

ANATOMÍA FOLIAR DE NUEVE ESPECIES DE *TAGETES* L. (TAGETEAE: ASTERACEAE) LEAF ANATOMY OF NINE SPECIES OF *TAGETES* L. (TAGETEAE: ASTERACEAE)

ERICK JESÚS ANAYA-GUTIÉRREZ¹, JORGE GUTIÉRREZ^{1*}, MIGUEL A. SERRATO-CRUZ²
Y MONSERRAT VÁZQUEZ-SÁNCHEZ³

¹ Área de Biología, Departamento de Preparatoria Agrícola, Universidad Autónoma Chapingo, Texcoco, México.

² Departamento de Fitotecnia, Universidad Autónoma Chapingo, Texcoco, México.

³ Posgrado en Botánica, Colegio de Postgraduados, Texcoco, México.

*Autor para correspondencia: jgutierrezg@chapingo.mx

Resumen

Antecedentes: *Tagetes* contiene cerca de 55 especies, su mayor centro de diversificación se encuentra en México con 35. Cerca del 10 % de las especies tienen importancia en el ámbito cultural y económico. A la fecha, se carece de estudios anatómicos en la mayoría de ellas.

Pregunta: ¿Existen caracteres anatómicos foliares de valor diagnóstico que permitan discriminar entre las nueve especies de *Tagetes* estudiadas?

Especies de estudio: *Tagetes lacera*, *T. lemmontii*, *T. linifolia*, *T. lucida*, *T. lunulata*, *T. micrantha*, *T. parryi*, *T. stenophylla*, *T. zypaquirensis*.

Sitio de estudio y fecha: Áreas de distribución natural en el Altiplano Mexicano, Faja Volcánica Transmexicana y Campo Experimental de Fitotecnia, Universidad Autónoma Chapingo, Texcoco, Estado de México, durante el 2017.

Métodos: Se recolectaron ejemplares botánicos. Sus hojas fueron fijadas y sometidas a técnicas convencionales de anatomía vegetal, se diáfanozaron e incluyeron en parafina para su observación y análisis.

Resultados: Las especies de *Tagetes* desarrollan hojas enteras y pinnatisectas, el patrón de venación secundaria fue eucamptódromo tornándose reticulódromo distalmente y broquidódromo simple y festoneado. La venación última marginal fue incompleta excepto de *T. lunulata*. Se observaron abundantes y diversos tricomas, mesofilo dorsiventral e isolateral, haces colaterales con vaina y canales en el mesofilo y en la vena media.

Conclusiones: La arquitectura y la anatomía foliar de las especies estudiadas revela caracteres comunes en Asteraceae. Sin embargo, en *Tagetes* el tipo de tricomas, mesofilo, tamaño de los canales y esclerénquima asociada a los haces vasculares son importantes.

Palabras clave: Canales, cutícula estriada, endemismo, Faja Volcánica Transmexicana, vena media.

Abstract

Background: *Tagetes* contains about 55 species, its largest center of diversification is in Mexico with 35. Nearly 10 % of the species have cultural and economic importance. To date, anatomical studies are lacking in most of its species.

Question: Are there foliar anatomical characters with diagnostic value that allow discriminating between the nine species of *Tagetes* studied?

Study species: *T. lacera*, *T. lemmontii*, *T. linifolia*, *T. lucida*, *T. lunulata*, *T. micrantha*, *T. parryi*, *T. stenophylla*, *T. zypaquirensis*.

Study site and date: Natural distribution areas in the Mexican Highlands, Trans-Mexican Volcanic Belt and the Genetics Experimental Field, Chapingo Autonomous University, Texcoco, State of Mexico, during 2017.

Methods: Botanical specimens were collected. Leaves were fixed and subjected to conventional anatomical techniques, as clearing and embedding in paraffin for their observation and analysis.

Results: *Tagetes* species develop entire and pinnatisect leaves, secondary venation pattern was eucamptodromous becoming reticulodromous distally and simple and brochidodromous. The marginal ultimate venation was incomplete except for *T. lunulata*. Abundant and diverse trichomes, dorsiventral and isolateral mesophyll, collateral vascular bundles with sheath, and ducts in mesophyll and midvein were observed.

Conclusions: The leaf architecture and anatomy of the studied species reveals common characters in Asteraceae. However, in *Tagetes* the type of trichomes, mesophyll, size of ducts, and sclerenchyma associated to vascular bundles are important.

Key words: Cuticle striated, endemism, middle vein, canals, Trans-Mexican Volcanic Belt.

Asteraceae es la familia más diversa de las angiospermas con una amplia distribución geográfica, presente en casi todos los hábitats del mundo, con predominancia en regiones tropicales y subtropicales (Liesenfeld *et al.* 2019). La amplia distribución de Asteraceae en diversos hábitats se atribuye a su capacidad de dispersión, variedad de estructuras secretoras y a la plasticidad genotípica y fenotípica, dando como resultado una gran diversidad de patrones morfo-anatómicos (Villaseñor 2018, Liesenfeld *et al.* 2019). En México la familia tiene aproximadamente 3,113 especies, incluidas en 26 tribus y 417 géneros (Villaseñor 2018).

Tagetes L. (Tageteae) es un género americano que incluye cerca de 50-55 especies, con distribución comprendida desde el suroeste de Estados Unidos hasta Argentina. El género está representado por plantas aromáticas, herbáceas anuales o perennes y subarbustos; con hojas opuestas en la base de la planta y alternas en la porción superior, simples, pinnadas o pinnatisectas. Diversos autores (Rzedowski 2001, Villarreal-Quintanilla 2003, Villarreal-Quintanilla & Villaseñor 2004, Villarreal-Quintanilla *et al.* 2008), describen a *Tagetes* con numerosas glándulas distribuidas en los nomofilos y en las brácteas de las cabezuelas. Presentan inflorescencias en forma de capítulos heterógamos, raramente homógamos, solitarios o agrupados en cimas. Flores marginales liguladas pistiladas, 0-21, flores del disco infundibuliformes a tubulosas perfectas, variables en número. Corolas amarillas, anaranjadas o blancas. México se considera el centro de diversificación de *Tagetes* con 25 a 35 especies, 15 de ellas endémicas (Díaz-Cedillo & Serrato-Cruz 2011, Villaseñor 2016).

Los pigmentos en las flores y los metabolitos secundarios sintetizados en los órganos vegetativos en la mayoría de las especies de *Tagetes* les han conferido importancia en la industria agrícola, alimenticia, cosmética y medicinal, entre otras. En este sentido las investigaciones sobre *Tagetes* se han dirigido principalmente a la caracterización de sus compuestos químicos debido a la actividad biológica sobre varios organismos patógenos (Tereschuk *et al.* 1997, Dharmagadda *et al.* 2005, Romagnoli *et al.* 2005, Céspedes *et al.* 2006, Pérez-Gutiérrez *et al.* 2006, Serrato-Cruz *et al.* 2008, Barajas-Pérez *et al.* 2011). Estudios etnobotánicos corroboran la importancia de al menos el 10 % de las especies de *Tagetes* en diferentes aspectos tradicionales de la cultura mexicana (García-Sánchez *et al.* 2012, Serrato-Cruz 2014, Pérez-Ortega *et al.* 2016).

Sin embargo, desde el punto de vista morfo-anatómico, el género ha sido poco estudiado. La anatomía foliar es considerada una importante fuente de evidencia taxonómica, que permite el reconocimiento y caracterización de las especies, estableciendo patrones en la identificación de los taxones (González *et al.* 2016). Hickey (1974) y Hickey & Wolfe (1975) señalan que los caracteres de la arquitectura foliar ayudan a esclarecer la taxonomía de las angiospermas. Al respecto existen diversos trabajos en angiospermas (Martínez 1984, Martínez-Millán & Cevallos-Ferriz 2005, Rodríguez-Rivera & Romero-Rangel 2007, Cervantes *et al.* 2009); para México, en Asteraceae son escasos (Rojas-Leal *et al.* 2014) y para *Tagetes* se resume en la inclusión de algunas especies en estudios comparativos sobre morfología y anatomía de la hoja (García-Sánchez *et al.* 2012, Martínez *et al.* 2013, Lizarraga *et al.* 2017, Rivera *et al.* 2019).

Estudios de anatomía foliar han comprobado su utilidad para aclarar la taxonomía de diversos grupos, especialmente en el nivel de especie (Oliveira *et al.* 2008, Gomes *et al.* 2009, Araújo *et al.* 2010, Gutiérrez *et al.* 2015). En Asteraceae, la anatomía foliar también ha contribuido a delimitar diferentes taxones (Lapp *et al.* 2004, Milan *et al.* 2006, Adedeji & Jewoola 2008, Bombo *et al.* 2012, Lapp *et al.* 2013, Rivera *et al.* 2017, 2019). En el caso particular de *Tagetes* se citan solo algunos estudios de anatomía de raíz, tallo y hojas para caracterizar sus especies con fines taxonómicos (Visintin & Bernadello 2005, García-Sánchez *et al.* 2012, Martínez *et al.* 2013, Lizarraga *et al.* 2017, Schiavinato & Bartoli 2018).

Dada la importancia biológica, económica y cultural de *Tagetes* en México, este estudio tiene el objetivo de contribuir al conocimiento del género, mediante la descripción de la arquitectura y anatomía foliar de ocho especies con distribución en México y una sudamericana, así como aportar caracteres de valor diagnóstico que contribuyan a la identificación de sus especies.

Material y métodos

Recolección. *T. lucida* Cav. y *T. lunulata* Ortega, fueron recolectadas en campo ([Apéndice 1](#)); *T. lacera* Brandegee, *T. lemmonii* A. Gray, *T. linifolia* Seaton, *T. micrantha* Cav., *T. parryi* A. Gray, *T. stenophylla* B. L. Rob. y *T. zypaquirensis* Bonpl. se obtuvieron del Campo Experimental de Fitotecnia, Universidad Autónoma Chapingo (UACH), donde se propagaron a partir de material recolectado en campo por semilla. Se seleccionaron seis hojas adultas de tres individuos por especie,

completamente expandidas correspondientes al quinto o sexto nudo contando desde el ápice del eje principal; posteriormente se fijaron en FAA (formaldehído, alcohol etílico, ácido acético y agua; 10:7:1:2; Ruzin 1999). Además, de forma paralela se prepararon ejemplares de referencia para ser depositados en el herbario JES ([Apéndice 1](#)).

