



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA

CARACTERIZACIÓN EPIDÉRMICA DE LA HOJA DE 16 ESPECIES DE ASTERACEAE
CON DISTRIBUCIÓN EN MÉXICO

TESIS PARA OBTENER EL TÍTULO DE BIÓLOGO

PRESENTA:

VICTOR MANUEL LOZADA SANTIAGO

DIRECTOR DE TESIS:

DRA. TERESA TERRAZAS MARGARITA SALGADO
DEPARTAMENTO DE BOTÁNICA, INSTITUTO DE BIOLOGÍA

ASESOR INTERNO:

DR. ELOY SOLANO CAMACHO
PROF. DE CARRERA TITULAR "B"

FES Zaragoza, Ciudad de México., 2017





Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

INDICE

Resumen.....	5
Introducción.....	6
Antecedentes.....	7
Hoja.....	7
Variación foliar.....	11
Epidermis de Asteraceae.....	13
Variación de la poliploidia en la epidermis de Asteraceae.....	14
Variaciones epidérmicas.....	15
Justificación.....	17
Objetivos.....	18
Material y método.....	18
Laboratorio.....	18
Observaciones y cuantificaciones.....	21
Resultados.....	21
Caracterización de la epidermis.....	29
Densidad y longitud de la célula guarda.....	30
Características estomáticas entre los individuos de especies de asteráceas de la REPSA y de otras localidades mexicanas.....	31
Discusión.....	33
Conclusiones.....	37
Literatura citada.....	38
Apéndice.....	48

INDICE DE FIGURAS

Figura		Página
1	Epidermis de cuatro especies de Asteraceae.....	29

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro		Página
1	Especies, número de colecta del Dr. José Luis Villaseñor Ríos, estado y tipo de vegetación, donde fueron colectadas las hojas utilizadas en este estudio.....	19
2	Valores de la densidad y longitud de las células guarda, forma de la pared anticlinal, presencia de estrías e índice estomático.....	30
3	Densidad estomática promedio para especies de la REPSA y de otras localidades de México.....	31
4	Valores de la <i>t</i> de <i>Student</i> para las comparaciones entre REPSA e individuos de otras localidades.....	32
5	Longitud promedio de las células oclusivas para especies de la REPSA y otras localidades de México.....	33

Agradecimientos

Mi profundo y grato agradecimiento a la Dr. Teresa Terrazas Salgado, por la dirección de esta tesis, por su paciencia y a las invaluable enseñanzas durante este trabajo, por motivarme para siempre mejorar y ser un ejemplo a seguir.

Al Dr. Eloy Solano Camacho, por las invaluable aportaciones a este trabajo.

A la Dra. Monserrat Vázquez Sánchez, por sus enseñanzas y despertar mi interés en la investigación.

A la M. en C. Patricia Rivera Pérez, por ayudarme a mejorar las técnicas de laboratorio.

A la Bióloga Dalia Grego Valencia, por el apoyo en laboratorio para generar las láminas permanente analizadas en esta tesis.

Resumen

La familia Asteraceae es la más diversa en el reino vegetal y la de distribución geográfica más amplia. Ha sido muy estudiada, pero no se han considerado rasgos de la hoja, que podrían resultar esenciales para entender su distribución amplia. Por tanto, en este trabajo se caracterizó el aparato estomático de 16 especies recolectadas en distintas localidades de la República Mexicana y compararlas con las mismas especies que se encuentran en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel para determinar si existen diferencias significativas entre ellas con relación a la longitud de las células guarda y la densidad estomática. A las muestras previamente colectadas se les agregó cloro e hidróxido de sodio, con el fin de separar la epidermis para realizar observaciones y cuantificaciones de los caracteres estomáticos con un microscopio óptico. Las 16 especies caracterizadas presentaron principalmente estomas anomocíticos, paredes anticlinales rectas u onduladas en forma de “V” o “U”, y en algunas se observaron estrías. La prueba t de Student mostró que existen diferencias significativas entre las localidades fuera de la RESPA y las que están dentro de ésta. También se registraron diferencias significativas entre las localidades que se encuentran fuera de la REPSA. Las diferencias existentes fueron explicadas por los distintos factores ambientales en los que se desarrollan las especies como el hábitat, disponibilidad de luz, humedad, CO₂ y altitud.

Introducción

Asteraceae

Asteraceae también conocida como Compositae es la familia con mayor riqueza dentro de las eucotiledóneas y la segunda en el reino vegetal. Se han descrito 1535 géneros y más de 23,000 especies de hierbas, arbustos y árboles (Bremer, 1994; Nabors, 2006). Sus especies son cosmopolitas y se encuentran especialmente distribuidas en regiones templadas. En el caso particular de México, Villaseñor (2003) y Villaseñor et al. (2007) mencionan la existencia de 361 géneros y 3012 especies; es decir, nuestro territorio contiene la mayor riqueza de este grupo de plantas en el ámbito mundial (Ortiz et al., 1998; Villaseñor et al., 2004), de este inventario se estima que alrededor de 60% de las especies son endémicas (Turner y Nesom, 1998; Villaseñor, 2003; Villaseñor et al., 2004). Sus miembros son fácilmente reconocidos por sus inflorescencias dispuestas en capítulos, sus flores gamopétalas y por lo general pentámeras, cáliz modificado en vilano, estambres singenesios y el ovario ínfero bicarpelar que deriva en una cipsela (Villaseñor, 1993; Bremer, 1994), pequeña y con una semilla unida a la pared del fruto por un solo extremo. Con respecto a su hoja, ésta presenta gran diversidad morfológica pero pocos son los estudios que se han realizado en México sobre los atributos de su epidermis que podrían estar relacionados con el ambiente donde crecen.

Antecedentes

Las plantas suelen expresar diferencias fenotípicas en respuesta a los cambios ambientales (Teklehaimanot, 1998; Ivancich, 2012). Bajo diferentes condiciones ambientales, las plantas acumulan biomasa en distintos órganos para optimizar la captura de luz, agua, nutrimentos y bióxido de carbono como estrategia para maximizar la tasa de crecimiento (Bloom, 1985). La plasticidad fenotípica también suele producir una gama de características en la hoja como respuesta a los efectos ambientales (McLellan, 2000). Estas variaciones en las plantas, particularmente a nivel de hoja se expresan como variaciones morfológicas y anatómicas. Estos cambios se han relacionado también con su hábito de crecimiento (árboles, arbustos o hierbas) o con el tipo de clima en el que se desarrollan (templado, seco o húmedo) (Kelly y Beerling, 1995; Koch et al., 2008).

Hoja

Las hojas están cubiertas por una capa celular externa llamada epidermis, la cual cubre el tejido primario y algunos otros órganos de la planta del contacto directo con el medio ambiente, no muestra uniones intercelulares entre sí, no contiene cloroplastos y procede de la protodermis, un meristemo primario que origina el tejido dérmico. Entre las funciones de la epidermis se encuentran: evitar la pérdida excesiva de agua (lixiviación desde el interior), proteger de las abrasiones de la radiación solar, de la intrusión de hongos o bacterias causantes de enfermedades, ofrecer resistencia mecánica al estrés y mantener la integridad fisiológica; así como reducir la temperatura de la superficie por el aumento del flujo de aire.

También regula el intercambio de gases, tales como: CO₂, O₂ y vapor de agua, que la hoja necesita o bien fabrica. Contribuye a la distribución uniforme de agua y solutos en la hoja, normalmente esta epidermis no es fotosintética. Tiene generalmente una capa de células; no obstante, en ciertas ocasiones puede estar formada por varias capas (Nabors, 2006). En la epidermis se pueden diferenciar distintos tipos de células; por ejemplo, estomas, tricomas, glándulas, células buliformes, silíceas y de corcho (Flores, 2013).

La diversidad de la superficie de las plantas surge de la variabilidad de las formas de la célula, de las estructuras superficiales de la misma y por la formación de estructuras multicelulares. Las ceras cuticulares son importantes para la correcta función y la estructuración de la cutícula, que es una capa externa de cera y cutina, una sustancia grasa impermeable. La cutícula se presenta en todas las células del tejido epidérmico, incluyendo a las células oclusivas y a los tricomas. Algunas estructuras superficiales de la planta son características para cada grupo de plantas y son útiles para la agrupación de las plantas en un orden jerárquico a nivel de especie, género o superior en la clasificación taxonómica (Koch et al., 2009).

En ocasiones las células epidérmicas se modifican en papilas o tricomas (Koch et al., 2009). Los tricomas son proyecciones unicelulares o multicelulares de las células epidérmicas (Kramer y Boyer, 1995). La diferencia entre las papilas y los tricomas es su relación (largo-ancho) con respecto a las células epidérmicas, si una célula es proporcionalmente siete veces más larga que su ancho se le denomina tricoma, si es menor es una papila (Koch et al., 2009). Se ha postulado que son útiles para proteger a las plantas de los factores ambientales. Debido a

su distribución causan variaciones en los niveles de temperatura y humedad en la superficie de la hoja (Dix y Webster, 1995; Fitter y Hay, 2002). Además, generan protección contra la radiación solar o el viento y hacia los herbívoros que pueden ser envenenados o sufrir algún daño físico por los compuestos químicos que producen (Duke, 1994) y pueden incrementar la resistencia estomática (Fitter y Hay, 2002). Los tricomas pueden ser glandulares o no, estar vivos o muertos y no están conectados directamente al sistema vascular. Existen tricomas unicelulares y pluricelulares, estos últimos se generan a partir del crecimiento de paredes transversales en los tricomas unicelulares. Sus funciones se encuentran correlacionadas con la densidad, orientación, tamaño, forma y estructuras de la superficie (Koch et al., 2009). Las hojas adultas pueden mostrar una densidad un poco más alta de tricomas que las jóvenes, debido a que están más expuestas. La mayoría de los tricomas son más densos cerca o sobre las venas (Roth, 1984).

Las plantas para regular el movimiento de vapor de agua, CO₂ y O₂, tienen estructuras llamadas estomas. Los estomas consisten en pequeñas aperturas en la superficie foliar, estas aperturas están delimitadas por dos células guardia, también llamadas células oclusivas, éstas tienen un núcleo prominente así como cloroplastos que frecuentemente acumulan almidón, la señalización de apertura y cierre está regulada por factores ambientales y hormonas vegetales (Woodward, 1987; Hetherington, 2001; Hetherington y Woodward, 2003; Chaerle et al., 2005; Israelsson et al., 2006, Nabors, 2006; Taiz y Zeiger, 2006). Además de las células guarda el estoma y el ostiolo, se forma una cámara subestomática, las células oclusivas pueden ubicarse al mismo nivel de las células epidérmicas adyacentes, éstas últimas suelen llamarse células subsidiarias (Flores, 2013). Cuando la hoja

tiene estomas en ambas superficies de la lámina se denomina anfiestomática, si están sólo en la adaxial son epistomáticas e hipostomáticas con estomas en la superficie abaxial. Estas células tienen forma generalmente arriñonada y con engrosamiento de la membrana en los bordes superior e inferior. Estos engrosamientos rara vez se presentan en el borde superior y a veces están ausentes. Si ambos se presentan delimitan la cavidad frontal, situada por encima del estoma y cierran la cavidad inferior que queda entre la apertura estomática u ostiolo y la cavidad subestomática. También pueden tener bordes cuticulares en los lados superior e inferior (Flores, 2013). La cutícula en los estomas se extiende a través de la apertura estomática hasta la cámara subestomática. Las células oclusivas muestran lignificación, al menos en parte de sus membranas.

