribus (Panero y Funk, 2002, 2008); no obstante, las relaciones que carecían de sustento en estos grupos, conocidos como el grado basal de Asteraceae, se resolvieron utilizando microcaracteres morfológicos (Roque y Funk, 2013), lo cual resalta su importancia para sustentar relaciones filogenéticas en Asteraceae.

La tribu Vernonieae es un grupo monofilético (Bremer, 1987; Keeley y Turner, 1990; Jansen et al., 1991; Keeley y Jansen, 1994; Kim y Jansen, 1995; Funk et al., 2005, 2009b, Robinson y Funk, 2011) aunque en sentido taxonómico es un grupo bastante complejo, debido principalmente a que la mayor cantidad de especies de la tribu han sido clasificadas en *Vernonia s.l.* (Robinson, 1999), género que se reconoce principalmente por plesiomorfías (Robinson y Funk, 1987). A partir de él, se han segregado varios géneros; sin embargo, la ausencia de caracteres morfológicos conspicuos, ha hecho difícil su aceptación (Jones, 1977, 1979a, 1979b, 1981; Turner, 1981; 2007; McVaugh, 1984, Rzedowski y Calderon de Rzedowski, 1995), a pesar de que el uso de microcaracteres ha coadyuvado a sustentar la segregación genérica y subtribal en Vernonieae (Keeley y Robinson, 2009; Robinson, 1977; 1980, 1987a, 1987b, 1988a, 1988b, 1988c, 1992, 1993, 1999, 2009; Robinson y Funk, 1987).

Los miembros de la subtribu Leiboldiinae se han reconocido como un grupo monofilético en diversos estudios filogenéticos (Robinson y Funk, 1987; Keeley y Turner, 1990; Keeley y Jansen, 1994; Keeley et al., 2007). Por esta razón, y el hecho de que presentara un conjunto de caracteres exclusivos del grupo fue posible segregarla como una subtribu (Robinson, 1999), inicialmente con tres géneros, a los que posteriormente, se agregaría uno más (Robinson, 2007). A pesar de que la monofilia de la subtribu había sido probada en más de una ocasión, se decidió hacer un nuevo estudio basado en caracteres morfológicos porque a pesar de ser un grupo pequeño, el conocimiento biológico de las especies que lo integran era mínimo; lo anterior debido principalmente a la distribución restringida que presentan la mayoría de las especies y a que algunas de ellas se conocen únicamente de la colección tipo o de ésta y una o dos colectas adicionales. Aunado a esto, los miembros de Leiboldiinae se incluyeron en secciones de *Vernonia s.l.* (Jones, 1979a, 1979b; Turner, 1981; 2007), y como se mencionó anteriormente, este género en sentido amplio presenta una gran cantidad de caracteres plesiomórficos. En estudios previos los grupos externos utilizados para enraizar los cladogramas previos fueron pocos, filogenéticamente lejanos de Leiboldiinae y ahora se sabe que para poner realmente a prueba la monofilia de un grupo es necesario utilizar una gran cantidad de grupos externos tanto cercanos como alejados filogenéticamente del grupo interno (Morrone, 2013).

Al analizar los caracteres diagnósticos de la subtribu (Robinson, 1999), en el presente estudio, se determinó que varios de ellos se encuentran también en géneros de otras subtribus, corroborando así que la tribu Vernonieae es rica en simplesiomorfías. Sin embargo, se encontraron algunos caracteres exclusivos de Leiboldiinae, como son el vilano decíduo, las glándulas tipo II en los filarios, las glándulas tipo III en las flores y el número cromosómico $n = 19$. Los dos primeros caracteres son sinapomorfías putativas, porque no se encuentran en todos los miembros de la subtribu y el número cromosómico desconoce en la mayoría de sus miembros, aunque el carácter predictivo de los análisis cladísticos permite suponer que estaría presente en todo el grupo. Por ello es necesario realizar en un futuro cercano los conteos cromosómicos necesarios para corroborar que sea una sinapomorfía diagnóstica del grupo. De igual forma, sería pertinente realizar un análisis simultáneo que incluya los caracteres morfológicos analizados en este trabajo complementados con datos moleculares de los mismos taxones que se han incluido, esto con la finalidad de poner realmente a prueba la monofilía de Leiboldiinae. Aunque existen argumentos a favor y en contra de los análisis combinados (Patterson *et al.*, 1993; Morrone, 2013), en Vernonieae, se han encontrado algunas coincidencias en los resultados de análisis morfológicos y moleculares separados (Robinson y Funk, 1987; Keleey y Robinson, 1990; Keley y Jansen, 1994; Keleey *et al.*, 2007; este trabajo) y con análisis combinados (Leouille *et al.*, 2015).