Arquitectura. Tres hojas por especie, correspondientes a cada ejemplar, se sometieron a la técnica de diafanizado por inmersión en una solución de hidróxido de sodio (NaOH) al 5 % durante 24 h. Posteriormente, las hojas se lavaron con agua corriente, se colocaron en una solución de hipoclorito de sodio (NaClO) al 30 % hasta que se tornaron blanquecinas y se enjuagaron con agua corriente varias veces. Las hojas aclaradas, se deshidrataron en una serie de alcoholes (50, 70 y 96 %) y después se tiñeron con safranina O al 1 % durante 45 minutos. Se eliminó el exceso de colorante y el contenido de agua con lavados en alcohol al 96 y 100 %. Finalmente, se efectuó un cambio con xilol para ser montadas con resina sintética. Las descripciones de la arquitectura foliar se realizaron según Hickey (1974) y Ellis *et al.* (2009). El tipo estomático se definió de acuerdo con Dilcher (1974). Para la descripción de los tricomas se siguió la terminología propuesta por Rayamayya (1962).

Anatomía. De los individuos recolectados, se tomaron tres hojas por individuo. Para *T. lucida*, se disectó la parte media de la lámina obteniendo una muestra de 1 cm aproximadamente, respetando la vena media. Para las hojas pinnatisectas se tomó una muestra del segmento lateral y otro de la vena media de la hoja. Las muestras se deshidrataron en un procesador automático de tejidos Leica (TP1020) con alcohol etílico (50, 60, 70, 80, 90 y 100 %) y se incluyeron en paraplast con un punto de fusión de 56 °C. Una vez incluidas las láminas, se realizaron cortes transversales con un grosor de 12-14 µm en un micrótomo rotatorio Leica (RM2125RT). Las secciones fueron teñidas con safranina-verde rápido y se montaron con resina sintética. La descripción anatómica se realizó siguiendo la terminología de Esau (1976), en tanto que la forma del perfil de la vena media vista en corte transversal se adaptó de la propuesta de Radford *et al.* (1974) para figuras planas. Las observaciones se realizaron en un microscopio óptico Olympus BX50 y las fotografías se obtuvieron de un analizador de imágenes acoplado (cámara Olympus, analizador Proimage plus).

Resultados

Arquitectura foliar. Hojas pinnatisectas excepto en *T. lucida* que presenta hojas enteras. Los segmentos son de forma lanceolada, linear, elíptica y obovada; lanceolada a elíptica en *T. lacera*, *T. lemmonii*, *T. lucida* y *T. lunulata*; linear a elíptica en *T. linifolia* y *T. micrantha*; elíptica en *T. parryi* y *T. stenophylla*; y obovada o ligeramente oblonga en *T. zypaquirensis*; ápice agudo en la mayoría de las especies, agudo-atenuado en *T. lunulata*, agudo-acuminado en *T. micrantha* y *T. stenophylla* y emarginado en *T. zypaquirensis*; margen serrado en la mayoría de las especies, entero en *T. linifolia* y *T. micrantha* y lobado en *T. stenophylla*.

La venación primaria es del tipo pinnado de recorrido recto, ligeramente ondulada hacia el ápice en *T. lunulata* y *T. micrantha* ([Figura 1A](#), [Tabla 1](#)). Venación secundaria mayor eucamptódronoma tornándose reticulódroma distalmente en la mayoría de las especies ([Figura 1A](#)), broquidódroma simple en *T. linifolia* y *T. micrantha* ([Figura 1B](#)) y festoneada en *T. lucida* ([Figura 1C](#)). Venas secundarias basales de 6 a 8 en *T. lucida* ([Figura 1G](#)). La unión de las venas secundarias mayores con respecto a la vena media es del tipo decurrente, percurrente y excurrente ([Figura 1A-D](#), [Tabla 1](#)) con ángulo de divergencia de angosto a moderado ([Tabla 1](#)). El espacio entre las venas secundarias es irregular, excepto en *T. lacera*, *T. lemmonii*, *T. lucida*, *T. lunulata* y *T. zypaquirensis* ([Tabla 1](#)). El recorrido de las venas secundarias mayores es recto a ligeramente curvado, con ligeras ondulaciones en *T. lunulata* y *T. zypaquirensis*. Las venas secundarias menores se presentan semicaspedódromas, simples broquidódromas en *T. lucida* y ausentes en *T. linifolia* y *T. micrantha*; en *T. lunulata* forman una vena secundaria intramarginal ([Figura 1A](#)). Venas intersecundarias se encuentran presentes en la mayoría de las especies a excepción de *T. linifolia*, *T. lunulata* y *T. micrantha*. Las intersecundarias tienen una frecuencia menor a una por área intercostal y son paralelas a las secundarias mayores en su curso proximal ([Figura 1D](#)), hacia el curso distal, paralelas en *T. lacera*, *T. parryi* y *T. zypaquirensis*, ramificadas en *T. lemmonii* y *T. lucida* y, en ocasiones, basiflexas en la unión con la vena secundaria subyacente en *T. lemmonii* y *T. parryi* ([Figura 1D](#)).

Las venas terciarias intercostales y epimediales constituyen el menor orden de venación y forman las areolas. Estas venas son del tipo reticulado irregular, intercostales opuestas en *Tagetes linifolia* y *T. micrantha* y mixtas en *T. lucida* y *T. steno-*

phylla. Las areolas se encuentran moderadamente desarrolladas a bien desarrolladas o ausentes en *T. linifolia* y *T. micrantha*. Las vénulas son simples, curvadas o rectas; ramificadas una vez o bien ausentes (Figura 1H-I, Tabla 1). La venación última marginal es incompleta (Figura 1F) o ausente en *T. lunulata*.

Adicionalmente en los diafanizados se aprecian los canales distribuidos a lo largo de la lámina (Figura 1B), los próximos a la vena media generalmente de menor tamaño y redondeados a elipsoides hacia el margen y base de los dientes (Figura 1D), en *T. lucida* son numerosos (Figura 1E, G).

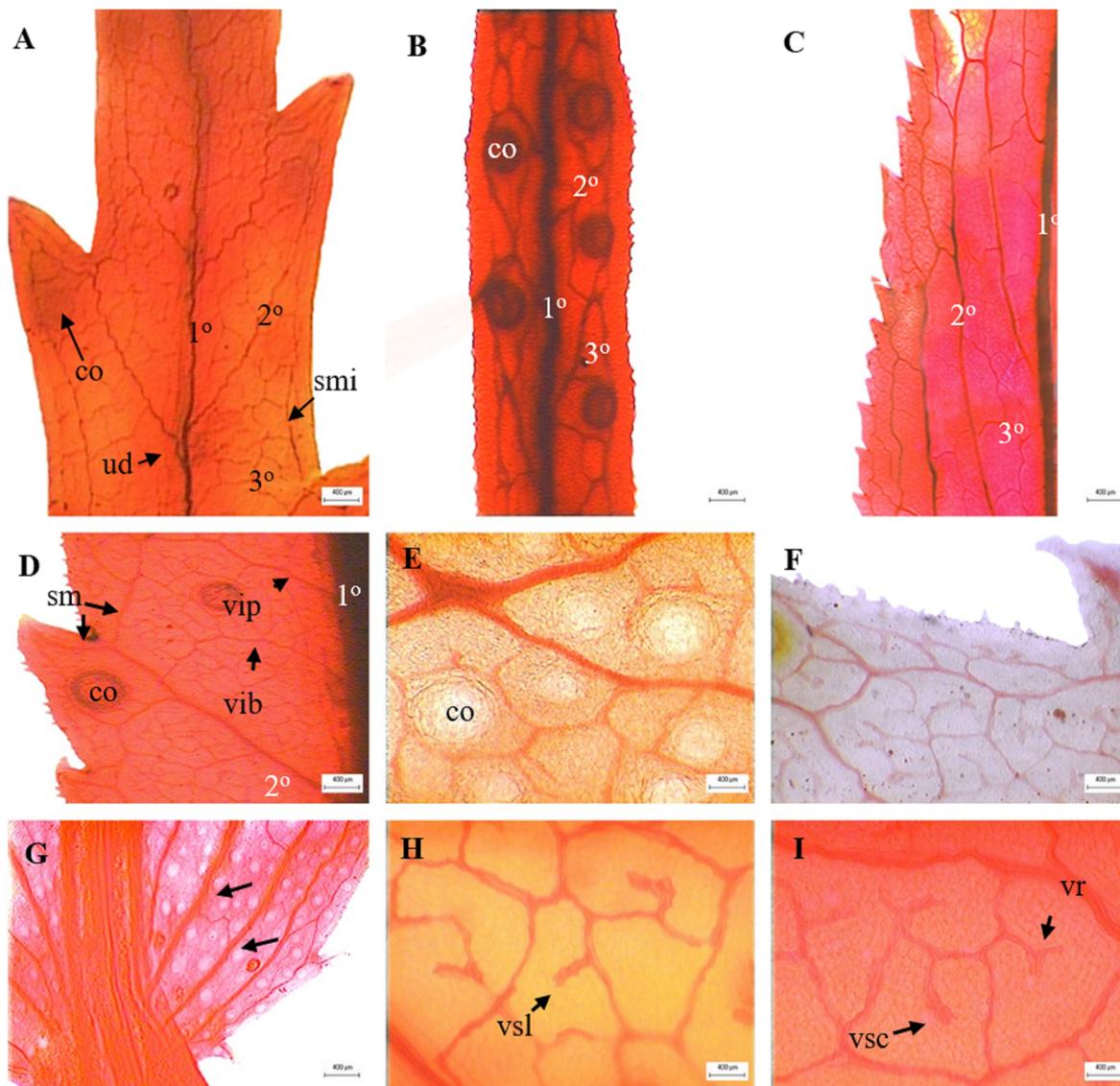


Figura 1. Arquitectura foliar en especies de *Tagetes*. A. Detalle de la venación eucamptodroma tornándose reticulodroma distalmente, *T. lunulata*. B. Detalle venación broquidromia simple, *T. linifolia*. C. Detalle venación broquidromia fesoneada, *T. lucida*. D. Venas intersecundarias, *T. lemmonii*. E. Detalle de canales, *T. lucida*. F. Venación última marginal, *T. lemmonii*. G. Venas secundarias basales (flechas), *T. lucida*. H-I. Vénulas y areolas, *T. lemmonii*. co = canal, sm = vena secundaria menor, s.mi = vena secundaria menor intramarginal, ud = unión decurrente, vr = vénula ramificada una vez, vib = vena intersecundaria de curso basiflexo, vip = vena intersecundaria de curso paralelo, vsc = vénula simple curvada, vsl = vénula simple lineal.