Se ha demostrado que existe relación con las células adyacentes y los estomas, incluso existen una clasificación, propuesta por Vesque (1889), basándose en las células adyacentes: Amonocítico (Ranunculáceo), las células acompañantes no difieren en forma y tamaño de las restantes células de la epidermis. Anomocítico (Crucífero), los estomas se encuentran rodeados por tres células de tamaño desigual. Paracítico (Rubiáceo), en donde las células que rodean al estoma sus ejes longitudinales son paralelos a las células oclusivas. Diacítico (Cariofiláceo), las dos células acompañantes rodean al estoma y cuya pared forma un ángulo recto con el eje longitudinal del estoma. Helicocítico, en la que cada estoma está rodeado por una corona de células dispuestas radialmente. Esta clasificación es una de las varias que se han propuesto a lo largo de los años. Metcalfe (1961) propuso ocho categorías y 34 tipos estomáticos, basadas en el número, posición y tamaño de las células adyacentes. Los sistemas de

clasificación estomática ampliamente aceptados y usados son los de Metcalfe y Chalk (1950) y Metcalfe (1961). Sin embargo, dichas clasificaciones muchas veces han caído en desuso por ser poco prácticas y la nomenclatura ambigua (Prabhakar, 2004).

Variación foliar

Las plantas terrestres desarrollaron características morfológicas, por ejemplo las hojas, que les permitieron su supervivencia y éxito en casi todos los hábitats concebibles en la tierra. Las adaptaciones han sido seleccionadas durante millones de años de evolución e incluyen rasgos tanto morfológicos como fisiológicos y estructurales (Koch et al., 2009). La hoja se ha considerado como uno de los órganos de las plantas más variable. Sus variaciones tienen relación estrecha con su hábito (árboles, arbustos o hierbas) o con el clima en el que se desarrollan (templado, seco o húmedo) (Kelly y Beerling, 1995; Koch et al., 2009) y el microhábitat (Lausi y Nimis, 1986).

El desarrollo foliar depende tanto de factores genéticos como de las condiciones ambientales en que crecen las plantas. La epidermis foliar es uno de los tejidos que mejor refleja las condiciones ambientales en que se desarrollan las plantas (Fahn, 1990). El tamaño de los estomas, el grosor de la cutícula, la densidad de la pubescencia, entre otros caracteres, ponen de manifiesto su relación con el ambiente (Strasburger, 2004). La frecuencia estomática varía entre diferentes hojas de una misma planta e incluso entre las diferentes partes de la misma hoja (Flores, 2013). Se ha documentado que cambios en los niveles de luz y CO₂ provocan modificaciones en el número de estomas (Salisbury, 1927; Tichá, 1982;

Woodward, 1987). En muchas especies se ha demostrado que la densidad y el índice estomático se reducen cuando aumenta la concentración de CO₂ en la atmósfera tanto en tiempo geológico como bajo condiciones de laboratorio (Woodward, 1987).

En las zonas templadas la temperatura se encuentra altamente marcada por la estacionalidad, así como las precipitaciones que se presentan a lo largo del año. En estas zonas se encuentran hierbas, arbustos y árboles de hojas caducifolias o perennes. Una gran diversidad de estructuras superficiales ha evolucionado en estos ambientes (Kelly y Beerling, 1995; Koch et al., 2009). Se ha registrado que los árboles tienen una mayor densidad estomática que los arbustos, seguidos por las hierbas y las hierbas marginales (aquellas que crecen en los márgenes del bosque) que tienen una mayor densidad estomática que las hierbas del sotobosque, debido a que las plantas marginales y los árboles están expuestos más directamente a la radiación solar (Kelly y Beerling, 1995). Incluso estas variaciones se presentan en individuos de la misma especie. Roth (1984) y Thomas e Ickes (1995) señalaron que los individuos de una misma especie tienen hojas más gruesas y más pequeñas entre más se aproximan al dosel. Yañez-Espinosa et al. (2003) examinaron la estructura de las hojas de tres especies que ocupan diferente posición con respecto al dosel de una selva subperennifolia e indicaron que el grosor de la hoja y la densidad estomática aumentan hacia el dosel, mientras que el tamaño de la hoja disminuye.

Epidermis de Asteraceae

Las asteráceas al igual que la mayoría de las plantas de otras familias presentan hojas hipostomáticas, pocas especies tienen láminas anfiestomáticas; con estomas anomocíticos y haces vasculares rodeados por una vaina parenquimatosa (Metcalfe y Chalk, 1950). Además, Metcalfe y Chalk (1979) reconocen como característica general de la epidermis en esta familia la presencia de los estomas anomocíticos y citan siete tipos diferentes de tricomas glandulares y eglandulares. La diversidad de tricomas es un atributo útil para separar especies o géneros (Freire et al., 2005, 2007; Adedeji and Jewoola 2008; Gil et al., 2012; Redonda et al., 2016, Rojas-Leal et al., 2017). La longitud media de la célula guarda registrada para algunas asteráceas es de 29.51 μm con una longitud mínima de 17.37 μm y una máxima de 70.70 μm (Hodgson et al., 2010).

Lapp et al. (2004) estudiaron ocho especies de *Oyedaea* DC., concluyeron que los caracteres anatómicos diagnósticos para la separación de especies son la ubicación de los estomas, el tipo de tricomas, el tipo y disposición de los haces vasculares y la presencia de cavidades secretoras en el haz vascular y de la vena principal. Delbón et al. (2007) realizaron un análisis estadísticos con los caracteres de los estomas, de las células epidérmicas y de los tricomas para *Flourensia campestris* Griseb y *Flourensia oolepis* S.F. Blake, y demostraron que existen diferencias significativas para la frecuencia de estomas y para el tamaño de las células epidérmicas entre *F. campestris* y *F. oolepis*. Cambi et al. (2006) describieron la anatomía de *Pluchea sagittalis* (Lamb). Cabr, otra especie de Asteraceae, con hojas anfiestomáticas, estomas amonocíticos más abundantes en la cara abaxial, rodeados por 3 o 4 células epidérmicas, así como tricomas glandulares y eglandulares. Rivera et al. (2017) caracterizó la epidermis de la

lámina foliar de 52 especies de Asteraceae de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA), donde las hojas estudiadas fueron anfiestomáticas o hipostomáticas, con estomas anomocíticos, el 95% de las especies estudiadas resultaron ser glabras, pero registró tricomas glandulares y tectores, uniseriados o multiseriados de longitud variable. La forma de las células epidérmicas son comúnmente poligonales, con paredes rectas u onduladas.

Variación de la poliploidia en la epidermis de Asteraceae

La poliploidia es la presencia de más de dos juegos de cromosomas en un genoma. Esta adquisición ha sido un factor importante en la evolución de los eucariotas (Otto y Whitton, 2000). Entre el 30% y 70% de angiospermas se estima que son de ascendencia poliploide (Stebbins, 1971; Masterson, 1994). Mientras que la duplicación del genoma es ahora algo reconocido como importante en las poblaciones naturales, los factores génicos y ecológicos que afectan la abundancia de linajes poliploides son todavía poco conocidos (Müntzing, 1936; Clausen et al., 1945; Stebbins, 1971; Grant, 1981; Levin, 2002; Comai, 2005; Soltis y Soltis, 2006). Estudios recientes han demostrado que los genomas poliploides pueden ser altamente dinámicos y someterse y provocan en las plantas rápidos cambios estructurales y funcionales (Doyle et al., 2008; Leitch y Leitch, 2008).

La poliploidia afecta las redes de expresión y regulación genética (Anssour et al., 2009), al incrementar el número de copias de un gen y la redundancia funcional, la poliploidia libera de presiones selectivas a los genes redundantes permitiéndoles acumular mutaciones funciones potenciales nuevas, modificando

su adecuación al medio (Anssour et al., 2009). Los poliploides son en general buenos colonizadores y pueden ocupar varios hábitats pioneros en los cuales los ancestros diploides no tienen éxito (Schifino-Wittmann, 2004). Las plantas poliploides generalmente divergen de sus progenitores diploides en sus características citológicas, morfológicas, químicas y ecológicas (Holland y Richardson, 2009). Por ejemplo, a nivel celular se ha demostrado que en angiospermas el contenido de ADN y el número cromosómico, están relacionados positivamente con el tamaño celular y negativamente con la duración del ciclo celular (Beaulieu et al., 2008). Rivera et al. (2013) señalan que las densidades estomáticas en la REPSA van desde 141 a 620 estomas/mm² y la longitud de la célula guarda de 16.4 a 27.1 μm y, que el aumento de CO₂ atmosférico influye en la disminución de la densidad estomática, mientras que, en algunas especies la longitud de las células guarda aumenta.

Variaciones epidérmicas

La variación de los caracteres morfológicos y en especial los de la lámina foliar a través de gradientes ambientales ha sido frecuentemente documentada (Domínguez et al., 1998; Jonas y Geber, 1999; Silva-Montellano y Eguiarte, 2003), principalmente por la capacidad que tienen estas estructuras para adaptarse a las condiciones ambientales a través de su plasticidad o diferencias adaptativas (Rico-Gray y Palacios-Rios, 1996). Entre los factores del ambiente que influyen en los rasgos cuantitativos del aparato estomático se encuentran la altitud, latitud, precipitación, temperatura, condiciones edáficas, luz y concentraciones de CO₂ y O₂ en la atmósfera (Paniagua-Ibáñez, 2005; Rivera et al., 2017).

Macro y micromorfológicamente los estomas y los tricomas son estructuras que registran una amplia plasticidad. Por ejemplo, se han documentado diferencias entre hojas de especies del mismo género e incluso entre individuos de la misma especie (Cañizares et al. 2003; Ely y Torres, 2003; Paniagua-Ibáñez, 2005; Jerez-Jaimes y Bernal-Pérez, 2007; Parés et al., 2008).

El índice estomático es la proporción que existe entre el número de células estomáticas y células epidérmicas (Salisbury, 1968), y puede presentar una amplia variación. Se ha documentado que el índice estomático puede variar entre diferentes regiones de la lámina foliar o entre hojas que ocupan distinta posición en la planta, e incluso entre individuos de la misma especie cuando se desarrollan en ambientes contrastantes (Tichá, 1982; Roth et al., 1986; Cañizares et al., 2003). El valor del índice estomático también permite comparar a las plantas que crecen en suelos muy secos de aquéllas que crecen en suelos muy húmedos, pues se considera un indicativo de la fisionomía de la planta en la economía del agua (Weyers y Meidner, 1990). La longitud del estoma y la densidad estomática son sensibles al ambiente y hay una considerable variación genotípica y fenotípica para estos dos rasgos (Kundu y Tigerstedt, 1998). Las especies xerófilas y en general las hojas que están expuestas a mayor cantidad de luz solar, suelen tener mayor densidad estomática, comparadas con las que se desarrollan en bosques mésicos y las que crecen bajo la sombra (Hanson, 1917; Carpenter y Smith, 1975; Lichtenthaler, 1985). En ambientes secos estomas más pequeños permiten una respuesta rápida al estrés hídrico, mientras que los de mayor tamaño favorecen la máxima difusión de CO₂ en condiciones óptimas de fotosíntesis. Genomas grandes nunca se han asociado a estos factores, por tanto pueden ser respuestas

limitadas al estrés hídrico y a la temperatura (Aasamaa et al., 2001; Hetherington y Woodward, 2003). Se ha registrado una tendencia hacia el aumento de la densidad estomática conforme aumenta la altitud, por encima de los 730 m a 1390 m dependiendo de la especie (Korner, 1999; Holland y Richardson, 2009).