Es importante destacar el valor taxonómico de los caracteres morfológicos para delimitar y reconocer géneros y especies en Leiboldiinae. Muestra de ello es la incorporación de *Vernonia wendtiana* al género *Lepidonia* (Redonda-Martínez y Villaseñor, 2013), la descripción de una nueva especie de *Stramentopappus*, que a pesar de presentar inflorescencias similares a las del género *Leiboldia*, tiene involucro 6-7 seriado, cipselas obovadas y vilano pajizo 3(-4) seriado, característicos de *Stramentopappus* (Redonda-Martínez y Villaseñor, 2014). Por otra parte, el estudio detallado de la diversidad de tricomas y las características de la superficie de las cipselas permitió corroborar que un ejemplar del género *Lepidonia* con flores blancas, recolectado en el volcán Tacaná, pertenecía a un nuevo taxón debido sus diferencias con *Lepidonia salvinae*, especie con la que convive simpátricamente (Redonda-Martínez y Martínez-Salas, 2015).

Por último, vale la pena destacar que el trabajo de campo fue vital no sólo para entender aspectos biológicos del grupo, pues además de obtener el material necesario para analizar diversos caracteres y documentar características *in vivo*, que enriquecieron este trabajo, se logró estimar el grado de conservación de las especies de Leiboldiinae en su hábitat y entender en gran medida el porqué varias de ellas se conocen únicamente de la colección tipo. Al analizar las poblaciones de los taxones de Leiboldiinae considerando los criterios de Rabinowitz *et al.* (1986) para estimar el nivel de rareza de un taxón: distribución geográfica, especificidad del hábitat y tamaño poblacional. Se pudo determinar que con excepción de *Bolanosa coulteri* y *Leiboldia serrata*, las demás especies son raras, muestra de ello es la escasa representación que tienen en las colecciones científicas y que dos de ellas (*Lepidonia alba* y *L. paleata*) solo se conocen de la colección tipo. Además, en los viajes realizados a los sitios donde se distribuyen estas especies, se constató que la destrucción de su hábitat va en aumento; las zonas en las que se encuentran no están sujetas a ningún programa de protección y las especies tampoco están catalogadas en alguna categoría de protección en la NOM059, CITES, o la lista roja de las especies de la IUNC. Por lo tanto, es posible que desaparezcan de la naturaleza en poco tiempo. Por último, es necesario proponer en un futuro próximo la incorporación de estas especies en algunas de las categorías de amenaza que manejen las instancias antes mencionadas para proponer o establecer algunas estrategias para su conservación.