Tabla 1. Caracteres del patrón de venación de orden superior en nueve especies de *Tagetes*. An = angosto, Au = ausente, Bd = bien desarrollada, Bf = broquidódroma festoneada, Bs = broquidódroma simple, C = curvado, Co = curvado con ligeras ondulaciones, Cu = curvas, D = decurrente, Dpp = decreciendo hacia la parte proximal, E = excurrente, Ec = eucamptódronoma tornándose reticulódroma distalmente, Ir = irregular, Li = lineales, Md = moderadamente desarrollada, Mo = moderado Pr = pinnado de recorrido recto, Pro = pinnado de recorrido recto y ligeramente ondulado hacia el ápice, R = recto, Rc = Recto a ligeramente curvado, Reco = Recto a ligeramente curvado con ligeras ondulaciones, Re = regular.

Especie/cárcer	Curso de venación 1 ^a	Tipo de venación 2 ^a	Unión de venas 2º con respecto a la vena media	Ángulo de divergencia	Espacio	Recorrido	Areolas	Vénulas
<i>Tagetes lacera</i>	Pr	Ec	D	Mo	Re	Rc	Bd	Li, Cu
<i>T. lemmonii</i>	Pr	Ec	D, E	An	Re	Rc	Md	Li, Cu
<i>T. linifolia</i>	Pr	Bs	E	An	Ir	Rc	Au	Li
<i>T. lucida</i>	Pr	Bf	D, E	An	Dpp	R	Md	Li
<i>T. lunulata</i>	Pro	Ec	D	An	Re	Co	Bd	Li, Cu
<i>T. micrantha</i>	Pro	Bs	D, E	An	Ir	Rc	Au	Li
<i>T. parryi</i>	Pr	Ec	E	An, Mo	Ir	C	Md	Li, Cu
<i>T. stenophylla</i>	Pr	Ec	D	An	Ir	Rc	Bd	Li
<i>T. zypaquirensis</i>	Pr	Ec	D	Mo	Dpp	Reco	Md	Li

Epidermis. En vista superficial, ambas superficies son similares, la cutícula es estriada en todas las especies ([Figura 2D](#)). Las células de la epidermis presentan forma tetagonal, poligonal o ligeramente alargadas con excepción de *T. lemmonii*, *T. lucida* y *T. parryi*. Las paredes anticlinales son rectas a onduladas en S ([Figura 2C](#)) o U y ligeramente onduladas en *T. lemmonii* y *T. lucida* ([Figura 2B](#)). Las hojas se observan anfiestomáticas con estomas prevalentes de tipo anomocítico ([Figura 2A](#)); *T. lucida* y *T. micrantha* con estomas de tipo anomocítico y anisocítico ([Figura 2B](#)).

En ambas superficies epidérmicas se presentaron tricomas glandulares y eglandulares ([Apéndice 2](#), [Figura 3](#)). Ocho tipos diferentes son descritos, el tricoma glandular presentó tres variaciones, (1) capitado ([Figura 3A-B](#)), (2) uniseriado ([Figura 3C](#)) y (3) cónico ([Figura 3D](#)). El eglandular presentó cinco formas, (1) cónico ([Figura 3E-G](#)), (2) tubular ([Figura 3H](#)), (3) de ápice sagitado ([Figura 3I-J](#)) (4) subesferoide ([Figura 3K](#)) y (5) papila ([Figura 3L](#)). Los diferentes tipos de tricomas glandulares y eglandulares presentes en las especies de *Tagetes* se resumen en la [Tabla 2](#).

Anatomía. En corte transversal, la cutícula es estriada y la epidermis simple de células poliédricas rectangulares a cuadrangulares ([Figura 4A](#)). El mesofilo dorsiventral predomina en la mayoría de las especies analizadas ([Figura 4B](#)) y es isolateral en *Tagetes linifolia*, *T. lucida*, *T. micrantha* y *T. stenophylla* ([Figura 4C](#)). El parénquima en empalizada está constituido por un único estrato ([Figura 4D](#)) con excepción de *T. linifolia* y *T. lucida* que pueden presentar hasta dos estratos hacia la superficie adaxial ([Figura 4E](#)). El parénquima esponjoso presentó una variación de cuatro a siete estratos. En *T. linifolia*, *T. lucida* y *T. micrantha* se observó de dos a cuatro estratos; en contraste *T. lacera*, *T. lemmonii*, *T. lunulata*, *T. parryi* y *T. zypaquirensis* de cuatro a seis y *T. stenophylla* de seis a siete estratos. Canales de origen esquizógeno se presentan en las nueve especies ([Figura 4E-F](#)), hasta 18 canales en *T. lucida* ([Tabla 3](#)).

El sistema vascular está representado por numerosos haces colaterales dispuestos a lo largo del mesofilo ([Tabla 3](#)), cada haz está rodeado por una vaina de células parenquimáticas, con extensiones hacia ambas epidermis principalmente en los haces de mayor tamaño ([Figura 4C, E](#)).

Vena media. El perfil general de la vena media varía en sección transversal, presentó siete formas diferentes que se ilustran y sintetizan en la [Figura 5](#) y [Tabla 4](#), predomina la forma depreso obovada en *T. lacera*, *T. micrantha* y *T. parryi* ([Figura 5A, F-G](#)). Se observa cutícula estriada, similar a la descripta en la lámina ([Figura 6A](#)). Epidermis uniestratificada, con células poliédricas cuadrangulares a rectangulares. Uno a tres estratos de colénquima subepidérmico adaxial y abaxial, el tipo lagunar es el más frecuentemente ([Tabla 4](#)). El parénquima fundamental asociado al sistema vascular presenta numerosos

estratos de células clorofílicas isodiamétricas y un estrato de parénquima en empalizada en el segmento de lámina se asocia como pequeñas alas a la vena media ([Figuras 6C](#)).

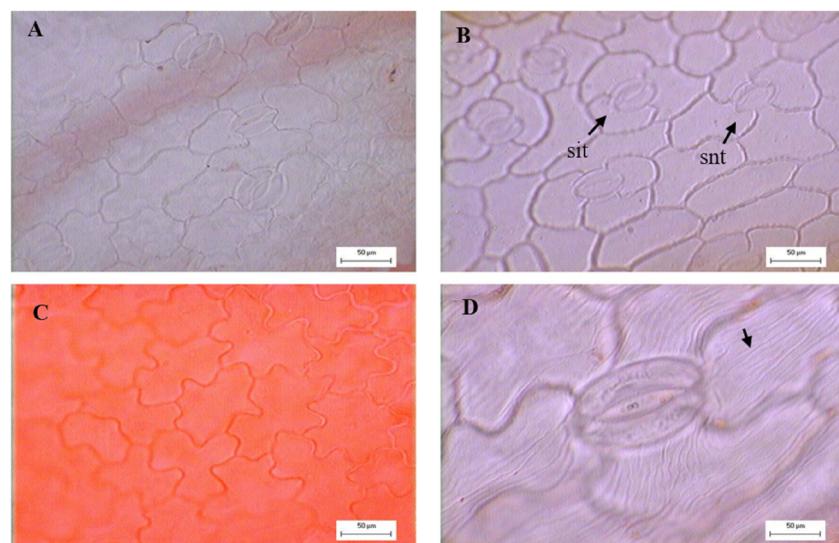


Figura 2. Vista superficial de la epidermis de *Tagetes*. A. Células epidérmicas y estomas anomocíticos, *T. stenophylla*. B. Estomas anisocíticos y anomocíticos, *T. lucida*. C. Células epidérmicas con paredes en forma de “S”, *T. zypaquirensis*. D. Cutícula estriada (fecha), *T. stenophylla*.

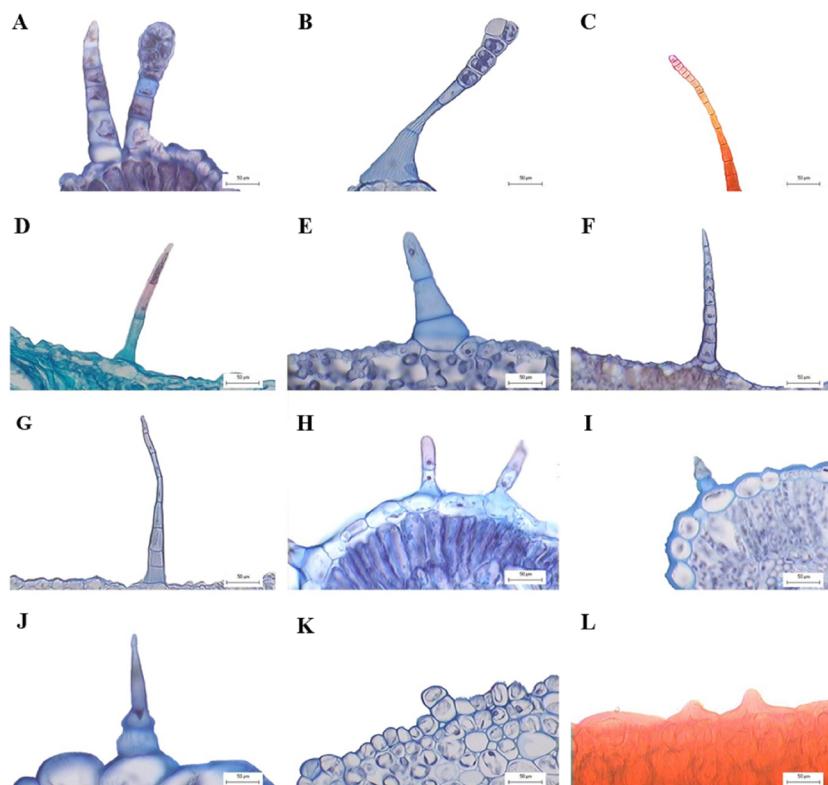


Figura 3. Tricomas en especies de *Tagetes*, secciones transversales. A-D. Tricomas glandulares. E-L. Tricomas eglandulares. A-B. Glandular capitado, *T. parryi*. C. Glandular uniseriado, *T. lacera*. D. Glandular cónico, *T. parryi*. E-G Tricoma cónico, *T. zypaquirensis* (E), *T. lacera* (F-G). H. Tricoma tubular, *T. lemmontii*. I-J. Tricoma de ápice sagitado, *T. lemmontii*. K. Tricoma subesferoide, *T. zypaquirensis*. L. Papila, *T. linifolia*.