Justificación

Las investigaciones sobre las características morfológicas de Asteraceae son numerosas, ya que es una familia de importancia ecológica y antropológica. Sin embargo, se han omitido algunas características que pueden resultar esenciales para entender su variación y distribución geográfica amplia, como son las estructuras foliares. Estudiar la variación que existe en la densidad y el tamaño de los estomas son esenciales para entender si éstos varían con su distribución, el tipo de vegetación, la altitud y la latitud, o responden al tamaño del genoma o las concentraciones de CO₂ atmosférico. En este estudio se analizan las características foliares de 16 especies de asteráceas procedentes de distintos estados de la República Mexicana y se comparan su densidad de estomas, el tamaño del estoma y los índices estomáticos con los de las especies de la REPSA, donde la variación de estos dos atributos foliares se relacionan con las concentraciones de CO₂ atmosférico y el tamaño del genoma.

Objetivos

- Caracterizar el aparato estomático de 16 especies de Asteraceae distribuidas en diferentes estados de la República Mexicana.
- Determinar si existen diferencias significativas entre el número de estomas y la longitud de las células guarda entre los individuos de las especies que se distribuyen en la REPSA con los de otras regiones de México.

Material y método

La selección de especies de Asteraceae a recolectar se basó en aquellas que están presentes en la REPSA. Se recolectaron hojas de 16 especies (Cuadro 1). En todos los casos se hicieron ejemplares de respaldo que están depositados en el Herbario Nacional MEXU en el Instituto de Biología, UNAM. Todo el material recolectado en campo fue fijado FAA (formol-alcohol etílico-ácido acético glacial) (Ruzin, 1999) y almacenado en GAA (glicerina-alcohol etílico al 95 %-agua, en proporciones 1:1:1).

Laboratorio

Del material fijado se seleccionaron dos hojas completas, la primera se utilizó para el aclaramiento foliar y la segunda para separar las epidermis. Para el aclaramiento se cortó la parte media de la hoja aproximadamente 1 cm de ancho y se lavó para eliminar el GAA en cambios de agua, de 1 h, 30 min y 15 min.

Enseguida se añadió NaOH al 20 % por 24 h. Se lavó posteriormente el NaOH con

Cuadro 1. Especies, número de colecta del Dr. José Luis Villaseñor Ríos, estado y tipo de vegetación, donde fueron recolectadas las hojas utilizadas en este estudio.

Especie	Número de colecta	Estado	Tipo de vegetación o hábitat
<i>Ageratum corymbosum</i> Zuccagni	1620	San Luis Potosí	Bosque de junípero

<i>Brickellia secundiflora</i> (Lag.) A. Gray	1710	Hidalgo	Matorral xerófilo
<i>Dahlia coccinea</i> Cav.	1674	Veracruz	Bosque mesófilo de montaña
	1617	San Luis Potosí	Bosque de junípero
	1650	Michoacán	Ruderal
<i>Dyssodia papposa</i> (Vent.) Hitchc.	1697	Tlaxcala	Bosque de junípero
<i>Erigeron karvinskianus</i> DC.	1666	Veracruz	Ruderal
<i>Florestina pedata</i> (Cav.) Cass.	1603	Querétaro	Matorral xerófilo
<i>Galinsoga parviflora</i> Cav.	1699	Tlaxcala	Bosque de junípero
	1632	Michoacán	Ruderal
	1680	Veracruz	Bosque de pino
	1649	Michoacán	Ruderal
	1648	Michoacán	Ruderal
	1679	Veracruz	Ruderal
<i>Galinsoga triradiata</i> Canne	1647	Michoacán	Bosque de <i>Quercus</i>
<i>Heterosperma pinnatum</i> Cav.	1652	Veracruz	Ruderal
<i>Jaegeria hirta</i> (Lag.) Less.	1683	Veracruz	Bosque de pino
<i>Sanvitalia procumbens</i> Lam.	1735	Hidalgo	Matorral xerófilo
	1656	Veracruz	Ruderal
<i>Schkuhria pinnata</i> (Lam.) Kuntze	1651	Veracruz	Ruderal
<i>Stevia viscida</i> Kunth	1634	Michoacán	Ruderal
<i>Symphotrichum expansum</i> (Poepp. ex Spreng.) G.L.Nesom	1684	Veracruz	Bosque de pino
<i>Verbesina tetraptera</i> (Ortega) A. Gray	1696	Tlaxcala	Bosque de junípero
<i>Zinnia peruviana</i> (L.) L.	1662	Veracruz	Ruderal

varios cambios de agua, si después del tratamiento con este compuesto se observaban partes oscuras, éstas se blanquearon con cloro comercial al 30% por no más de 30 min, se enjuagó el exceso de cloro. Una vez eliminado el olor a cloro, se comenzó la deshidratación con cambios de alcohol al 50%, 70% y 96%, cada uno por un tiempo de 24 h, después se pasaron a una solución aclaradora BB1/4 (Martínez-Cabrera et al., 2007), donde permanecieron de dos a más días hasta obtener la transparencia adecuada. Se eliminó esta solución aclaradora con alcohol al 96% y se tiñeron con safranina durante 1 h, enseguida se lavó para eliminar el excedente de safranina con alcohol 96% y se concluyó la deshidratación con alcohol al 100%, las láminas foliares se colocaron en xilol por 24 h, las muestra de tejido se montaron en resina sintética para tener preparaciones permanentes.

Para la separación de las epidermis se realizaron cortes de la hoja de aproximadamente 1.5 cm², los cuales se enjuagaron para eliminar el GAA. Después se agregó hipoclorito de sodio al 15% por lo menos durante 35 min, se enjuagó el exceso de cloro y se procedió a la separación de las epidermis con ayuda de pinzas de punta fina, pincel de cerdas finas y aguja de disección, el material se deshidrató en una serie de alcoholes a distintas concentraciones 50%, 70% y 96%, durante 24 h cada alcohol, se tiñó con safranina durante 1 h, se pasó a alcohol al 100% y a xilol por 24 h, por último las muestras de tejido se montaron en resina sintética para tener preparaciones permanentes.

Observaciones y cuantificaciones

Se describió la superficie epidérmica a través de las láminas diafanizadas. Se registró la longitud de los estomas, se contaron las células epidérmicas y los estomas con el programa “Imagen pro plus versión 6.1” (Media Cybernetics, 2006) en un microscopio Olympus BX-50.

Con los datos obtenidos se calculó el índice estomático, utilizando la fórmula de Wilkinson (1979) (I.E.) $IE = NE * 100/CE + NE$ donde NE = número de estomas por campo de observación y CE = el número de células epidérmicas típicas contadas.

Se realizó un análisis de varianza para establecer diferencias significativas entre las especies, además se evaluaron las medias por medio de la prueba de T para determinar diferencias significativas entre los individuos de la REPSA, con los recolectados en otros estados de la República Mexicana (SAS Institute, 2002).

Resultados

A continuación se presentan algunas características morfológicas y de distribución de las especies estudiadas.

***Ageratum corymbosum*. Hierba** perenne o subfrutescente hasta de 2 m de alto; **tallos** erguidos, simples o ramificados, pardo-grisáceos y glabros en la base, rojizos y puberulentos hacia el ápice; **hojas** opuestas, a veces alternas hacia la inflorescencia, peciolo de longitud variable, lámina de forma y tamaño variable, angostamente lanceolada a anchamente ovada, ápice agudo, borde sub-entero,

crenado o dentado, a veces revoluto, base cuneada o truncada, haz puberulento o escabroso, envés con pubescencia variable y abundantes glóbulos resinosos.

Esta especie está distribuida ampliamente en el Valle de México hasta los 2700 m de altitud, en pastizales y matorrales. Se extiende desde Sonora y Chihuahua hasta Honduras (Rzedowski, 2001). A principios del siglo XIX se cultivaba como ornamental en jardines europeos (McVaugh, 1984).

Brickellia secundiflora. **Arbusto** de 0.9 a 1.5 m de alto; **tallo** muy ramificado desde la parte inferior, pubescente, a veces pegajoso; **hojas** alternas, peciolo de 0.5 a 2.5 cm de largo, lámina deltoideo-ovada, de 3 a 7 cm de largo por 2 a 5 cm de ancho, ápice agudo, margen con dientes redondeados o agudos dirigidos hacia el ápice, rara vez entero, base sub-truncada o redondeada, venación reticulada con tres nervios principales, haz verde y áspero al tacto, envés pálido con pelos largos, muy entrecruzados, de color gris.

Esta especie se localiza en potreros, orillas de caminos, pastizales y matorral xerófilo, bosques de encino, pino y abeto (Rzedowski y Rzedowski, 2001). En la cuenca de México se encuentra de los 2300 a los 2750 m (Rzedowski y Rzedowski, 2001).

Dahlia coccinea. **Arbusto** de 0.4 m a 3 m de alto; **tallos** erectos, ramificados en la porción floral, estriados, glabros o a veces con pocos pelos en los nudos, los entrenudos huecos; **hojas** opuestas, a veces tres por cada nudo, 12 a 35 cm de largo incluyendo el peciolo, muy variables desde simples y enteras hasta profundamente divididas, generalmente de 3 a 5 segmentos, frecuentemente las basales compuestas a su vez por 3 segmentos, peciolo alado; segmentos ovado-

elípticos, con el ápice agudo y los márgenes dentados, dientes agudos o redondeados de 4 a 13 de cada lado, con tricomas escasos.

Se distribuye en casi todos los estados de la República Mexicana. En el Valle de México hasta 2800 m (Rzedowski y Rzedowski, 2001) y en el Bajío de los 900 a 2850 m (Rzedowski y Rzedowski, 2008). Se ha registrado en pastizales, matorrales y bosque de *Pinus* y *Quercus*, bosque mesófilo de montaña y bosque tropical caducifolio (Rzedowski y Rzedowski, 2001).

***Dyssodia papposa*. Hierba** anual, erecta o algo extendida, hasta de 70 (comúnmente de 10 a 40 cm) cm de alto; **tallo** a menudo ramificado desde la base, a veces solitario, glabro o algo pubescente; **hojas** en su mayoría opuestas, de 1.5 a 5 cm de largo, pinnatitripartidas de 5 a 15 segmentos lineares a linear-oblongos, estos en ocasiones una vez más divididos, glabros o algo pubescentes.

Habita en ambientes ruderales, matorrales xerófilos, pastizales, bosques de *Juniperus* y *Quercus*, en sustratos con tepetate. Por regiones bioclimáticas se les encuentra en selva baja caducifolia, bosque de pino- encino y pastizales. Se le ha encontrado entre los 1500 a 2300 m (Rzedowski y Rzedowski, 2004). Se distribuye desde el sur de Canadá hasta Guatemala. En México, llega a ser abundante principalmente en los estados del norte. Está registrada en casi todos los estados de la República Mexicana, excepto en las penínsulas de Baja California y Yucatán (Villaseñor y Espinosa, 1998).