Literatura citada

- APG III. 2009. (Angiosperm Phylogeny Group. Bremer, B., K. Bremer, M.W. Chase, M.F. Fay, J.L. Reveal, D. E. Soltis, P. S. Soltis, P. F. Stevens, A. A. Anderberg, M. J. Moore, R. G. Olmstead, P. J. Rudall, K. J. Sytsma, D. C. Tank, K. Wurdack, J. Q. Y. Xiang y S. Zmartzy). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of the flowering plants: APG III. *Bot. J. Linn. Soc.* 161: 105-121.
- Barthlott, W. 1981. Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects. *Nordic J. Bot.* 1: 345-355.
- Bentham, G. 1873. Ordo LXXXVIII: Compositae. In: G. Bentham y J.D. Hooker (eds.). *Genera Plantarum*. Reeve and Co. London. 2: 163-533.
- Blake, S.F. 1926. Compositae. In Standley, P.C. Trees and Shrubs of Mexico. *Contr. U.S. Natl. Herb.* 23: 1410-1417.
- Blake, S.F. 1936. *Lepidonia* a new genus of Vernonieae, with a nomenclatural note on the name *Leiboldia*. *J. Wash. Acad. Sci.* 36: 452-460.
- Bremer, K. 1987. Tribal interrelationships of the Asteraceae. *Cladistics* 3: 210-253.
- Bremer, K. 1994. *Asteraceae Cladistics and Classification*. Timber Press. Portland, Oregon. 752 p.
- Cabrera, A.L. 1944. Vernonieas argentinas. *Darwiniana* 8: 265-379.
- Carlquist, S. 1976. Tribal interrelationships and phylogeny of the Asteraceae. *Aliso* 8: 465-492.
- Cassini, A.H.G. 1816. Troisième mémoire sur les Synanthérées. *J. Phys. Chim. Hist. Nat. Arts.* 76: 249-275.
- Cassini, A.H.G. 1819. Suite de Sixième mémoire sur la famille des Synanthérées, contenant les caractères des tribus. *J. Phys. Chim. Hist. Nat. Arts.* 88: 189-204.
- Cronquist, A.J. 1955. Phylogeny and taxonomy of the Compositae. *Amer. Midl. Naturalist* 53: 478-511.
- Cronquist, A. J. 1977. The Compositae revisited. *Brittonia* 29: 137-153.
- Faust, W.Z. and Jones, S.B., 1973. The systematic value of trichome complements in a North American group of *Vernonia* (Compositae). *Rhodora* 75: 517-528.
- Flores-Vindas, E. 1999. *La Planta, estructura y función*. LUR. Cartago. Vols. I y II. 884 p.
- Font Quer, P. 2001. Diccionario de Botánica. 2ª ed. Península. Barcelona. 1244 p.
- Funk, V.A., J.B. Randall, S.C. Keeley, R. Chan, L. Watson, B. Gemeinholzer, E. Schilling, J.L. Panero, B.G. Baldwin, N. García-Jacas, A. Sussana y R.K. Jansen. 2005. Everywhere but Antarctica: Using a supertree to understand the diversity and distribution of the Compositae. *Biol. Skr.* 55: 343-373.
- Funk V.A., A. Sussana, T.F. Stuessy y H. Robinson. 2009. Classification of Compositae. In: Funk, V.A., A. Sussana, T.F. Stuessy y R.J. Bayer (eds). *Systematics. Evolution and Biogeography of the Compositae*. IAPT. Vienna. p. 171-189.
- Funk V.A., A.A. Anderberg, B.G. Baldwin, R.J. Bayer, J.M. Bonifacio, I. Bretitwieser, L. Brouillet, R. Carbajal, R. Chan, A.X.P. Coutinho, D.J. Crawford, J.V. Crisci, M.O. Dillon, S.E. Freire, M. Galbany-Casals, N. García-Jacas, B. Gemeinholzer, M. Gruenstaedl, H.V. Hansen, S. Himmelreich, J.W. Kadereit, M. Källersjö, V. Karaman-Castro, P.O. Karis, L. Katinas, S.C. Keeley, N. Kilian, R.T. Kimball, T.K. Lowrey, J. Lundberg, R.J. McKenzie, M. Tadesse, M.E. Mort, B. Nordenstam, C. Oberprieler, S. Ortiz, P.B. Pelsler, C.P. Randle, H. Robinson, N.