Tabla 2. Tipos de tricomas glandulares y eglandulares presentes en nueve especies de *Tagetes*. As = ápice sagitado Au = ausente, Ca = capitado, Co = cónico, Es = esferoide, P = papila, Su = subesferoide, Tu = tubular, U = uniseriado.

Especie/ Carácter	Tipos de tricomas	
	Glandular	Eglandular
<i>Tagetes lacera</i>	Ca	Co, Tu
<i>T. lemmonii</i>	Au	As, Tu
<i>T. linifolia</i>	Au	P
<i>T. lucida</i>	Ca	As, Co
<i>T. lunulata</i>	Ca	Co, Tu
<i>T. micrantha</i>	Ca	Co, Es
<i>T. parryi</i>	Ca, Co, U	Co, Tu
<i>T. stenophylla</i>	Au	Tu, Es
<i>T. zypaquirensis</i>	Au	Co, Tu, Su

El sistema vascular está constituido por un número diverso de haces colaterales de tamaño variable con alternancia de haces mayores y menores (Tabla 4, Figura 5). Los vasos xilemáticos se disponen radialmente en forma de semicírculo abierto hacia epidermis adaxial, y numerosas fibras o células esclerosadas se agrupan en casquitos prominentes hacia el floema y xilema de los haces de mayor tamaño (Tabla 4, Figura 6B, D-E). *T. lucida* presenta casquitos de fibras (Figura 6D), en tanto *T. linifolia* destaca la presencia de refuerzos en células esclerosadas asociadas al xilema hacia la superficie adaxial. La mayoría de las especies presentan un canal de origen esquizógeno en el parénquima, excepto en *T. micrantha* y *T. stenophylla* que desarrollan hasta dos (Figura 5F); están ausentes en *T. zypaquirensis* (Figura 5I). En *T. lacera*, *T. lemmonii*, *T. parryi* y *T. zypaquirensis* son comunes canales en los extremos próximos al floema (Figura 6E-F).

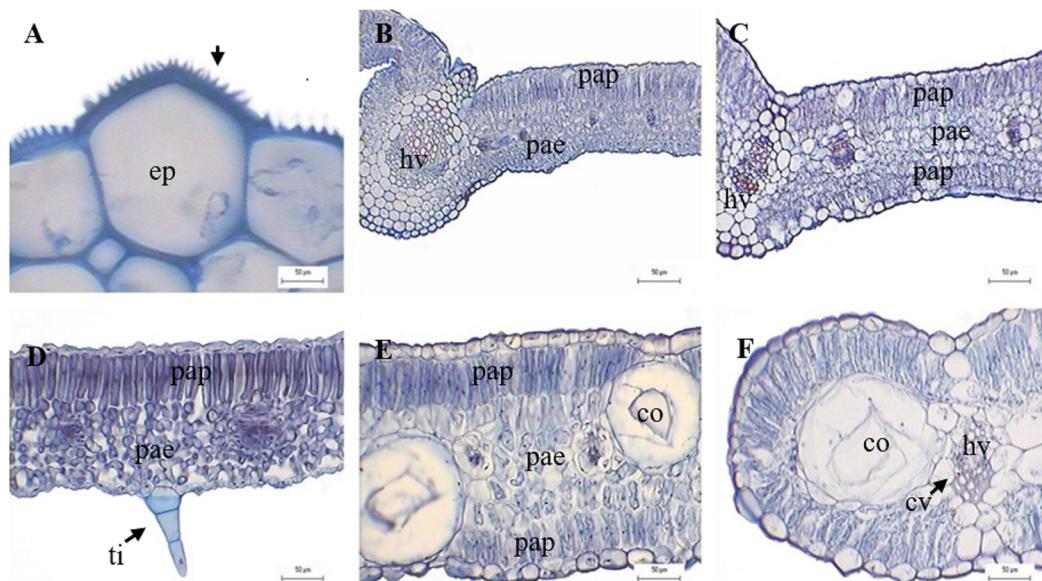


Figura 4. Anatomía de la lámina en especies de *Tagetes*, secciones transversales. A. Epidermis con cutícula estriada (flecha), *T. parryi*. B. Mesofilo dorsiventral, *T. lemmonii*. C. Mesofilo isolateral, *T. stenophylla*. D. Detalle del mesofilo dorsiventral, *T. zypaquirensis*. E. Detalle del mesofilo isolateral, con dos capas de parénquima en empalizada hacia superficie adaxial y dos canales, *T. lucida*. F. Haz vascular con extensión de la vaina y canal, *T. micrantha*. cv = células de la vaina, co = canal, ep = epidermis, hv = haz vascular, pap = parénquima en empalizada, pae = parénquima esponjoso, ti = tricoma.

Tabla 3. Carácteres anatómicos cuantitativos de lámina foliar en sección transversal de nueve especies de *Tagetes*.

Especie/carácter	Número de canales	Número de estratos de parénquima en empalizada	Número de estratos de parénquima esponjoso	Número de haces por extremo medio
<i>Tagetes lacera</i>	0-3	1	5-6	21-27
<i>T. lemmonii</i>	0-1	1	6-7	12-19
<i>T. linifolia</i>	0-1	1(2)	2-4	2-5
<i>T. lucida</i>	6-18	1(2)	3-4	14-21
<i>T. lunulata</i>	0-2	1	4-6	3-5
<i>T. micrantha</i>	0-2	1	1-3	0-2
<i>T. parryi</i>	1-2	1	6	12-17
<i>T. stenophylla</i>	0-3	1	5-7	4-7
<i>T. zypaquirensis</i>	0-3	1	5	9-20

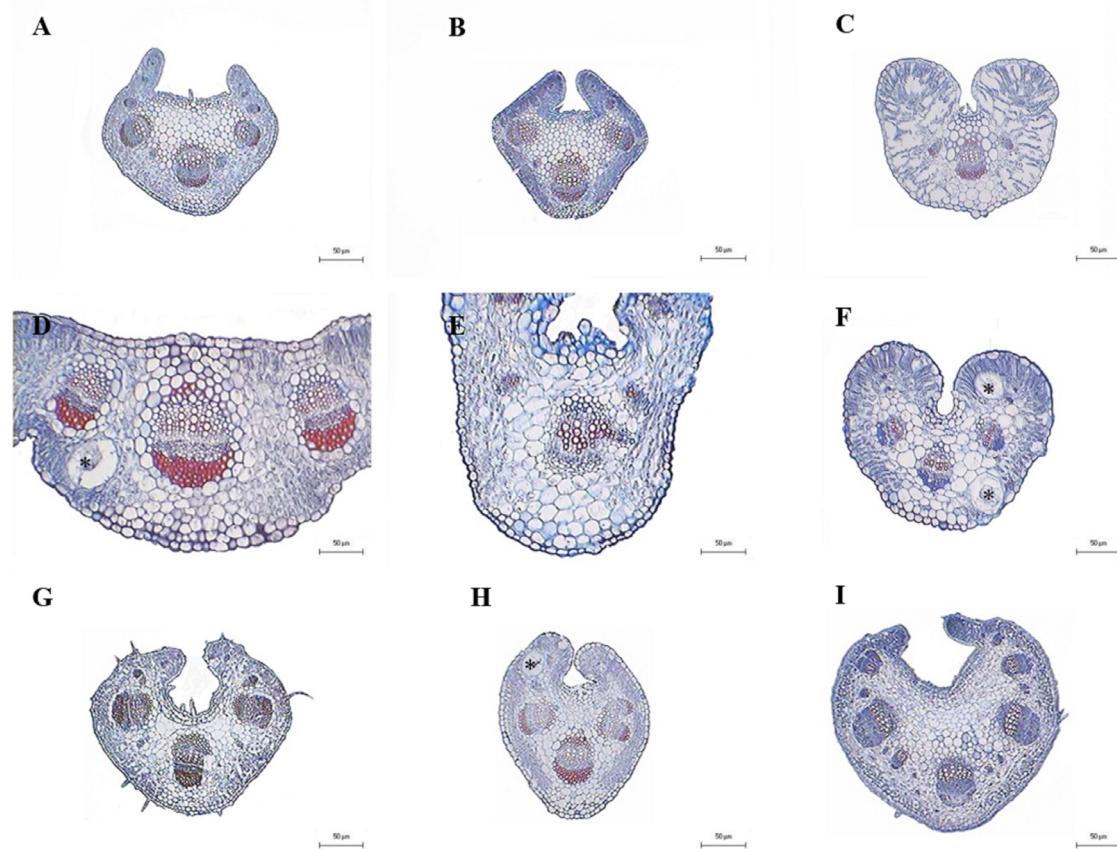
**Figura 5.** Forma de la vena media en especies de *Tagetes*, en sección transversales. A. Depresa obovada, *T. lacera*. B. Cuadrada rómbica, *T. lemmonii*. C. Cuadrada, *T. linifolia*. D. Transversalmente oblonga, *T. lucida*. E. Oblonga, *T. lunulata*. F. Depreso obovada, *T. micrantha*. G. Depreso obovada, *T. parryi*. H. Obovada *T. stenophylla*. I. Anchamente obovada, *T. zypaquirensis*. Asterisco = canal.