***Erigeron karvinskianus*. Hierba** perenne o subfruticosa, de varios a muchos tallos, con un tamaño de hasta 80 cm de alto; **tallos** decumbentes o colgantes, partiendo de la base, flexibles, sericeos y más o menos pilosos; **hojas** pecioladas

de hasta 2 cm de largo, láminas generalmente oblanceoladas pero variando de lineares a obovadas, de 0.5 a 7 cm de largo, a veces con margen entero, pero más frecuentemente de 3 a 7 dentadas o partidas, esparcidamente pubescentes en ambas superficies.

En la región del norte de América se encuentra en sitios húmedos, perturbados. Es más abundante en las regiones tropicales y subtropicales. En el Valle de México se desarrolla en bosques mesófilos, de coníferas y de encino preferentemente en taludes sombrados; también en matorrales xerófilos y pastizales, en altitudes de 2250 a 3200 m (Rzedowski y Rzedowski, 2001).

Florestina pedata. Hierba anual erecta o raras veces decumbente, de 10 a 60 cm de alto; **tallo** anguloso o cilíndrico, erecto, simple o ramificado, estriado, verde, con abundantes pelos glandulares principalmente hacia la base; **hojas** inferiores opuestas y las superiores alternas; generalmente divididas en 3, rara vez en 5 segmentos, éstos angostos, generalmente elípticos, de 2 a 5 cm de largo y 2 a 10 mm de ancho (Turner, 1963; Espinosa y Sarukhán, 1997; Rzedowski y Rzedowski, 2004).

Común en orillas de caminos, crece en los alrededores de las poblaciones, en campos de cultivo de alfalfa, de maíz y en parcelas en descanso. En la cuenca de México hasta los 2600 m (Espinosa y Sarukhán, 1997).

Galinsoga parviflora. Hierba anual, erecta algo extendida, con frecuencia ramificada; de 10 cm a 100 cm de alto, a veces hay ejemplares minúsculos de 2 – 3 cm, con cabezuelas solitaria; **tallo** cilíndrico, un poco aplanado angulado, estriado, esporádicamente pubescente, generalmente verde; **hojas** opuestas, pecioladas, sub-sésiles, peciolo de 0 a 30 mm de largo, lámina trinervada, linear

lanceolado a ovalada, de 2 a 5 cm de largo, de 1 a 7 cm de ancho, ápice agudo a acuminado, margen sub-entero a crenado o aserrado, con un callo en el ápice de cada crenación o diente, base cuneada a redondeada, con indumento estrigoso en ambas superficies (McVaugh, 1984; Rzedowski y Rzedowski, 2001).

Es una especie nativa de México y se distribuye en casi todos los estados de la República Mexicana, excepto en la península de Yucatán (Villaseñor y Espinosa, 1998). Su distribución altitudinal en el occidente de México va de 1100 a 2500 m (McVaugh, 1984); en el Valle de México hasta cerca de 3000 m y en el Bajío entre los 1750 a 3150 m (Rzedowski y Rzedowski, 2001).

Galinsoga triradiata. Hierba anual, hasta 75 cm de alto; **tallos** erectos; entrenudos hasta 13 cm de largo, verdes y rojos, pubescente; tricomas multicelulares de hasta 2 mm de largo; **hojas** subsésiles o con peciolo de 0.2-1.0 cm de largo; lámina ovada 1.5-6.5 cm de largo, 0.6-2.5 cm de ancho, con pelos en ambas superficies, ápice agudo, base cuneiforme o redondeada; margen dentado.

Se ha registrado su distribución entre 1650-1700 m. Es endémica de Michoacán.

Heterosperma pinnatum. Hierba anual, erecta o a veces ascendente, hasta de 90 cm de alto, pero en ocasiones de no más de 3 cm; **tallos** estriados, hispídulos o glabros; **hojas** opuestas, simples, pinnadas, peciolos apenas alados de 0.5 a 1.5 cm de largo; láminas de hasta 6 cm de largo, divididas en segmentos que a su vez pueden estar también divididos, los segmentos muy angostos; ápice agudo.

Se distribuye del suroeste de Estados Unidos de América hasta Honduras y Bolivia. En México se ha registrado en 26 estados de la República Mexicana

(Villaseñor y Espinosa, 1998). Habita principalmente en lugares perturbados. Por regiones bioclimáticas se distribuye en pastizales, matorrales, bosques de juníperos y encinos (Rzedowski y Rzedowski, 2001). En la cuenca de México se distribuye hasta los 2700 m.

Jaegeria hirtia. Hierba anual, erecta o rastrera, hasta de 60 cm de alto, pero a veces menos de 1 cm; **tallo** estriado, más o menos, esparcidamente piloso; **hojas** sésiles o sub-sésiles con las bases connadas, generalmente lanceoladas a suborbicales, hasta de 8 cm de largo y 3.5 cm de ancho, por lo común estrechas hacia ambos extremos, enteras a crenadas en el margen, más o menos pilosas.

Es una planta exótica en México; se distribuye en más de diez estados (Villaseñor y Espinosa, 1998). Esta arvense comúnmente se encuentra en condiciones de disturbio en las zonas montañosas húmedas. Por zonas bioclimáticas se encuentra en bosques de coníferas, de encino, mesófilo de montaña y pastizales subalpinos, entre los 2500 y los 3150 m de altitud.

Sanvitalia procumbens. Hierba anual, rastrera o ascendente, llegando a formar matas de hasta 80 cm de diámetro; **tallos** generalmente ramificados, más o menos pubescentes; **hojas** opuestas, simples, sobre peciolo de 2 a 16 mm de largo, lámina lanceolada o anchamente ovalada, de 0.8 a 5 cm de largo, de 0.3 a 2.5 cm de ancho, ápice agudo u obtuso, margen entero, base cuneada, escábrida en ambas superficies, trivervadas.

Su área de distribución son las montañas de América tropical, de México hasta Chile (Rzedowski y Rzedowski, 2001). En México se encuentra en 19 estados (Villaseñor y Espinosa, 1998). Es una planta arvense o ruderal, también se encuentra en matorrales y pastizales, está asociada con especies de *Acacia*,

Mimosa y *Opuntia*. Por regiones bioclimáticas se distribuye en bosque de pino, encino, matorral xerófilo, selva baja caducifolia; su distribución altitudinal alcanza hasta los 2600 m en la cuenca de México y en el occidente del territorio nacional de los 1900 a los 2250 m (McVaugh, 1984).

Schkuhria pinnata. Hierba anual, erecta, ramificada por encima de la base, de hasta 75 cm de alto, pero generalmente alrededor de 30 cm; **tallo** cilíndrico o en ocasiones comprimido, estriado, más o menos pubérulo o glabro; **hojas** basales opuestas (frecuentemente faltan cuando la planta está desarrollada) y las superiores alternas, hasta de 4 cm de largo, pinnadas enteras o divididas en segmentos filiformes, o bien, indivisas y filiformes, los segmentos de hasta 1.5 cm de largo, con numerosas glándulas pequeñas, hundidas (Rzedowski y Rzedowski, 2001).

Se ha registrado en 20 estados de la República Mexicana (Villaseñor y Espinosa, 1998). Se encuentra en pastizales, matorrales xerófilos y zonas ruderales. En la cuenca de México se ha registrado hasta los 2700 m.

Stevia viscida. Hierba perenne, erecta, hasta de 1 m de alto, con la base rizomatosa y numerosas raíces delgadas; **tallo** por lo general sin ramificarse por debajo de las inflorescencias, tuberculado o piloso y a menudo también con pubescencia glandulosa; **hojas** alternas, por lo general numerosas, con frecuencia proliferando a manera de fascículos en las axilas de las hojas principales, lineares a oblanceoladas, de 2 a 8 cm de largo, de 2 a 18 mm de ancho, enteras a aserradas, estrechándose hacia la base, glabras o casi glabras en el haz, pubérulas o pilosas a glanduloso-pubescentes en el envés, con pequeñas gotas de exudado resinoso en ambas superficies, frecuentemente conduplicadas.

Su distribuye desde el sur de Arizona y de Texas hasta Guatemala. Su distribución altitudinal es de 2300 a 2700 m. Se encuentra en pastizales, bosques de encinos y de pino.

Symphotrichum expansum. Hierba perenne, de 70 a 150 cm de altura; tallos cortos con ramas frondosas; hojas lanceoladas, estrechas y estrechamente lanceoladas.

Se distribuye en los bordes de caminos, hábitats pantanosos.

Verbesina tetraptera. Hierba perenne, erecta, hasta de 1 m de alto; tallo por lo común simple, conspicuamente alado, escabroso o hispido; hojas generalmente opuestas, ovaladas, de 6 a 10 cm de largo, de 3 a 7 cm de ancho, agudas u obtusos en el ápice, por lo general toscamente aserradas o dentadas en el margen, abruptamente estrechas hacia una base pecioliforme ancha y decurrente en la base, escabrosas o hirsutas en ambas caras, triplernervadas (Rzedowski y Rzedowski, 2001). Se distribuye en el valle de México de Tepetzotlán a Ixtapaluca, Temamatla y Tlalpan. Altitud de 2400 a 2800 m. Matorrales, pastizales y bosque de encinos, a menudo en condiciones de disturbio. Conocida de San Luis Potosí y Jalisco a Oaxaca.

Zinnia peruviana. Hierba anual, erecta, hasta de 90 cm de alto; tallos estriados, finamente estrigosos a hirsutos; hojas sésiles, linear-lanceoladas a elípticas u ovaladas, de 1.5 cm a 7 cm de largo, de 0.5 a 3 cm de ancho, agudas a obtusas en el ápice, cuneadas a cordadas en la base, tuberculado-hispidas en ambas superficies.

Su área de distribución va desde el sur de Estados Unidos de América y las Antillas hasta Argentina. Se conoce de 25 estados de la República Mexicana

(Villaseñor y Espinosa, 1998). Es ruderal, pero también se encuentra en pastizales y matorrales. En la cuenca de México se han registrado hasta los 2500 m de altitud.

Caracterización de la epidermis

Las 16 especies analizadas presentaron estomas anomocíticos. Las paredes anticlinales de las células epidérmicas tienen distintas formas, las paredes rectas se presentan en ocho de las especies estudiadas (Figura 1A). También se observaron onduladas en forma de U en siete de ellas, como *Galinsoga parviflora* y V-onduladas exclusivamente en *Jaegeria hirta* (Figura 1B, C). En la cutícula de las células epidérmicas de tres especies se observaron estrías *Symphotrichum expansum* (Figura 1D, Cuadro 2). La superficie abaxial de cada una de las especies estudiadas se muestran en las figuras de los apéndices 1 y 2.