- Roque, G. Sancho, J.C. Semple, M. Serrano, T.F. Stuessy, A. Sussana, M. Unwin, L. Urbatsch, E. Urtbey, J. Vallès, R. Vogt, S. Wagstaff, J. Ward y L.E. Watson. 2009b. Compositae metatrees: the next generation. In: Funk, V.A., A. Sussana, T.F. Stuessy y R.J. Bayer (eds.). *Systematics, Evolution and Biogeography of the Compositae*. IAPT. Vienna. p. 747-777.
- Gleason, H. A. 1906. A revision of the North American Vernoneieae. *Bull. New York Bot. Gard.* 4: 144-243.
- Gleason, H.A. 1922. Vernoneieae. *N. Amer. Fl.* 33: 47-110.
- Goertzen, L.R., J.J. Cannone, R.R. Gutell y R.K. Jansen. 2003. ITS secondary structure derived from comparative analysis: implications for sequence alignment and phylogeny of the Asteraceae. *Molec. Phylogen. Evol.* 29: 216-234.
- Goloboff, P. 1999. *NONA (No Name) versión 2*. Publicado por el autor. Tucumán, Argentina.
- Gray, A. 1852. Plantae Wrightianae Texano—Neo-Mexicanae. *Smithsonian Contr. Knowl.* 3: 6-146.
- Hunter, G.E. 1967. Chromatographic documentation of interespecific hibridization in *Vernonia*: Compositae. *Amer. J. Bot.* 54: 473-477.
- Hunter, G.E. and D.E. Austini. 1967. Evidence from trichome morphology of interspecific hibridization in *Vernonia*: Compositae. *Brittonia* 19: 38-41.
- Jansen, R.K. y J.D. Palmer. 1987a. Chloroplast DNA from lettuce and *Barnadesia* (Asteraceae): structure, gene localization, and characterization of a large inversion. *Curr. Genet.* 11: 553-564.
- Jansen, R.K. y J.D. Palmer. 1987b. A cloroplast DNA inversión marks an ancient evolutionary split in the sunflower family (Asteraceae). *Proc.Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 84: 5818-5822.
- Asteraceae based on chloroplast DNA restriction site mapping. *Syst. Bot.* 16: 98-115.
- Jones, S.B. 1977. Vernoneieae systematic review. In: Heywood V.H., J.B. Harborne y B.L. Turner (eds.). *The Biology and Chemistry of the Compositae*. Academic Press London. 1: 503-521.
- Jones, S.B. 1979a. Synopsis and pollen morphology of *Vernonia* (Compositae: Vernoneieae) in the New World. *Rhodora* 81: 425-447.
- Jones, S.B. 1979b. Taxonomic revision of *Vernonia* section *Leiboldia* (Compositae: Vernoneieae). *Castanea* 44: 229-237.
- Jones, S.B. 1981. Synoptic classification and pollen morphology of *Vernonia* (Compositae: Vernoneieae) in the Old World. *Rhodora* 83: 59-75.
- Keeley, S.C. y B.L. Turner. 1990. A preliminary cladistic analysis of the genus *Vernonia* (Vernoneieae: Asteraceae). In Mabry, T. J. & G. Wagenitz. Research Advances in the Compositae. Springer Verlag-Wien. New York. *Pl. Syst. Evol. Suppl.* 4: 45-66.
- Keeley, S.C. y R.K. Jansen. 1994. Chloroplast DNA restriction site variation in the Vernoneieae (Asteraceae), an initial appraisal of the relationship of New and Old World taxa and the monophyly of *Vernonia*. *Pl. Syst. Evol.* 193: 249-265.
- Keeley, S.C., Z.H. Forsman y R. Chan. 2007. A phylogeny of the “evil tribe” (Vernoneieae: Compositae) reveals Old/New World long distance dispersal: Support from separate and combined congruent datasets (*trnL-F*, *ndhF*, ITS). *Molec. Phylogen. Evol.* 44: 89-103.
- Keeley, S.C. y H. Robinson. 2009. Vernoneieae. In Funk, V. A., A. Sussana, T. F. Stuessy y R. J. Bayer (eds). *Systematics, Evolution and Biogeography of the Compositae*. IAPT. Viena. p. 439-469.