Tabla 4. Caracteres anatómicos de vena media en sección transversal de nueve especies de *Tagetes*.

Especie/cárcáter	Forma general	Número de canales en mesofilo	Canal asociado al floema	Número de estratos de células clorofílicas	Número de estratos de colénquima		Número de haces vasculares	Número de fibras	
					Adaxial	Abaxial		Adaxial	Abaxial
<i>T. lacera</i>	Depreso obovada	0-1	Presente	4-7	3-4	1-2	6-12	49-59	63-71
<i>T. lemmonii</i>	Cuadrado romboica	0-1	Presente	5-6	1	2-3	9-11	33-45	84-87
<i>T. linifolia</i>	Cuadrado	0-1	Ausente	2-5	1	2-3	5-6	31-38	19-25
<i>T. lucida</i>	Transversalmente oblonga	0-1	Ausente	3-4	1-2	1-2	3	50-76	21-35
<i>T. lunulata</i>	Oblonga	0-1	Ausente	4-5	2-3	1-2	7-8	12-17	0-2
<i>T. micrantha</i>	Depreso obovada	0-2	Ausente	2-5	1	1	2-7	14-24	3-7
<i>T. parryi</i>	Depreso obovada	0-1	Presente	4	2	2	3-7	47-78	55-68
<i>T. stenophylla</i>	Obovada	0-2	Ausente	3-7	3-4	1-2	6-9	43-56	76-85
<i>T. zypaquirensis</i>	Muy anchamente obovada.	0	Presente	5-6	3-4	3-4	6-14	34-49	51-89

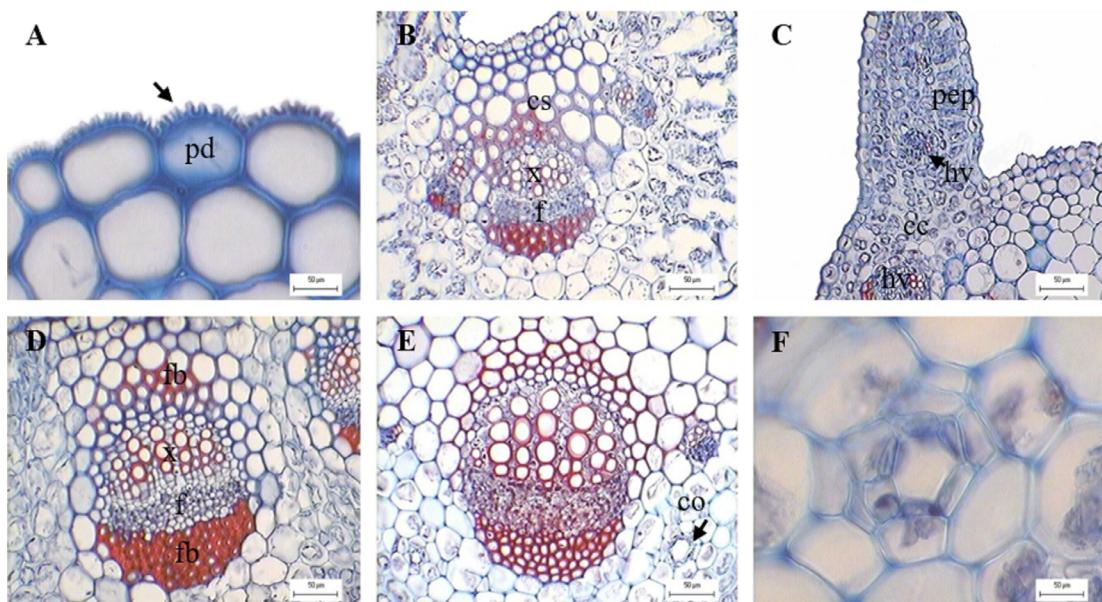


Figura 6. Anatomía de la vena media en especies de *Tagetes*, cortes transversales. A. Cutícula estriada (flecha), *T. lacera*. B. Células esclerosadas, *T. linifolia*. C. Lámina asociada a la vena media, *T. lacera*. D. Haz vascular con fibras, *T. lucida*. E. Haz vascular con un casquete de fibras hacia floema y en menor número hacia el xilema, *T. lacera*. F. Canal, *T. lacera*. cc = células clorofílicas, co = canal, es = células esclerosadas, f = floema, fb = fibras, hv = haz vascular, pep = parénquima en empalizada, pd = epidermis, x = xilema.

Discusión

Arquitectura. El tipo de hoja pinnatisecta fue común para la mayoría de las especies con excepción de *T. lucida*. Diversos autores, Rzedowski (2001), Villarreal-Quintanilla (2003), Villarreal-Quintanilla & Villaseñor (2004) y Serrato-Cruz (2014) hacen referencia al tipo de hoja compuesta (pinnado) para algunas de las especies estudiadas. Sin embargo, en este estudio se corrobora una reducción de la lámina cercana a la vena media ([Figura 5](#)) sin formar segmentos independientes, por esta razón es correcto referirse a hojas de tipo pinnatisecto como lo señalan García-Sánchez *et al.* (2012) para *T. lucida*, *T. lunulata* y *T. micrantha* y Rojas-leal *et al.* (2014) para especies de la tribu Senecioneae. La forma lanceolada a elíptica de los segmentos destaca entre la mayoría de las especies y al parecer es la forma que domina en el género. En Asteraceae es común el margen dentado (Bailey & Sinnott 1916, Rojas-Leal *et al.* 2014, Rivera *et al.* 2019); este carácter se presenta en la mayoría de las especies. Sin embargo, se observó la presencia de márgenes enteros en *T. linifolia* y *T. micrantha*, en tanto *T. stenophylla* presentó márgenes lobados.

Los órdenes de venación mostraron diferencias en las venas secundarias y categorías superiores. La venación primaria fue del tipo pinnado, carácter reportado por Rivera *et al.* (2019) para especies de Tageteae; *T. lunulata* y *T. micrantha* difieren del resto de las especies en el recorrido de la vena media hacia el ápice, por la presencia de ondulaciones. Los patrones de venación secundaria se disponen en tres diferentes tipos, este carácter podría contribuir a la sistemática del grupo. El tipo de venación eucamptódromo fue la más frecuente y se ha reportado para *T. minuta* y *T. terniflora* (Lizarraga *et al.* 2017). Martínez *et al.* (2013) describieron la venación de *T. lucida* como reticulódroma y Garrido *et al.* (2013) como reticulada del tipo craspedódroma. Sin embargo, en nuestras observaciones *Tagetes lucida* se describe como broquidódroma festoneada ([Figura 1C](#)). Las venas secundarias basales permitieron reconocer a *T. lucida*, mientras que la vena intramarginal sólo se apreció en *T. lunulata*. La presencia o ausencia de venas intersecundarias podrían ser un carácter importante en la sistemática del género, particularmente entre *T. linifolia*, *T. lunulata* y *T. micrantha*. De igual manera resulta interesante el grado de desarrollo de las areolas, mismo que fue variable. Presentándose areolas moderadamente desarrolladas y bien desarrolladas, excepto en *T. linifolia* y *T. micrantha* en las cuales no se forman areolas.

Anatomía. La descripción anatómica foliar para las especies de *Tagetes* abordadas en este trabajo coincide con lo reportado en la familia Asteraceae. Por ejemplo, epidermis uniestratificada, estomas anomocíticos, tricomas glandulares y eglandulares, mesofilo dorsiventral, haces vasculares colaterales y otras estructuras secretoras (Metcalfe & Chalk 1950).

Al comparar entre sí la anatomía foliar en las especies de *Tagetes*, se observaron variaciones en algunos de los atributos que contribuyen a diferenciarlas como entidades taxonómicas, confiriéndoles el valor de caracteres diagnósticos.

La epidermis aporta información importante desde el punto de vista taxonómico y en esta destacan las ornamentaciones cuticulares, tipos de tricomas, tipos de estomas y su ubicación en la hoja (Fahn 1985, Adedeji 2004, Adedeji & Illoh 2004, Delbón *et al.* 2007, Adedeji & Jewoola 2008, Lapp *et al.* 2015). La presencia o ausencia de estriaciones cuticulares han sido utilizadas para aclarar la taxonomía entre especies y géneros en la familia Asteraceae (Adedeji & Jewoola 2008). Los taxones estudiados de *Tagetes* presentaron cutícula estriada. Sin embargo, las estriaciones son visiblemente heterogéneas entre las especies, en este sentido resultaría interesante evaluar la ultraestructura de la cutícula con microscopía electrónica de barrido. Lizarraga *et al.* (2017) reportaron para *T. terniflora* y *T. minuta* la presencia de cutícula estriada, mientras que López *et al.* (2008) indicaron que la cutícula estriada solo se presenta en la epidermis que cubre a la cavidad secretora en ambas superficies de la hoja y la cutícula lisa en el resto de la lámina de *T. minuta*, dicha diferencia en la distribución de las estriaciones no se observó en las especies estudiadas. Fahn & Cutler (1992), Lapp *et al.* (2013) y Rivera *et al.* (2019) señalan que la ornamentación cuticular puede ser catalogada como un rasgo xeromórfico, al interpretarse como un mecanismo contra la alta radiación solar y Rivera *et al.* (2017) señalan que las estriaciones cuticulares pueden ser útiles en la separación entre especies.

Los tricomas han sido relevantes en la taxonomía de diversas especies de Asteraceae (Lapp *et al.* 2004, Adedeji & Jewoola 2008, Redonda-Martínez *et al.* 2012, Rojas-Leal *et al.* 2017). En los taxones analizados de *Tagetes*, se describen diferentes tipos de tricomas que revelan la variación entre las especies. *T. parryi* presentó contenidos con tintes oscuros en las células del tricoma, al parecer esta coloración hace referencia a compuestos bioactivos, entre estos, lípidos, compuestos fenólicos, proteínas, alcaloides, mucílagos y pectinas, características de células apicales del tricoma o presentes a lo largo

del mismo como lo señala Rikisahedew (2018). En este sentido resulta interesante efectuar estudios de histoquímica para conocer más sobre los compuestos bioactivos en los tricos de *Tagetes* y evaluar su potencial biológico. La presencia de tricos biseriado y uniseriado próximos a las venas principales de las hojas en las especies de *Tagetes* es un carácter que ya ha sido reportado por Lizarraga *et al.* (2017) para *T. minuta* y *T. terniflora*. Sin embargo, Martínez *et al.* (2013) no los describen para *T. lucida* ni García-Sánchez *et al.* (2012) para *T. lucida*, *T. lunulata* y *T. micrantha*. *T. parryi* al parecer es una especie que permite diferenciarse por desarrollar conjuntamente tricos eglandulares y glandulares y de estos últimos las variaciones aquí descritas. La presencia de estos caracteres sugiere que la especie se ha diferenciado considerablemente al ser un taxón endémico y con distribución restringida.