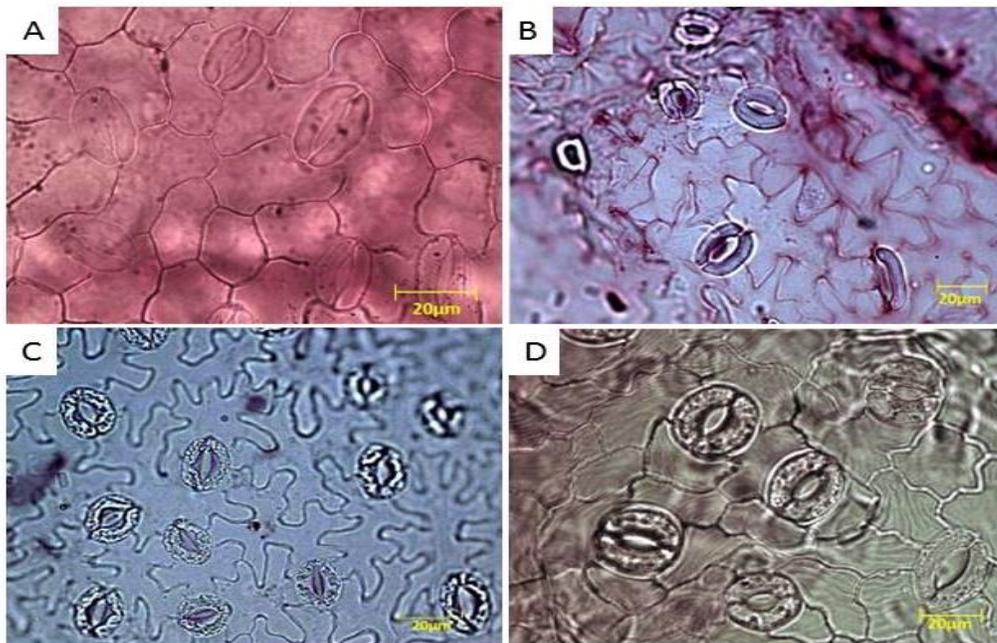


Figura 1. Epidermis de cuatro especies de compositae. **A.** *Florestina pedata*, paredes anticlinales rectas. **B.** *Jaegeria hirta*, paredes anticlinales en forma de "V". **C.** *Galinsoga parviflora*, anticlinales en forma de "U". **D.** *Symphotrichum expansum*, superficie epidérmica con estrías. Barra es 20 µm.

Densidad y longitud de la célula guarda

La evaluación realizada para la densidad estomática (e/mm^2) en las 16 especies de Asteraceae se sintetiza en la Cuadro 2. Se registró que la especie con mayor densidad estomática es *Erigeron karvinskianus* con $372/mm^2$ y la de menor densidad es *Stevia viscida* con $147/mm^2$ y los valores promedio tienen un rango de $180-301/mm^2$ (Cuadro 2).

Cuadro 2. Valores de la densidad y longitud de las células guarda, forma de la pared anticlinal, presencia de estrías e índice estomático. (1) forma de la pared anticlinal; (2) estrías; (3) longitud célula guarda (μm); (4) densidad de estomas (No/mm^2); (5) índice estomático.

Especie	1	2	3	4	5
<i>Ageratum corymbosum</i>	U ondulada	-	22.30±3.40	340±86	2.20
<i>Brickellia secundiflora</i>	U ondulada	-	36.13±3.67	149±62	7.34
<i>Dahlia coccinea</i>	U ondulada	-	27.19±2.45	257±40	2.41
<i>Dyssodia papposa</i>	Recta	-	22.76±2.04	110±26	1.49
<i>Erigeron karvinskianus</i>	Recta	-	22.66±2.11	373±52	1.67
<i>Florestina pedata</i>	Recta	-	31.90±2.41	180±40	4.05
<i>Galinsoga parviflora</i>	U ondulada	-	26.20±2.12	246±50	4.84
<i>Galinsoga triradiata</i>	U ondulada	-	20.60±1.79	323±85	2.49
<i>Heterosperma pinnatum</i>	U ondulada	+	31.09±3.01	158±44	2.01
<i>Jaegeria hirta</i>	V ondulada	-	20.62±1.63	154±70	1.81
<i>Sanvitalia procumbens</i>	Recta	-	25.20±1.50	205±32	5.11
<i>Schkuhria pinnata</i>	Recta	-	28.62±2.61	254±40	2.78
<i>Stevia viscida</i>	Recta	+	36.73±3.40	147±22	1.66
<i>Symphotrichum expansum</i>	Recta	+	28.93±3.20	205±83	2.31
<i>Verbesina tetraptera</i>	Recta	-	28.24±1.80	259±36	2.63
<i>Zinnia peruviana</i>	U ondulada	-	26.38±3.16	301±76	2.88

Stevia viscida presentó la mayor longitud en las células guarda con $36.74 \mu m$ y *Jaegeria hirta* la menor con $20.62 \mu m$ (Cuadro 2). Los valores promedio para la longitud de estas células se encuentra entre casi 23 y $29 \mu m$ (Cuadro 2). Se

registró una correlación negativa entre la densidad estomática y tamaño de las células guarda ($p < 0.05$).

Características estomáticas entre los individuos de especies de asteráceas de la REPSA y de otras localidades mexicanas

Las comparaciones de la *t* de *Student* entre los individuos de las especies de las REPSA y los individuos de la misma especie procedente de distintos estados de la República Mexicana mostraron que hay diferencias significativas (Cuadros 3, 4).

Cuadro 3. Densidad estomática promedio para especies de la REPSA y de otras localidades mexicanas. Con las letras “a” y “b”, se indica si existen diferencias significativas entre los sitios donde se recolectaron las muestras.

Especie	ID	Hgo.	Mich.	Qro,	S.L.P.	Tlax.	Ver.	REPSA
Altitud (m)		2240	2058- 2141	2129	2076	2894	1095- 1781	2275
<i>Brickellia secundiflora</i>	1710	148 ^a						313 ^b
<i>Dahlia coccinea</i>	1674						334 ^a	592 ^b
	1617				144 ^a			592 ^b
	1650		290 ^a					592 ^b
<i>Dyssodia papposa</i>	1697					109 ^a		348 ^b
<i>Florestina pedata</i>	1603			185 ^a				592 ^b
<i>Galinsoga parviflora</i>	1699					189 ^a		278 ^b
	1632		317 ^a					278 ^b
	1680						172 ^a	278 ^b
	1649		196 ^a					278 ^b
	1648		412 ^a					278 ^b
	1679						175 ^a	278 ^b
<i>Heterosperma pinnatum</i>	1652						158 ^a	209 ^b
<i>Jaegeria hirta</i>	1683						160 ^a	278 ^b
<i>Schkuhria pinnata</i>	1651						253 ^a	139 ^b
<i>Zinnia peruviana</i>	1662						294 ^a	278 ^b

Cuadro 4. Valores de la *t* de Student para las comparaciones entre individuos de la REPSA e individuos de otras localidades. En todos los casos $p < 0.0001$.

Espece	<i>t</i> (densidad)	<i>t</i> (longitud)
<i>Brickellia secundiflora</i>	30272.65	-28570.91
<i>Dahlia coccinea</i> (1617)	25173.98	-77555.26
<i>D. coccinea</i> (1650)	2990.53	-52281.13
<i>D. coccinea</i> (1674)	4448.65	-44670.11
<i>Dyssodia papposa</i>	5570.27	-41342.61
<i>Florestina pedata</i>	23942.58	-70430.48
<i>Galinsoga parviflora</i> (1632)	2142.08	6736.66
<i>G. parviflora</i> (1648)	1144.89	23128.78
<i>G. parviflora</i> (1679)	7769.67	-17975.34
<i>G. parviflora</i> (1680)	2489.35	-18436.98
<i>G. parviflora</i> (1649)	22123.79	-14338.94
<i>G. parviflora</i> (1699)	9198.94	-15509.82
<i>Heterosperma pinnatum</i>	10831.55	-8786.2
<i>Jaegaria hirta</i>	2159.52	-20417.24
<i>Schkuhria pinnata</i>	-16648.47	19760.46
<i>Zinnia peruviana</i>	102315.7	2638.61

En general, el número de estomas es siempre superior en la REPSA que en otras localidades, excepto en *Galinsoga parviflora* procedente de Michoacán, *Schkuhria pinnata* y *Zinnia peruviana* de Veracruz (Cuadro 3).

Para el caso de la longitud estomas las comparaciones de *t* de Student mostraron también diferencias significativas entre los individuos de las especies que crecen en la REPSA, con aquellos que se encuentran en distintas localidades de la República Mexicana (Cuadros 4, 5). Además, de manera general se registró una relación negativa entre el número de estomas y la longitud de las células guarda, excepto *Zinnia peruviana*, proveniente del estado de Veracruz (Cuadro 5).

Cuadro 5. Longitud promedio de las células oclusivas entre la REPSA y las distintas localidades de recolecta. Las letras minúsculas "a" y "b" indican si hay diferencia significativa o no entre los distintos sitios.

Especie	ID	Hgo.	Mich.	Qro.	S.L.P.	Tlax.	Ver.	REPSA
Altitud (m)		2240	2058- 2141	2129	2076	2894	1095- 1781	2275
<i>Brickellia secundiflora</i>	1710	36.13 ^a						18.57 ^b
<i>Dahlia coccinea</i>	1674						23.46 ^a	20.89 ^b
	1617				35.49 ^a			20.89 ^b
	1650		22.62 ^a					20.89 ^b
<i>Dyssodia papposa</i>	1697					23.80 ^a		20.58 ^b
<i>Florestina pedata</i>	1603			31.90 ^a				18.01 ^b
<i>Galinsoga parviflora</i>	1699					26.33 ^a		20.99 ^b
	1632		22.24 ^a					20.99 ^b
	1680						22.44 ^a	20.99 ^b
	1649		39.06 ^a					20.99 ^b
	1648		21.66 ^a					20.99 ^b
	1679						25.50 ^a	20.99 ^b
<i>Heterosperma pinnatum</i>	1652						31.09 ^a	24.84 ^b
<i>Jaegeria hirta</i>	1683						20.62 ^a	19.37 ^b
<i>Schkuhria pinnata</i>	1651						28.62 ^a	29.58 ^b
<i>Zinnia peruviana</i>	1662						27.91 ^a	22.00 ^b

Discusión

Los resultados de la t de Student para la densidad estomática y la longitud de las células guarda mostraron que las medias de las especies que se encuentran en la REPSA difieren de las que se recolectaron fuera de ésta. Diversos estudios han demostrado que Asteraceae es muy diversa y que tiende a adaptarse rápidamente a distintas condiciones ambientales (Domínguez et al., 1998; Jonas y Geber, 1999; Silva-Montellano y Eguiarte, 2003) y ésta podría ser una explicación general del porque las diferencias encontradas entre individuos recolectados en varias localidades de la República Mexicana.

Por otro lado, la concentración de CO₂ en el ambiente es una variable a considerar cuando se analizan la densidad estomática y la longitud de las células guarda (Woodward, 1987). Como se mencionó anteriormente se registró una densidad estomática menor en casi todos los individuos de las especies recolectados fuera de la RESPA; excepto para dos individuos de *Galinsoga parviflora* de Michoacán, y las especies *Schkuhria pinnata* y *Zinnia peruviana* (Cuadro 3). Los resultados obtenidos no apoyan los estudios realizados por otros autores como Salisbury (1927), Tichá (1982) y Woodward (1987), quienes registraron una relación negativa entre el aumento de la concentración de CO₂ y la densidad e índice estomático, excepto para los individuos mencionados, que tienen una mayor densidad estomática con respecto a los individuos de la REPSA (Cuadro 3). Dado que los individuos que crecen en la REPSA, se localizan en un área con altas concentraciones de CO₂, deberían tener una menor densidad estomática como lo reportaron Rivera et al. (2013) únicamente para cinco especies, pero no fue el caso para aquí estudiadas. Posiblemente la explicación de una mayor densidad deberá buscarse en otras variables.