- Kim, K.-J. y R.K. Jansen. 1995. *ndhF* sequence evolution and the major clades in the sunflower family. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 92: 10379-10383.
- Kim, K.-J., R. K. Jansen, R. S. Wallace, H. J. Michaels y J. D. Palmer. 1992. Phylogenetic implications of *rbcl* sequence variation in the Asteraceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 79: 428-445.
- Koch, K., B. Bhushan y W. Barthlott. 2008. Diversity of structure, morphology and wetting of plant surfaces. *Soft Matter* 4: 1943-1963.
- Koch, K., B. Bhushan y W. Barthlott. 2009. Multifunctional surface structures of plants: An inspiration for biomimetics. *Progr. Mater. Sci.* 54: 137-178.
- Loeuille, B., S.C. Keeley y J.R. Pirani. 2015. Systematics and evolution of syncephalia in American Vernonieae (Asteraceae) with emphasis on the Brazilian subtribe Lychnophorinae. *Syst. Bot.* 40: 286-298.
- McVaugh, R. 1984. *Vernonia*. In: Anderson, W.R. (ed.). *Flora Novo-Galiciana*. The University of Michigan Press. Ann Arbor, Michigan. 12: 1013-1039.
- Moraes, M. 2003. Flora del Mundo. Glosario, Proyecto Species Plantarum. Australian Biological Resources Study. Canberra. 49 p.
- Moreno, N.P. 1984. *Glosario botánico ilustrado*. CECSA. Distrito Federal, México. 300 p.
- Morrone, J.J. 2003. *El lenguaje de la cladística*. Facultad de Ciencias, UNAM. México, Distrito Federal. 109 p.
- Morrone, J.J. 2013. *Sistemática. Fundamentos, métodos, aplicaciones*. Facultad de Ciencias, UNAM. México, Distrito Federal. 505 p.
- Narayana, B.M. 1979. Taxonomic value of trichomes in *Vernonia* Schreb. (Asteraceae). *Proc. Indian Acad. Sci. B.* 88: 347-357.
- Nixon, K.C. 1999-2002. *WinClada, version 1.00.08*. Publicado por el autor. Ithaca, New York.
- Panero, J.L. y V.A. Funk. 2002. Toward a phylogenetic subfamilial classification for the Compositae (Asteraceae). *Proc. Biol. Soc. Washington* 115: 909-922.
- Panero, J.L. y V.A. Funk. 2008. The value of sampling anomalous taxa in phylogenetic studies: Major clades of the Asteraceae revealed. *Molec. Phylogen. Evol.* 47: 757-782.
- Patterson, C., D.M. Williams y C.J. Humphries. 1993. Congruence between molecular and morphological phylogenies. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 24: 153-188.
- Rabinowitz, S., S. Cairns y T. Dillon. 1986. Seven forms of rarity and their frequency in the flora of the Brithis Isles. In: Soule, M.E. (ed.) *Conservation Biology. The science of scarcity and diversity*. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts. Pp. 182-203.
- Redonda-Martínez, R. 2006. Delimitación taxonómica de *Vernonia* Schreb. (Familia Asteraceae, Tribu Vernonieae) y géneros afines en México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. 76 p.
- Redonda-Martínez R. y J.L. Villaseñor. 2013. Dos nuevas combinaciones en Vernonieae (Asteraceae) de México. *Rev. Mex. Biodivers.* 84: 983-984.
- Redonda-Martínez R. y J.L. Villaseñor. 2014. *Stramentopappus congestiflorus* (Asteraceae: Vernonieae: Leiboldiinae) a new species from Oaxaca, Mexico. *Rev. Mex. Biodivers.* 85: 1-8.
- Redonda-Martínez R. y E.M. Martínez-Salas. 2015. *Lepidonia alba* (Asteraceae: Vernonieae: Leiboldiinae) a New Species from the State of Chiapas, Mexico. *Syst. Bot.* 40. DOI 10.1600/036364415X690157