Respecto a la ubicación de las estomas en la lámina foliar, se ha reportado su valor diagnóstico para algunas especies de Asteraceae (Lapp *et al.* 2004, 2013). Sin embargo, para los taxones aquí estudiados la distribución no mostró variación. La presencia de estomas anomocíticos es característico en Asteraceae como lo señala Metcalfe & Chalk (1979). En *T. lucida* y *T. micrantha* además de estomas anomocíticos se desarrollan estomas del tipo anisocítico. Ambos tipos de estomas son reportados por Rivera *et al.* (2019) para algunas especies de Tageteae. La presencia de hojas anfiestomáticas en *Tagetes* al parecer tienen un significado adaptativo xeromórfico como lo señalan Liesenfeld *et al.* (2019) dicha característica favorece la circulación de CO₂, optimizando así el intercambio de gases en un periodo corto de tiempo, evitando la pérdida de agua por transpiración y aumentando la tasa fotosintética.

La presencia de hojas dorsiventrales en las especies analizadas ya había sido reportada para dos especies de *Tagetes* (Lizarraga *et al.* (2017). En general esta condición es común en la familia Asteraceae (Solereder 1908, Metcalfe & Chalk 1950). Nuestras observaciones muestran que *T. linifolia*, *T. lucida*, *T. micrantha* y *T. stenophylla* desarrollan hojas isolaterales, característica que también se relaciona con adaptaciones xeromórficas (Pyykkö 1966). La presencia de hojas isolaterales contrasta con lo reportado por García-Sánchez *et al.* (2012) quienes señalan que *T. lucida* y *T. micrantha* presentan hojas dorsiventrales. Las variaciones respecto a la distribución del parénquima en empalizada se interpretan como una adaptación estructural relacionada a las condiciones de radiación solar, una vez que esta influye en el desarrollo del parénquima en empalizada (Rôças *et al.* 2001, Guarnaschelli 2009, Jáuregui *et al.* 2012). Al parecer la estructura de la hoja puede verse modificada dadas ciertas condiciones ambientales como ocurre en *Lippia turbinata*, especie que adquiere una estructura dorsiventral en sus hojas jóvenes bajo ambientes mesofíticos y una estructura isolateral en condiciones xerófitas (Andersen *et al.* 2006). En este sentido la formación de dos estratos de parénquima en la cara adaxial en *T. linifolia* y *T. lucida* podría relacionarse con las condiciones de luz, falta de compuestos nitrogenados y retraso en el flujo de agua debido a la deficiencia hídrica como lo sugieren Shields (1950) y García-Sánchez *et al.* (2012). Por otro lado, las características del parénquima aquí descrito revelan la plasticidad fenotípica de las especies para adaptarse a diferentes ambientes como lo señala Rossatto & Kolb (2010), futuros estudios con un muestreo más amplio permitirán confirmar esta aseveración.

Algunos caracteres presentes en la vena media son interesantes taxonómicamente, entre estos, destacan la forma en sección transversal, la distribución de los haces vasculares y la presencia de esclerénquima en forma de casquetes de fibras o como células esclerificadas acompañando al floema y xilema (Lapp *et al.* 2013, Delbón *et al.* 2012, Lapp *et al.* 2015). García-Sánchez *et al.* (2012) observaron que las diferencias más significativas en tres especies de *Tagetes* se localizan en la vena media. En las especies aquí analizadas, la forma de la vena media en sección transversal fue heterogénea. La presencia de numerosos haces vasculares en la vena media es común en las especies evaluadas como ocurre en varios miembros de Asteraceae (Metcalfe & Chalk 1979), esta característica con seguridad se relaciona con la eficiencia para conducir nutrientes en la hoja y para generar mayor resistencia mecánica de este órgano. Los tamaños de los haces vasculares fueron heterogéneos como lo señaló Delbón *et al.* (2007), los haces de mayor tamaño se disponen principalmente en el centro de la vena, mientras que los pequeños se presentan hacia las extensiones foliares o alternándose como ocurre en *T. lacera*, *T. lemmonii*, *T. parryi* y *T. zypaquirensis*. La alternancia de haces pequeños con los mayores y centrales en la vena media podría considerarse como un rasgo característico de estas especies. Es común que los haces se distribuyan en forma de arco con excepción de *T. lucida* donde los haces se encuentran alineados de forma ligeramente paralela a la superficie epidérmica, aspecto que se relaciona con la forma del perfil de la vena media.

La presencia de vaina parenquimática es un rasgo común en la lámina de todas las especies estudiadas. *T. lucida* fue la única especie que presentó una vaina de esclerénquima en el haz de la vena media. Como lo mencionan García-Sánchez

et al. (2012) y Martínez *et al.* (2013), la vaina lignificada es interpretada como una característica adaptativa al proporcionar una protección eficaz contra la alta radiación solar y la sequía fisiológica (Ferraro & Scremen-Dias 2018). Las vainas vasculares participan en diversas funciones metabólicas, de protección contra daños por condiciones de sequía y fuertes vientos (Lapp *et al.* 2013).

Por otra parte, *T. linifolia* se diferenció por la presencia de células esclerosadas próximas al xilema en la vena media, la presencia de este tejido sugiere la función de protección y soporte (Liesenfeld *et al.* 2019). En todas las especies es común la ocurrencia de más de dos estratos de células clorofílicas y el colénquima subepidérmico de tipo lagunar presente en seis de las nueve especies evaluadas, cuya función se relaciona con el soporte y flexibilidad (Liesenfeld *et al.* 2019).

Según Castro *et al.* (1997), en Asteraceae se han reconocido ocho tipos diferentes de estructuras secretoras. En las especies aquí evaluadas se reconocen los canales y los tricomas glandulares. Los canales se distinguen por tener diámetro de diferente tamaño. Los dispuestos hacia la superficie abaxial y próximos al floema en los haces de mayor tamaño de la vena media son más pequeños que los ubicados en la lámina. Esta disposición es similar a lo reportado para *T. patulata* (Poli *et al.* 1995), *T. terniflora* y *T. minuta* (Lizarraga *et al.* 2017), en algunas investigaciones se sugiere que la cercanía de los canales al floema ayuda en el flujo de nutrientes (Inceer & Ozcan 2011, Bartoli *et al.* 2011). Los canales de mayor tamaño en el mesofilo en varios estudios morfológicos se denominan “glándulas oleíferas” (Rzedowski 2001, Villarreal-Quintanilla 2003, Villarreal-Quintanilla & Villaseñor 2004, Villarreal-Quintanilla *et al.* 2008); sin embargo, este término no es apropiado porque estos canales están en el mesofilo por debajo de ambas superficies y no observamos ninguna secreción hacia la superficie epidérmica.

La distribución de las estructuras secretoras en los órganos vegetales ha sido utilizada en distintos estudios anatómicos de Asteraceae por su valor en la delimitación de géneros (Castro *et al.* 1997) y especies (Lapp *et al.* 2004, Delbón *et al.* 2007, Oliveira *et al.* 2013). Por otro lado, la presencia de los tricomas glandulares, canales en el mesofilo y su proximidad a los haces vasculares se considera como una defensa contra el herbivorismo y patógenos, una vez que su secreción solo saldría a la superficie si la planta presenta algún daño mecánico (Monteiro *et al.* 1995, Ciccarelli *et al.* 2001, Tosoratto *et al.* 2016, Bombo *et al.* 2017). Guillet *et al.* (1997) observaron en *Porophyllum gracile* que la herbivoría disminuye significativamente a medida que aumenta el número de tricomas glándulas por hoja y sostienen que dichas estructuras proporcionan ventajas adicionales como la prevención de la autotoxicidad. La presencia de compuestos químicos en los canales y tricomas glandulares pueden ser responsables del gran valor fitoquímico reportado para varias especies de la familia (Delbón *et al.* 2007, Molares *et al.*, 2009, Hulley *et al.* 2010, Bombo *et al.* 2012). En este sentido diversos estudios han identificado los compuestos de algunas especies de *Tagetes*, principalmente aceites esenciales. Por ejemplo, en *T. lucida* se ha identificado anetol, metileugenol y estragol (Bicchi *et al.* 1997), en *T. parryi*, canfeno, 3, 6, 6 trimetil-2-norpínanol y anisol (Díaz-Cedillo & Serrato-Cruz 2011); en *T. terniflora*, cis-tagetona y cis-β-ocimeno y *T. minuta* cis-tagetona, hidrotagetona y cis-β-ocimeno (Lizarraga *et al.* 2017). La composición fitoquímica de diversos compuestos y extractos de distintas especies de *Tagetes* son mencionados por Salehi *et al.* (2018).

Los caracteres anatómicos de las especies evaluadas son útiles en la taxonomía del grupo y pueden contribuir en la delimitación e identificación de especies poco estudiadas dentro del género aún en estado vegetativo. Destacan como caracteres de valor diagnóstico la arquitectura foliar, tipo de tricomas, tipo de mesofilo, canales de origen esquizógeno y la presencia de esclerénquima asociado a los haces vasculares. Desde el punto de vista ecofisiológico, resulta interesante evaluar la influencia del ambiente en el desarrollo de estructuras secretoras y otras características foliares como el tipo de mesofilo y estudiar su posible variación en condiciones ambientales diferentes. Se sugiere explorar la anatomía de otras especies de *Tagetes*, particularmente las que presentan distribución en México por concentrar su mayor diversidad.