Por otra parte, Rivera (2014), sugiere que posiblemente las variaciones en el tamaño del genoma están relacionadas con la densidad estomática y el tamaño de las células guardia, considerando que los coeficientes de correlación fueron significativos ($p > 0.0008$), negativos y positivos, respectivamente, para 16 especies de la REPSA. Varios estudios han registrado resultados similares para diversas familias de plantas (Beaulieu et al., 2008) o para la familia Asteraceae (Hodgson et al., 2010). Ésta podría ser la explicación para los resultados de este trabajo; sin embargo, no se desconoce el tamaño del genoma para los individuos

de las diferentes localidades de la República Mexicana y se podría sugerir que la poliploidia es superior en la REPSA (Soto-Trejo et al., 2011), así como en las poblaciones de Michoacán para *Galinsoga parviflora* y las de Veracruz para *Schkhria pinnata* y *Zinnia peruviana*.

Los resultados de este trabajo indican que la longitud de las células guarda siempre fueron superiores fuera de la REPSA. Esta relación se esperaba para *Brickellia secundiflora*, *Dahlia coccinea*, *Dyssodia papposa*, *Florestina pedata*, *Galinsoga parviflora* de los estados de Tlaxcala, Veracruz y Michoacán, *Heterosperma pinnatum* y *Jaegeria hirta*), ya que al tener una densidad estomática menor a las que se encuentran dentro de la REPSA se espera una longitud promedio de estomas mayor, como ya se ha señalado en otros estudios (Kundu y Tigerstedt, 1998; Rivera et al., 2013, 2017). Para *Galinsoga parviflora* del estado de Michoacán, *Schkuhria pinnata* y *Zinnia peruviana* de Veracruz, se registró una longitud promedio mayor a la de las mismas especies de la REPSA, este resultado no coincide con estudios previos (Aasamaa et al., 2001; Hetherington y Woodward, 2003), ya que las especies señaladas presentaron una densidad menor dentro de la REPSA, por tanto, se esperaba un tamaño promedio de estomas mayor.

Se desconoce cuál es contribución del tipo de ambiente donde se desarrollan las distintas especies para también ayudar a explicar la relación entre el tamaño del genoma y la longitud de las células guarda. Se ha registrado que por arriba de los 1000 m de altitud existe una relación positiva entre la altitud y la densidad estomática, también el gradiente latitudinal está asociado a la disminución parcial en la presión de CO₂ (Korner, 1999; Holland y Richardson,

2009), esto podría explicar por qué las especies de la REPSA presentaron una densidad estomática mayor en contraste con las de otras localidades que se encuentran a una menor altitud y no menor densidad como se planteaba en la justificación, ya que en ésta sólo se consideraba el CO₂ como variable independiente.

El ambiente en el que se desarrollan las plantas tiene una fuerte influencia sobre las características morfológicas y fisiológicas de éstas, y siendo la hoja un órgano más susceptible a las variaciones ambientales (Teklehaimanot, 1998; Ivancich, 2012); por ejemplo, las hojas que crecen en ambiente con poca luz, como es el caso del sotobosque donde la mayoría de las hojas tienen una lámina con una superficie mayor a la observada en otros hábitats, a estas hojas también se les ha relacionado con una longitud de estoma mayor (Hanson, 1917; Lichtenthaler, 1985; Kundu y Tigerstedt, 1998). Los ambientes áridos están relacionados con un tamaño de estoma menor y ambos con mayores densidades estomáticas (Hanson, 1917; Carpenter y Smith, 1975; Lichtenthaler, 1985). Como la REPSA se localiza en un ambiente xérico, se esperaría que no únicamente en Asteraceae, si no en todas las especies de plantas que se encuentran en ella, sus estomas registren menor tamaño y densidad.

Entre los distintos hábitats se detectaron diferencias significativas para la densidad estomática y el tamaño del estoma, resultados no congruentes con otros autores (Aasamaa et al., 2001; Hetherington y Woodward, 2003), quienes sugieren que las especies que se desarrollan en hábitats secos tienen una densidad estomática mayor y un tamaño de los estomas menor. En este estudio se observó que las especies procedentes de hábitats xéricos tienen en promedio una

densidad estomática baja ($167 \pm 18/\text{mm}^2$), pero el tamaño de sus estomas está en la media ($29.11 \pm 2.7 \mu\text{m}$) registrada para todas las especies estudiadas, por tanto, el tamaño de los estomas no es menor como se había sugerido. Este comportamiento puede deberse a los distintos factores específicos en él se desarrolla cada planta, tales como la altitud, latitud, precipitación, temperatura, condiciones edáficas, luz y concentraciones de CO_2 y O_2 atmosféricos (Paniagua-Ibáñez, 2005; Rivera, 2014). Posiblemente uno o más de estos factores ambientales afecten la densidad estomática y el tamaño de los estomas de las especies estudiadas.

Dahlia coccinea (1674) que se desarrolla en bosque mesófilo de montaña registró una densidad estomática de $144/\text{mm}^2$ y un tamaño $35 \mu\text{m}$ para los estomas), valores congruentes con lo registrado por Carpenter y Smith (1975) y Weyers y Meidner (1990), quienes sugieren que en hábitats con humedad disponible mayor y especies que se desarrollan bajo la sombra presentan densidades estomáticas menores y tamaño de estomas mayores, por lo que podríamos decir que esta especie crece en condiciones similares a las que describen estos autores.

Conclusiones

En el presente estudio no se comprobó la hipótesis planteada en la que se suponía que los estomas varían en razón de la concentración de CO_2 y el tamaño del genoma. Se esperaba que las especies de la REPSA presentaran una densidad estomática menor y longitud mayor. Sin embargo, las muestras que se

recolectaron en distintas localidades presentaron, en su mayoría, una relación inversa a las que se encuentran en la REPSA, por lo que se puede decir que los distintos factores ya mencionados afectan directamente la morfología de los estomas. Este estudio mostró que una misma especie (*Dahlia coccinea*, *Galinsoga parviflora*) puede presentar una amplia variación en la densidad estomática y en la longitud de las células guarda, por lo que estudios que evalúen la variación de estos dos parámetros en un mayor número de poblaciones son necesarios.

Literatura citada

- Aasamaa, K., Sõber, A. y Rahi, M. 2001. Leaf anatomical characteristics associated with shoot hydraulic conductance and stomatal sensitivity to changes of leaf water status in temperate deciduous trees. *Australian Journal of Plant Physiology* 28: 765–774.
- Adedeji, O. y Jewoola, O. A. 2008. Importance of leaf epidermal characters in the Asteraceae family. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca* 36: 7-16.
- Ainsworth, E. A. y Long, S. P. 2005. What have we learned from 15 years of free-air CO₂ enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO₂. *New Phytologist* 165: 351–372.
- Anssour, S., Krügel, T., Sharbel, T. F., Saluz, H. P., Bonaventure, G. y Baldwin, I. T. 2009. Phenotypic, genetic and genomic consequences of natural and synthetic polyploidization of *Nicotiana attenuata* and *Nicotiana obtusifolia*. *Annals of Botany* 103: 1207–1217.
- Assmann, S. M. y Shimazaki, K. I. 1999. The multisensory guard cell. Stomatal responses to blue light and abscisic acid. *Plant Physiologist* 119: 809-816.

- Beaulieu, J. M., Leitch, I. J., Patel, S., Pendharkar, A. y Knight, C. A. 2008. Genome size is a strong predictor of cell size and stomatal density in angiosperms. *New Phytologist* 179: 975–986.
- Bremer, K. 1994. *Asteraceae. Cladistics and classification*. Timber Press. Portland.
- Bloom, A. J., Chapin, F. S. y Mooney, H. A. 1985. Resource limitation in plants. An economic analogy. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 363-392.
- Cambi, V., Bucciarelli, A., Flemmer, A. y Hansen, P. 2006. Morfoanatomía de *Pluchea sagittalis* (Asteraceae), especie nativa de interés medicinal. *Acta Farmacéutica Bonaerense* 25: 43–49.
- Cañizares, A., Sanabria, M. A., Rodríguez, D. A. y Perozo, Y. 2003. Características de los estomas, índice y densidad estomática de las hojas de lima Tahití (*Citrus latifolia* Tanaka) injertada sobre ocho patrones cítricos. *Agrícola* 3: 59-64.
- Carpenter, S. B. y Smith, N. D. 1975. Stomatal distribution and size in southern Appalachian hardwoods. *Canadian Journal of Botany* 53: 1153-1156.
- Chaerle, L., Saibo, N. y Van der Straeten, D. 2005. Tuning the pores: towards engineering plants for improved water use efficiency. *Trends in Biotechnology* 23: 308–315.
- Clausen, J., Keck, D. D. y Hiesey, W. M. 1945. Experimental studies on the nature of species. II. Plant evolution through amphiploidy and autopolyploidy, with examples from the Madiinae. *Madroño* 8: 102-103.
- Comai, L. 2005. The advantages and disadvantages of being polyploid. *Nature Reviews Genetics* 6: 36–46.
- Cosgrove, D. J. y Hedrich, R. 1991. Stretch-activated chloride, potassium, and calcium channels coexisting in plasma membranes of guard cells of *Vicia faba* L. *Planta* 186:143-153.
- Covington, M. F. y Harmer, S. L. 2007. The circadian clock regulates auxin signaling and responses in *Arabidopsis*. *PLOS Biology* 5: 1773-1784.
- Delbon, M., Cosa, M. T., Dottori, N. y Stiefkens, L. 2007. Análisis comparativo de los caracteres epidérmicos en *Flourensia campestris* y *F. oolepis* (Asteraceae). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 42: 245–250.