- Robinson, H. 1977. An analysis of the characters and relationships of the Tribes Eupatorieae and Vernonieae (Asteraceae). *Syst. Bot.* 2: 199-208.
- Robinson, H. 1980. Re-establishment of the Genus *Critoniopsis* (Vernonieae: Asteraceae). *Phytologia*. 46: 437-442.
- Robinson, H. 1987a. Studies of the *Lepidaploa* Complex (Vernonieae: Asteraceae), I: The Genus *Stenocephalum* Sch. Bip. *Proc. Biol. Soc. Washington* 100: 578-583.
- Robinson, H. 1987b. Studies in the *Lepidaploa* Complex (Vernonieae: Asteraceae), II: A New Genus, *Echinocoryne*. *Proc. Biol. Soc. Washington* 100: 586-589.
- Robinson, H. 1987c. Studies in the *Lepidaploa* Complex (Vernonieae: Asteraceae), III: Two New Genera, *Cytocymura* and *Eirmocephala*. *Proc. Biol. Soc. Washington*. 100: 844-855.
- Robinson, H. 1988a. Studies in the *Lepidaploa* Complex (Vernonieae: Asteraceae), IV The New Genus, *Lessingianthus*. *Proc. Biol. Soc. Washington* 101: 929-951.
- Robinson, H. 1988b. Studies in the *Lepidaploa* Complex (Vernonieae: Asteraceae), V. The New Genus, *Chrysoaena*. *Proc. Biol. Soc. Washington* 101: 952-958.
- Robinson, H. 1988c. Studies in the *Lepidaploa* Complex (Vernonieae: Asteraceae), VI. The New Genus, *Aynia*. *Proc. Biol. Soc. Washington* 101: 959-965.
- Robinson, H. 1990. Studies in the *Lepidaploa* Complex (Vernonieae: Asteraceae), VII. The Genus, *Lepidaploa*. *Proc. Biol. Soc. Washington* 103: 464-498.
- Robinson, H. 1992. A New Genus *Vernonanthura* (Vernonieae: Asteraceae). *Phytologia*. 73: 65-76.
- Robinson, H. 1993. A review of the genus *Critoniopsis* in Central and South America (Vernonieae: Asteraceae). *Proc. Biol. Soc. Washington* 106: 606-627.
- Robinson, H. 1999. Generic and subtribal classification of American Vernonieae. *Smithsonian Contr. Bot.* 89: 1-116.
- Robinson, H. 2005. New species and new combinations in the Tribe Vernonieae (Asteraceae). *Phytologia* 87: 80-96.
- Robinson, H. 2009. An introduction to micro-characters of Compositae. In: V.A. Funk, A. Sussana, T.F. Stuessy y R.J. Bayer (eds.). *Systematics, Evolution and Biogeography of the Compositae*. IAPT. Vienna. pp. 89-100.
- Robinson, H. y V. A. Funk. 1987 A phylogenetic analysis of *Leiboldia*, *Lepidonia*, and a new genus *Stramentopappus* (Vernonieae: Asteraceae). *Bot. Jahrb. Syst.* 108: 213-228.
- Robinson, H. y V. A. Funk. 2011. A new genus, *Nothovernonia*, from tropical Africa (Asteraceae or Compositae, Vernonieae). *PhytoKeys* 3: 21-34.
- Roque, N. y H. Bautista. 2008. *Asteraceae. Caracterização e morfologia floral*. Editora da Universidade Federal da Bahia. Salvador, Bahia. 71 p.
- Roque, N. y V.A. Funk. 2013. Morphological characters add support for some members of the basal grade of Asteraceae. *Bot. J. Linn. Soc.* 171: 568-586.
- Roque, N., D.J. Keil y A. Sussana. 2009. Illustrated glossary of Compositae. In: Funk, V. A., A. Sussana, T. F. Stuessy y R. J. Bayer (eds.). *Systematics, Evolution and Biogeography of the Compositae*. IAPT. Vienna. Pp. 781-806.
- Rzedowski, J. y G. Calderón de Rzedowski. 1995. Vernonieae. In: Calderón de Rzedowski, G. y J. Rzedowski (eds.). *Fl. del Bajío y de regiones adyacentes* 38: 1-50.
- Saénz-Lain, C. 2004. Glosario de términos palinológicos. *Lazaroa* 25: 93-112.
- Schlechtendahl, D.F.L. 1847. *Plantae Leiboldianae*. *Linnaea* 19: 734-750.