Agradecimientos

Los autores agradecen al Laboratorio de Histología del Área de Biología, Preparatoria Agrícola de la Universidad Autónoma Chapingo por el préstamo del equipo y al Ingeniero M. I. Venegas-Ayala por la asesoría en el laboratorio. A la Dirección General de Investigación y Posgrado, Universidad Autónoma Chapingo que, a través del Centro de Investigación en Biología, Educación Ambiental y Agricultura Orgánica ofreció el apoyo financiero para efectuar el presente trabajo. A dos revisores anónimos por sus adecuadas observaciones y sugerencias al manuscrito.

Literatura citada

- Adedeji O. 2004. Leaf epidermal studies of the species of *Emilia* Cass. (Senecioneae, Asteraceae) in Nigeria. *Botanica Lithuanica* **10**: 121-133.
- Adedeji O, Illoh HC. 2004. Comparative foliar anatomy of ten species in the genus *Hibiscus* Linn. in Nigeria. *New Botanist* **31**: 147-180.
- Adedeji O, Jewoola OA. 2008. Importance of leaf epidermal characters in the Asteraceae family. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca* **36**: 7-16.
- Andersen A, Lucchini FF, Moriconi J, Fernández EA. 2006. Variabilidad en la morfo-anatomía foliar de *Lippia turbinata* (Verbenaceae) en la provincia de San Luis (Argentina). *Phyton* **75**: 137-143. DOI: <https://doi.org/10.32604/phyton.2006.75.137>
- Araújo JS, Azevedo AA, Silva LC, Meira RMSA. 2010. Leaf anatomy as an additional taxonomy tool for 16 species of Malpighiaceae found in the Cerrado area (Brazil). *Plant Systematics and Evolution* **286**: 117-131. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00606-010-0268-3>
- Bailey IW, Sinnott EW. 1916. The climatic distribution of certain types of angiosperms leaves. *American Journal of Botany* **3**: 24-39. DOI: <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1916.tb05397.x>
- Barajas-Pérez JS, Montes-Belmont R, Castrejón Ayala F, Flores-Moctezuma HE, Serrato-Cruz MA. 2011. Propiedades antifúngicas en especies del género *Tagetes*. *Revista Mexicana de Micología* **34**: 85-91.
- Bartoli A, Galati BG, Tortosa RD. 2011. Anatomical studies of the secretory structures: Glandular trichomes and ducts, in *Grindelia pulchella* Dunal (Astereae, Asteraceae). *Flora* **206**: 1063-1068. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.flora.2011.07.012>
- Bicchi C, Fresia M, Rubiolo P, Monti D, Chlodwig F, Goehler I. 1997. Constituents of *Tagetes lucida* Cav. ssp. *lucida* essential oil. *Flavour and Fragrance Journal* **12**: 47-52. DOI: [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1099-1026\(199701\)12:1<47::AID-FFJ610>3.0.CO;2-7](https://doi.org/10.1002/(SICI)1099-1026(199701)12:1<47::AID-FFJ610>3.0.CO;2-7)
- Bombo AB, De Oliveira TS, De Oliveira ADSS, Rehder VLG, Magenta MAG, Appezzato-Da-Glória, B. 2012. Anatomy and essential oils from aerial organs in three species of *Aldama* (Asteraceae-Heliantheae) that have a difficult delimitation. *Australian Journal of Botany* **60**: 632-642. DOI: <https://doi.org/10.1071/BT12160>
- Bombo AB, Filartiga AL, Garcia VL, Appezzato-da-Glória B. 2017. Secretory structures in *Aldama* species (Heliantheae-Asteraceae): morphology, histochemistry and composition of essential oils. *Flora* **228**: 39-49. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.flora.2017.01.011>
- Castro MM, Leitão-Filho HF, Monteiro WR. 1997. Utilização de estruturas secretoras na identificação dos gêneros de Asteraceae de uma vegetação de cerrado. *Revista Brasileira de Botânica* **20**: 163-174. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0100-84041997000200007>
- Cervantes A, Terrazas T, Hernández HM. 2009. Foliar architecture and anatomy of *Bernardia* and other genera of *Acalyphoideae* (Euphorbiaceae). *Brittonia* **61**: 375-391. DOI: <https://doi.org/10.1007/s12228-009-9084-x>
- Céspedes CL, Avila JG, Martínez A, Serrato B, Calderón-Mugica JC, Salgado-Garciglia R. 2006. Antifungal and antibacterial activities of Mexican Tarragon (*Tagetes lucida*). *Journal of Agricultural and Food Chemistry* **54**: 3521-3527. DOI: <https://doi.org/10.1021/jf053071w>
- Ciccarelli D, Andreucci AC, Pagni AM. 2001. Translucent glands and secretory canals in *Hypericum perforatum* L. (Hypericaceae): morphological, anatomical and histochemical studies during the course of ontogenesis. *Annals of Botany* **88**: 637-644. DOI: <https://doi.org/10.1006/anbo.2001.1514>
- Delbón N, Cosa MT, Bernardello G. 2012. Exomorfología y anatomía de órganos vegetativos aéreos en especies de *Flourensia* DC. (Asteraceae) con importancia fitoquímica. *Acta Botanica Brasilica* **26**: 2-10. DOI: <https://dx.doi.org/10.1590/S0102-33062012000100002>
- Delbón N, Cosa MT, Dottori N. 2007. Anatomía de órganos vegetativos en *Flourensia campestris* y *F. oolepis* (Asteraceae), con especial referencia a las estructuras secretoras. *Arnaldoa* **14**: 61-70.
- Dharmagadda VSS, Naik SN, Mittal PK, Vasudevan P. 2005. Larvicidal activity of *Tagetes patula* essential oil

- against three mosquito species. *Bioresource Technology* **96**: 1235-1240. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2004.10.020>
- Díaz-Cedillo F, Serrato-Cruz MA. 2011. Composición del aceite esencial de *Tagetes parryi* A. Gray. *Revista Fitotecnia Mexicana* **34**: 145-148.
- Dilcher DL. 1974. Approaches to the identification of angiosperm leaf remains. *The Botanical Review* **40**: 1-157. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF02860067>
- Ellis BD, Daly C, Hickey LJ, Johnson HR, Mitchell JD, Wilf P, Wing SL. 2009. *Manual of leaf architecture*. USA: Cornell University Press. ISBN: 978-0-8014-7518-4
- Esau K. 1976. *Anatomía vegetal*. Barcelona: Ed Omega. ISBN: 84-282-0169-2
- Fahn A. 1985. *Anatomía vegetal*. Madrid: Ed. Pirámide. ISBN: 8472141470
- Fahn A, Cutler DF. 1992. *Xerophytes*. Germany, Stuttgart: Gebrüder Borntraeger. ISBN: 9783443140199
- Ferraro A, Scremen-Dias E. 2018. Structural features of species of Asteraceae that arouse discussions about adaptation to seasonally dry environments of the Neotropics. *Acta Botanica Brasilica* **32**: 113-127. DOI: <https://dx.doi.org/10.1590/0102-33062017abb0246>
- García-Sánchez F, López-Villafranco M, Aguilar-Rodríguez S, Aguilar-Contreras A. 2012. Etnobotánica y morf-anatomía comparada de tres especies de *Tagetes* que se utilizan en Nicolás Romero, Estado de México. *Botanical Sciences* **90**: 221-232. DOI: <https://doi.org/10.17129/botscli.388>
- Garrido BM, Polanco SC, Gaitán IC, Cáceres A, Paredes ME. 2013. Caracteres farmacognósticos para el control de calidad de *Petiveria alliacea*, *Lippia graveolens* y *Tagetes lucida*. *Dominguezia* **29**: 25-39.
- Gomes SM, Somavilla NSDN, Gomes-Bezerra KM, Miranda SC, Carvalho PS, Graciano-Ribeiro D. 2009. Anatomía foliar de espécies de Myrtaceae: contribuições à taxonomia e filogenia. *Acta Botanica Brasilica* **23**: 224-238. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0102-33062009000100024>
- González F, Pereira-Sühsner CD, Benítez B, Soria N. 2016. Morfo-anatomía de los órganos vegetativos y arquitectura foliar de *Gamochaeta americana* (Mill.) Wedd. (Asteraceae) de uso medicinal en Paraguay. *Steviana* **8**: 84-91.
- Guarnaschelli AB, Mantese AI, Battaglia A. 2009. Cambios anatómicos y morfológicos en plántulas de *Eucalyptus* sp. en respuesta a diferentes niveles de luz. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* **44**: 273-285.
- Guillet G, Lorenzetti F, Belanger A, Arnason JT, Bernays EA. 1997. Production of glands in leaves of *Porophyllum* spp. (Asteraceae): ecological and genetic determinants, and implications for insect herbivores. *Journal of Ecology* **85**: 647-655. DOI: <https://doi.org/10.2307/2960535>
- Gutiérrez J, Salgado J, Grego-Valencia D, Terrazas T. 2015. Morfología y anatomía foliar de los géneros del complejo *Milla* (Themidaceae). *Revista Mexicana de Biodiversidad* **86**: 652-660. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2015.06.008>
- Hickey LJ. 1974. Clasificación de la arquitectura de las hojas de dicotiledóneas. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* **16**: 1-26.
- Hickey LJ, Wolfe JA. 1975. The bases of angiosperm phylogeny: vegetative morphology. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **62**: 538-589. DOI: <https://doi.org/10.2307/2395267>
- Hulley IM, Viljoen AM, Tilney PM, Van Vuuren SF, Kamatou GPP, Van Wyk BE. 2010. The ethnobotany, leaf anatomy, essential oil variation and biological activity of *Pteronia incana* (Asteraceae). *South African Journal of Botany* **76**: 668-675. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2010.08.007>
- Inceer H, Ozcan M. 2011. Leaf anatomy as an additional taxonomy tool for 18 taxa of *Matricaria* L. and *Tripleurospermum* Sch. Bip. (Anthemideae-Asteraceae) in Turkey. *Plant Systematics and Evolution* **296**: 205-215. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00606-011-0487-2>
- Jáuregui D, García L, Torrecilla P, Lapp M. 2012. Caracterización anatómica de los órganos vegetativos de *Oxyacarpha suaedifolia* S. Blake (Asteraceae), especie endémica de la planicie xerofítica costera del Estado Falcón (Venezuela). *Ernstia* **22**: 61-77.
- Lapp M, Jáuregui D, Ruíz-Zapata T. 2004. Anatomía Foliar de ocho especies venezolanas del género *Oyedaea* Dc. (Asteraceae-Heliantheae). *Acta Botánica Venezolica* **27**: 1-16.