- Desikan, R., Graffiths, R., Hancock, J. y Neill, S. 2002. A new role for an old enzyme: nitrate reductase-mediated nitric oxide generation is required for abscisic acid-induced stomatal closure in *Arabidopsis thaliana*. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99: 16314-16318.
- Dix, N. J. y Webster, J. 1995. *Fungal Ecology*. Chapman & Hall. Londres.
- Domínguez, C. A., Eguiarte, L. E., Núñez-Farfán, J. y Dirzo, R. 1998. Flower morphometry of *Rhizophora mangle* (Rhizophoraceae): geographical variation in Mexican populations. *American Journal of Botany* 85: 637-643.
- Doyle, J. A. 2008. Integrating molecular phylogenetic and paleobotanical evidence on origin of the flower. *International Journal of Plant Sciences* 169: 816–843.
- Duke, S. O. 1994. Commentary on glandular trichomes- a focal point of chemical and structural interactions. *International Journal of Plant Sciences* 155: 617-620.
- Ely, F. y Torres, F. 2003. Adaptaciones anatómico-estructurales foliares de *Chaetolepis lindeni* (Naud.) Triana a lo largo de un gradiente altitudinal en el Páramo del Parque Nacional Sierra Nevada de Mérida (Venezuela). *Plantula* 3: 101-115.
- Espinosa-García, F. J. y Sarukhán, J. 1997. *Manual de malezas del Valle de México*. Ediciones Científicas Universitarias UNAM., Fondo de Cultura Económica. México.
- Fahn, A. 1990). *Plant anatomy*. 4. ed. Pergamon Press, Nueva York.
- Fitter, A. y Hay, R. 2002. *Environmental physiology of plants*. Academic Press. Londres.
- Flores, V. E. M. 2013. *La planta: estructura y función*. Tecnológica de Costa Rica. San José.
- Francey, P. 1936. Etude de L'appareil stomatique chez les, dictoyledones dans Un but taxinomique. *Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles* 59:1-12.
- Freire S., Arambarri, A. M., Bayón, N., Sancho, G., Urtubey, E., Monti, C., Novoa, M. C. y Colares, M. N. 2005. Epidermal characteristics of toxic plants for

- cattle from the Salado river basin (Buenos Aires, Argentina). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 40: 241-281.
- Freire, S., Urtubey, E. y Guilliano, D. A. 2007. Epidermal characters of *Baccharis* (Asteraceae) species uses in traditional medicine. *Caldasia* 29: 23-38.
- Gil, S. P., Seisdedos, L., Reyna, M. E. y Cerana, M. M. 2012. Epidermis foliar de tres especies de asteráceas nativas de Argentina con potencial ornamental. *Phyton (B. Aires)* 81: 205-210.
- Grant, V. 1981. *Plant speciation*, 2nd ed. Columbia University Press, Nueva York.
- Hanson, H. C. 1917. Leaf structure as related to environment. *American Journal of Botany* 4: 533-560.
- Hetherington, A. M. 2001. Guard cell signalling. *Cell* 107: 711–714.
- Hetherington, A. M. y Woodward, F. I. 2003. The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature* 424: 901–908.
- Hodgson, J., Sharafi, G. M. y Jalili, A. 2010. Stomatal vs. genome size in angiosperms: the somatic tail wagging the genomic dog? *Annals of Botany* 105: 573–584.
- Holland, N. y Richardson, A. D. 2009. Stomatal length correlates with elevation of growth in four temperate species. *Journal of Sustainable Forestry* 28: 63-73.
- Israelsson, M., Siegel, R. S., Young, J., Hashimoto, Iba, M. y Schroeder, K. 2006. Guard cell ABA and CO₂ signaling network updates and Ca₂₊ sensor priming hypothesis. *Current Opinions in Plant Biology* 9: 654–663.
- Ivancich, H. S., Lencinas, M. V., Pastur, G. J. M., Esteban, R. M. S., Hernández, L. y Lindstrom, I. 2012. Foliar anatomical and morphological variation in *Nothofagus pumilio* seedlings under controlled irradiance and soil moisture levels. *Tree Physiology* 32: 554-564.
- Jerez, J. H. y Bernal, M. C. 2007. Estimación de CO₂ atmosférico de la Ciudad de Bogotá (Colombia), utilizando hojas de *Ginkgo biloba* L. (Ginkgoaceae). *Actual Biology* 29: 79-85.

- Jonas, C. y Geber, M. 1999. Variation among populations of *Clarkia unguiculata* (Onagraceae) along altitudinal and latitudinal gradients. *American Journal of Botany* 86: 333-343.
- Kelly, C. K. y Beerling, D. J. 1995. Plant life form, stomata density and taxonomic relatedness: a reanalysis of Salisbury (1927). *Functional Ecology* 9: 422-431.
- Koch, K., Bhushan, B. y Barthlott, W. 2009. Multifunctional surfaces structures of plants: An inspiration for biomimetics. *Progress in Materials Science* 54: 137-178.
- Körner, C. 1999. *Alpine plant life*. Springer-Verlag, Berlin
- Kundu, S. K. y Tigerstedt, P. M. A. 1998. Variation in net photosynthesis, stomatal characteristics, leaf area and whole-plant phytomass production among ten provenances of neem (*Azadirachta indica*). *Tree Physiology* 19:47-52.
- Kramer, P. J. y Boyer, J. S. 1995. *Water relations of plants and soils*. Academic Press. San Diego.
- Lapp, M., Jáuregui, D. y Ruiz-Zapata, T. 2004. Anatomía foliar de ocho especies venezolanas del género *Oyedaea* DC. (Asteraceae-Heliantheae). *Acta Botánica Venezuelica* 27: 1-16.
- Lausi, D. y Nimis, P. L. 1986 Leaf and canopy adaptations in a high-elevation desert on Tenerife, Canary Islands. *Vegetatio* 68: 19-31.
- Leitch, A. R., Soltis D. E., Soltis P. S., Leitch I. J. y Pires J. C. 2004. Biological relevance of polyploidy: Ecology to genomics. *Biological Journal of the Linnean Society* 82: 409–700.
- Levin, D. A. 2002. *The role of chromosomal change in plant evolution*. Oxford University Press, Nueva York.
- Lichtenthaler, H. K. 1985. Differences in morphology and chemical composition of leaves grown at different light intensities and qualities. En: N. R. Baker, W. J. Davies y C. K. Ong (eds.) *Control of leaf growth*. Cambridge University Press, Nueva York.
- Martínez-Cabrera, D., Terrazas, T y Ochoterena, H. 2007. Leaf architecture of Hamelieae (Rubiaceae). *Feddes Repertorium* 118: 286-310.

- Masterson, J. 1994. Stomata size in fossil plants: evidence for polyploidy in majority of angiosperms. *Science* 264: 421-424.
- McLellan, T. 2000. Geographic variation and plasticity of leaf shape and size in *Begonia dregei* and *B. homonyma* (Begoniaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 132: 79-95.
- McVaugh, R. 1984. *Flora Novo-Galiciana*. Vol. 12 Compositae. University of Michigan Press. Ann Harbor, Michigan.
- Metcalf, C. R. y Chalk, L. 1950. *Anatomy of dicotyledons*, Vols. I and II. Clarendon Press, Oxford.
- Metcalf, C. R. 1961. The anatomical approach to systematics: general introduction with special reference to recent work on monocotyledons. *Advances in Botanical Research* 1: 146-150.
- Metcalf, C. R. y Chalk, L. 1979. *Anatomy of the dicotyledons*, 2nd ed. Vol. I. Systematic anatomy of leaf and stem, with a brief history of the subject. Clarendon Press: Oxford.
- Müntzing, A. 1936. The evolutionary significance of autopolyploidy. *Hereditas*. 21: 263-378.
- Nabors, M. W. 2006. *Introducción a la botánica*. Pearson Educación. Madrid.
- Ortiz, B. E., Villaseñor, J. L. y Téllez, O. 1998. La familia Asteraceae en el estado de Nayarit (México). *Acta Botanica Mexicana* 44: 25-57.
- Otto, S. P. y Whitton, J. 2000. Polyploid incidence and evolution. *Annual Review of Genetics* 34: 401-437.
- Paniagua Ibáñez, M. 2010. Variación morfológica de *Cosmos bipinnatus* Cav. (Asteraceae) en el Eje Neovolcánico Transversal. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas. Facultad de ciencias. UNAM. México, D. F.
- Paniagua-Ibáñez, M. 2005. Caracteres epidérmicos de la lámina foliar de *Llavea coordifolia* Lag. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias. UNAM. México, D. F.
- Parés, J., Arisaleta, M., Sanabrias, M. E. y García, G. 2008. Efecto de los niveles de salinidad sobre la densidad estomática, índice estomático y el grosor foliar en plantas de *Carica papaya* L. *Acta Botánica Venezuelica* 31: 27-34.

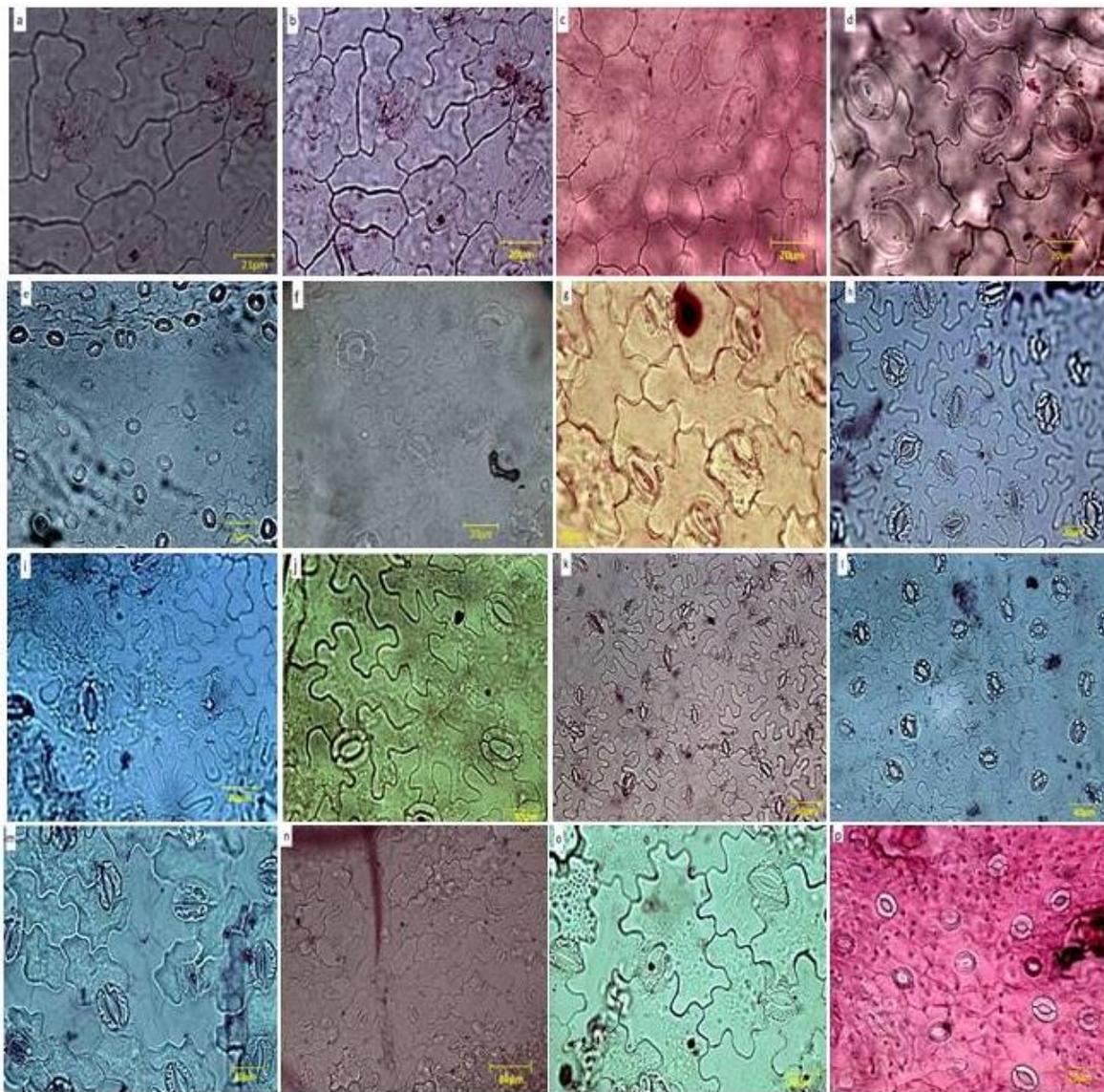
- Prabhakar, M. 2004. Structure, delimitation, nomenclature and classification of stomata. *Acta Botanica Sinica* 46: 242- 252.
- Redonda-Martínez, R., Villaseñor, J. L. y Terrazas, T. 2016. Trichome diversity in Vernonieae of Mexico II: subtribe Leiboldiinae (Asteraceae). *Journal of Torrey Botanical Society* 143: 298-310.
- Rico, G. V. y Palacios, R. M. 1996. Leaf area variation in *Rhizophora mangle* L. (Rhizophoraceae) along a latitudinal gradient in México. *Global Ecology and Biogeography* 5: 30-35.
- Rivera P., P. 2014. El aparato estomático de Asteraceae en la REPSA y su relación con la citología. Tesis de Maestría en Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- Rivera, P., Villaseñor, J. L. y Terrazas, T. 2013. El aparato estomático de Asteraceae y su relación con el aumento de CO₂ atmosférico en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 84: 499-508.
- Rivera, P., Terrazas, T. y Villaseñor, J. L. 2017. Meso- or xeromorphic? Foliar characters of Asteraceae in a xeric scrub of Mexico. *Botanical Studies* 58: 12 doi.org/ 10.1186/s40529-017-0166-x
- Rojas-Leal, A., Villaseñor, J. L. y Terrazas, T. 2017. Tricomas foliares en especies de la sección *Mulgediifolii* de *Senecio* (Asteraceae). *Acta Botanica Mexicana* 119: 69-78.
- Roth, I. Merida, T. y Lindroff, H. 1986. Morfología y anatomía foliar de plantas de la selva nublada de Rancho Grande. En: O. Juber (ed.). *La selva nublada de Rancho Grande. Parque Nacional "Henry Pittier". El ambiente físico, ecología general y anatomía vegetal.* Fondo editorial de Acta Científica Venezolana, Caracas.
- Roth, I. 1984. *Stratification of tropical forests as seen in leaf structure.* Junk Publishers, Hague.
- Rzedowski, G. C. y Rzedowski, J., 2001. *Flora fanerogámica del Valle de México.* 2a ed. Instituto de Ecología y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Pátzcuaro, Michoacán.