- Stuessy, T.F. y D.M. Spooner. 1988. The adaptative and phylogenetic significance of receptacular bracts in the Compositae. *Taxon* 37: 114-126.
- Turner, B.L. 1981. New species and combinations in *Vernonia* sections *Leiboldia* y *Lepidonia* (Asteraceae), with a revisional conspectus of the groups. *Brittonia* 33: 401-412.
- Turner, B.L. 1997. New species of *Vernonia* (s.l.) section *Leiboldia*, (Asteraceae, Vernonieae), from easternmost Oaxaca, Mexico. *Phytologia* 84: 275-277.
- Turner, B.L. 2007. The Comps of Mexico 8: Liabeae and Vernoniae. *Phytologia Mem.* 12: 35-137.
- Wagenitz, G. 1976. Systematics and Phylogeny of the Compositae (Asteraceae). *Pl. Syst. Evol.* 125: 29-46.
- Weberling, F. 1992. Morphology of flowers and inflorescences. Cambridge University Press. Cambridge. 405 p.

Recursos electrónicos

- Biodiversity Heritage Library. <http://www.biodiversitylibrary.org/> Ene-Jun 2015.
- Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de la Flora y Fauna Silvestres. CITES <https://cites.org/esp/app/index.php> y <http://www.speciesplus.net> 15 Sep 2015.
- Flann C. (ed.). 2009. Global Compositae Checklist. <http://compositae.landcareresearch.co.nz/Default.aspx?Page=About&Tab=Cite> 22-24 Dic 2015, 13 Oct 2015.
- HAL Herbarium <http://herbarium.univie.ac.at/database/search.php> 5 Feb 2015.
- Kew Herbarium Catalogue <http://apps.kew.org/herbcat/navigator.do> 8 Feb 2015.
- NOM-059-Semarnat-2010. Consultada en línea <http://biblioteca.semarnat.gob.mx/janium/Documentos/Ciga/agenda/DOFsr/DO2454.pdf> 15 Sep 2015.
- Smithsonian National Museum of Natural History. Botany collections. Type register search. US herbarium <http://collections.nmnh.si.edu/search/botany/?v=s1#new-search> 22-25 Ene 2015.
- Stevens, P.F. (2001 onwards). Angiosperm Phylogeny Website. Version 12, July 2012 [and more or less continuously updated since]. <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb> 16-18 Jun 2015.
- The Field Museum Collections. Department of Botany. Botany collections Database. F Herbarium <http://emuweb.fieldmuseum.org/botany/detailed.php> 22-25 Ene 2015.
- The New York Botanic Garden. NY Herbarium. <http://sciweb.nybg.org/science2/vii2.asp> 23 Ene 2015
- Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. <http://www.tropicos.org> 13 Oct 2015.
- Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza IUCN <http://www.iucnredlist.org/> 15 Sep 2015.
- University of Harvard Herbarium. Gray Herbarium. http://kiki.huh.harvard.edu/databases/specimen_index.html 22-25 Ene 2015.
- University of Michigan Herbarium Vascular Plant Type Collections with Specimens Images. <http://quod.lib.umich.edu/cgi/i/image/image-idx?c=herb2ic> 24 Ene 2015.
- University of Texas Herbarium. TEX Herbarium <http://orchid.biosci.utexas.edu/Type.html> 30 Ene 2015.