- Rzedowski, G. C. y Rzedowski, J. 2004. Manual de Malezas de la Región de Salvatierra, Guanajuato. En: Rzedowski, J. y G. Calderón R. (eds.). Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes. Fascículo complementario. Instituto de Ecología-Centro Regional del Bajío. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Pátzcuaro, Michoacán.
- Saar, D. E., Polans, N. O. y Sorsen, P. D. 2003. A phylogenetic analysis of the genus *Dahlia* (Asteraceae) based on internal and external transcribed spacer regions of nuclear ribosomal DNA. *Systematic Botany* 28: 627-639.
- Salisbury, E. J. 1927. On the causes and ecological significance of stomatal frequency, with special reference to the woodland flora. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 216: 1-65.
- Salisbury, F. T. 1968. Las Plantas vasculares: forma y función. Herrero Hermanos Sucesores. México, D. F.
- Sánchez, C., Fischer, G. y Sanjuanelo, D. W. 2013. Stomatal behavior in fruits and leaves of the purple passion fruit (*Passiflora edulis* Sims) and fruits and cladodes of the yellow pitaya [*Hylocereus megalanthus* (K. Schum. ex Vaupel) Ralf Bauer]. *Agronomía Colombiana* 31: 38-47.
- Schifino-Wittmann, M. T. 2004. Poliploidia e seu impacto na origem e evolução das plantas silvestres e cultivadas. *Revista Brasileira Agrociencia* 10: 151-157.
- Silva, M. A. y Eguiarte, L. 2003. Geographic patterns in the reproductive ecology of *Agave lechuguilla* (Agavaceae) in the Chihuahuan desert. I. Floral characteristics, visitors, and fecundity. *American Journal of Botany* 90: 377-387.
- Soltis, P. S., Soltis, D. E., Kim S., Chanderbali, A. y Buzgo, M. 2006. Expression of floral regulators in basal angiosperms and the origin and evolution of ABC-function. *Advances in Botanical Research* 44: 483–506.
- Soto-Trejo, F., Palomino, G. y Villaseñor, J. L. 2011. Números cromosómicos de Asteraceae de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA), México, Distrito Federal. *Revista Mexicana de la Biodiversidad* 82: 383-393.

- Stebbins G. L. 1971. Chromosomal evolution in higher plants. Addison-Wesley, Londres.
- Strasburger. 2004. Tratado de botánica. 35a. ed. Omega, Barcelona.
- Stocker, D., Qin, G., Plattner, M. M. B., Tignor, S. K., Allen, J., Boschung, A., Nauels, Y., Xia, V. y Midgley, P. M. 2013. The Physical science basis. working Group I. Contribution to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, Cambridge University Press, Cambridge, Nueva York.
- Taiz, L. y Zeiger, E. 2006. Plant physiology. 4a ed. Sinauer Associates, Sunderland.
- Teklehaimanot, Z., Lanek, J. y Tomlinson, H. F. 1998. Provenance variation in morphology and leaflet anatomy of *Parkia biglobosa* and its relation to drought tolerance. *Trees* 13: 96-102.
- Thomas, S. y Ickes, K. 1995. Ontogenetic changes in leaf size in Malaysian rain forest trees. *Biotropica* 27: 427–434.
- Tichá, I. 1982. Photosynthetic characteristics during ontogenesis of leaves sevens. Stomata density and sizes. *Photosynthetica* 16: 375–471.
- Turner, B. L. y Nesom, G. L. 1998. Biogeografía, diversidad y situación de peligro o amenaza de Asteraceae de México. En: T. P. Ramamoorthy, A. Lot y J. Fa (eds). *Diversidad biológica de México: Orígenes y distribución*. México, D. F. p. 545-561.
- Turner, B. L. 1963. Taxonomy of *Florestina* (Compositae-Helenieae). *Brittonia* 15: 27-46.
- Vesque, M. J. 1889. De l'emploi des caracteres anatomiques dans la classification des vegetaux. Details - *Bulletin de la Société botanique de France* 36: 41–76.
- Villaseñor, J. L. 1993. La familia Asteraceae en México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 44: 117-124.
- Villaseñor, J. L. 2003. Diversidad y distribución de las Magnoliophyta de México. *Interciencia* 28: 160-167.

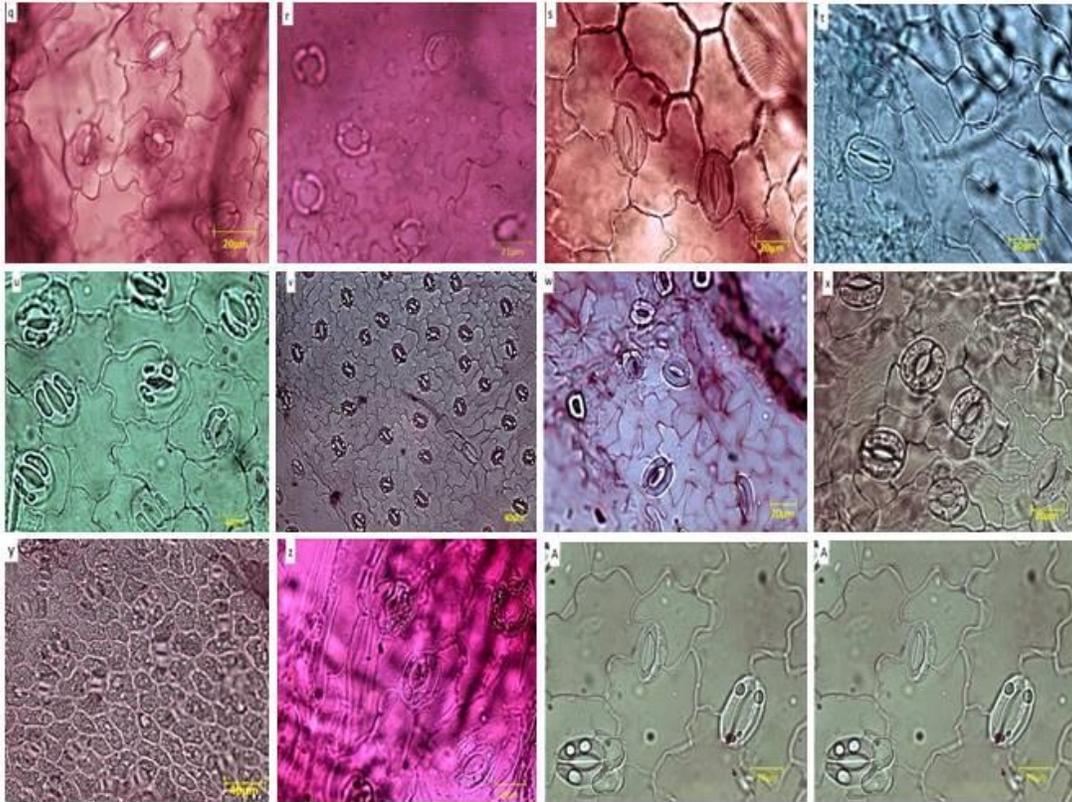
- Villaseñor, J. L. 2004. Los géneros de plantas vasculares de la flora de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 75: 105-135.
- Villaseñor, J. L. y Espinosa, F. J. 1998. Catálogo de malezas de México. Universidad Nacional Autónoma de México. Consejo Nacional Consultivo Fitosanitario. Fondo de Cultura Económica. México, D. F.
- Villaseñor, J. L. y Ortiz, E. 2007. La familia Asteraceae. Págs. 289-310. En: Luna, I., Morrone, J. J. y Espinosa, D. (eds.). Biodiversidad de la Faja Volcánica Transmexicana. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza e Instituto de Biología, Universidad nacional Autónoma de México y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D. F.
- Weyers, J. D. B., y H. Meidner. 1990. *Methods in stomatal research*. Longman Scientific and Technical, Londres.
- Wittmann, F. 2004. Poliploidia e seu impacto na origem e evolução das plantas silvestres e cultivadas. *Agrociência* 10: 151-157.
- Woodward, F. I. 1987. Stomatal numbers are sensitive to increases in CO₂ from pre-industrial levels. *Nature* 327: 617–618.
- Yáñez-Espinosa, L., Terrazas, T., López-Mata, L. y Valdez-Hernández, J. I. 2003. Leaf trait variation in three species through canopy strata in a semi-evergreen neotropical forest. *Canadian Journal of Botany* 81: 398-404.

Apéndice 1. Fotografías de la epidermis superficie abaxial de las 16 especies de Asteraceae estudiadas.



a-c) *Florestina pedata*; d-f) *Dahlia coccinea*; g-l) *Galinsoga perviflora*; m-o) *Sanvitalia procumbens*; p) *Zinnia peruviana*. Escala 20 μm .

Apéndice 2. Fotografías de la epidermis de las 16 especies de Asteraceae estudiadas.



q) *Zinnia peruviana*; r) *Ageratum corymbosum*; s) *Stevia viscida*; t) *Schkuhria pinnata*, u) *Heterosperma pinnatum*; v) *Erigeron karvickianus*, w) *Jaegeria hirta*; x) *Symphyotrichum expansum*; y) *Verbesina tetraptera*; z) *Dyssodia papposa*; A.A) *Briellia secundiflora* var. *secundiflora*. Escala 20 μ m.