- Lapp M, Jáuregui D, Torrecilla P, Ruiz-Zapata T. 2013. Anatomía de la lámina foliar de diez especies de *Pentacalia* Cass. (Senecioneae-Asteraceae), presentes en Venezuela. *Ernstia* **23**: 25-46.
- Lapp M, Jáuregui D, Zapata TR, Escala M, Torrecilla P. 2015. Anatomía de la lámina foliar de especies de *Pentacalia* Cass. (Asteraceae) presentes en Venezuela y su relación con el hábitat. *Ernstia* **25**: 53-96.
- Liesenfeld V, Gentz P, De Freitas EM, Martins S. 2019. Leaf morphology and anatomy of Asteraceae of the Pampas biome (sand-fields). *Flora* **258**: 1-13. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.flora.2019.151418>
- Lizarraga E, Mercado MI, Gálvez C, Ruiz AI, Ponessa GI, Catalán CAN. 2017. Morpho anatomical characterization and essential oils of *Tagetes terniflora* and *Tagetes minuta* (Asteraceae) growing in Tucumán (Argentina). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* **52**: 55-68. DOI: <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v52.n1.16908>
- López MI, Bonzani NE, Zygadlo J. 2008. Allelopathic potential of *Tagetes minuta* terpenes by a chemical, anatomical and phytotoxic approach. *Biochemical Systematics and Ecology* **36**: 882-890. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.bse.2008.11.003>
- Martínez-Millán M, Cevallos-Ferriz SRS. 2005. Arquitectura foliar de Anacardiaceae. *Revista mexicana de biodiversidad* **76**: 137-190. DOI: <http://dx.doi.org/10.22201/ib.20078706e.2005.002.308>
- Martínez S. 1984. Arquitectura foliar de las especies del género *Prosopis*. *Darwiniana* **25**: 279-297.
- Martínez ML, Bettucci G, Guttuso M, Cortadi A. 2013. Caracteres micrográficos analíticos de hojas, tallos, inflorescencias-flores de *Tagetes lucida* Cav. (Asteraceae- Helenieae). *Dominguezia* **29**: 29-37.
- Metcalfe CR, Chalk L. 1950. *Anatomy of the Dicotyledons*. Vol. II. Edition. England, Oxford: Clarendon Press.
- Metcalfe CR, Chalk L. 1979. *Anatomy of the Dicotyledons*. Vol. I. *Systematic anatomy of the leaf and stem*. Oxford: Clarendon Press. ISBN: 0198543832
- Milan P, Hissae AH, Appenzato-da-Glória B. 2006. Comparative leaf morphology and anatomy of three Asteraceae species. *Brazilian Archives of Biology and Technology* **49**: 135-144. DOI: <https://doi.org/10.1590/S1516-89132006000100016>
- Molares S, González SB, Ladio A, Agueda Castro M. 2009. Etnobotánica, anatomía y caracterización físico-química del aceite esencial de *Baccharis obovata* Hook. et Arn. (Asteraceae: Astereae). *Acta Botanica Brasilica* **23**: 578-589. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0102-33062009000200030>
- Monteiro WR, Castro MDM, Fahn A, Caldeira W. 1995. Observations on the development of the foliar secretory cavities of *Porophyllum lanceolatum* (Asteraceae). *Nordic Journal of Botany* **15**: 69-76. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1995.tb00124.x>
- Oliveira RPD, Longhi-Wagner HM, Leite KRB. 2008. A contribuição da anatomia foliar para a taxonomia de *Radidia* Bertol. (Poaceae: Bambusoideae). *Acta Botanica Brasilica* **22**: 1-19. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0102-33062008000100002>
- Oliveira T, Bombo AB, Appenzato-Da-Glória B. 2013. Anatomy of vegetative organs with an emphasis on the secretory structures of two species of *Aldama* (Asteraceae-Heliantheae). *Botany* **9**: 335-342. DOI: <https://doi.org/10.1139/cjb-2012-0271>
- Pérez-Gutiérrez RM, Hernández Luna He, Hernández Garrido S. 2006. Antioxidant activity of *Tagetes erecta* essential oil. *Journal of the Chilean Chemical Society* **51**: 883-886. DOI: <https://dx.doi.org/10.4067/S0717-97072006000200010>
- Pérez-Ortega G, González-Trujano ME, Ángeles-López GE, Brindis F, Vibrans H, Reyes-Chilpa R. 2016. *Tagetes lucida* Cav.: Ethnobotany, phytochemistry and pharmacology of its tranquilizing properties. *Journal of Ethnopharmacology* **181**: 221-228. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jep.2016.01.040>
- Poli F, Sacchetti G, Bruni A. 1995. Distribution of internal secretory structures in *Tagetes patula* (Asteraceae). *Nordic Journal of Botany* **15**: 197-205. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1995.tb00143.x>
- Pyykkö M. 1966. The leaf anatomy of east Patagonian xeromorphic plants. *Annales Botanici Fennici* **3**: 453-622.
- Radford AE, Dickinson WC, Massey JR, Bell CR. 1974. *Vascular plant systematic*. New York: Harper and Row. ISBN: 0060453095

- Rayamayya N. 1962. Studies in the trichomes of some Compositae. I. General structure. *Bulletin of the Botanical Survey of India* **4**: 177-188.
- Redonda-Martínez R, Villaseñor JL, Terrazas T. 2012. Trichomes diversity in Vernonieae of Mexico I: *Vernonan-thura* and *Vernonia* (Vernoniinae). *The Journal of the Torrey Botanical Society* **139**: 235-247. DOI: <http://dx.doi.org/10.3159/TORREY-D-11-00069.1>
- Rikisahedew JJ. 2018. *Histo-phytochemical Evaluation and Characterisation of the Foliar Structures of Tagetes minuta l. (Asteraceae)*. MSc. Thesis. University of KwaZulu-Natal.
- Rivera P, Terrazas T, Rojas-Leal A, Villaseñor, JL. 2019. Leaf architecture and anatomy of Asteraceae species in a xerophytic scrub in Mexico City, Mexico. *Acta Botanica Mexicana* **126**: 1-26. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm126.2019.1515>
- Rivera P, Villaseñor JL, Terrazas T. 2017. Meso- or xeromorphic? Foliar characters of Asteraceae in a xeric scrub of Mexico. *Botanical Studies* **58**: 7-16. DOI: <https://doi.org/10.1186/s40529-017-0166-x>
- Rôças G, Scarano FR, Barros CF. 2001. Leaf anatomical variation in *Alchornea triplinervia* (Spreng) Müll. Arg. (Euphorbiaceae) under distinct light and soil water regimes. *Botanical Journal of the Linnean Society* **136**: 231-238. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2001.tb00568.x>
- Rodríguez-Rivera I, Romero-Rangel S. 2007. Arquitectura foliar de diez especies de encino (*Quercus*, Fagaceae) de México. *Acta Botanica Mexicana* **81**: 9-34. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm81.2007.1049>
- Rojas-Leal A, Terrazas T, Villaseñor JL. 2014. Desarrollo del patrón de venación en cuatro especies de la tribu Senecioneae (Asteraceae). *Botanical Sciences* **92**: 23-36. DOI: <https://doi.org/10.17129/botscl.25>
- Rojas-Leal A, Villaseñor JL, Terrazas T. 2017. Tricomas foliares en *Senecio* sección *Mulgediifolii* (Senecioneae, Asteraceae). *Acta Botanica Mexicana* **119**: 69-78. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm119.2017.1232>
- Romagnoli C, Bruni R, Andreotti E, Rai MK, Vicentini CB, Mares D. 2005. Chemical characterization and antifungal activity of essential oil of capitula from wild Indian *Tagetes patula* L. *Protoplasma* **225**: 57-65. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00709-005-0084-8>
- Rossatto DR, Kolb RM. 2010. *Gochnatia polymorpha* (Less.) Cabrera (Asteraceae) changes in leaf structure due to differences in light and edaphic conditions. *Acta Botanica Brasilica* **24**: 605-612. DOI: <https://dx.doi.org/10.1590/S0102-33062010000300002>
- Ruzin SE. 1999. *Plant microtechnique and microscopy*. New York: Oxford University Press. ISBN: 9780195089561
- Rzedowski J. 2001. Composite. In: Calderón de Rzedowski G, Rzedowski J. *Flora Fanerogámica del Valle de México*. Pátzcuaro: Instituto de Ecología AC, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, pp. 764-975. ISBN: 970-9000-17-9
- Salehi B, Valussi M, Moraes-Braga MFB, Carneiro JNP, Leal ALAB, Coutinho HDM, Vitalini S, Kręgiel D, Antolak H, Sharifi-Rad M, Silva NCC, Yousaf Z, Martorell M, Iriti M, Carradori S, Sharifi-Rad J. 2018. *Tagetes* spp. Essential oils and other extracts: chemical characterization and biological activity. *Molecules* **23**: 1-35. DOI: <https://doi.org/10.3390/molecules23112847>
- Schiavinato DJ, Bartoli A. 2018. About the identity of *Tagetes pauciloba* (Asteraceae, Tageteae). *Phytotaxa* **362**: 200-210- DOI: <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.362.2.6>
- Serrato-Cruz M.A. 2014. *El recurso genético cempoalxóchitl (Tagetes spp.) de México (diagnóstico)*. México: Universidad Autónoma Chapingo-SINAREFI-SNICS-SAGARPA. ISBN: 978-607-12-0373-1
- Serrato-Cruz MA, Díaz-Cedillo F, Barajas-Pérez JS. 2008. Composición del aceite esencial en germoplasma de *Tagetes filifolia* Lag. de la región centro-sur de México. *Agrociencia* **42**: 277-285.
- Shields LM. 1950. Leaf xeromorphy as related to physiological and structural influences. *Botanical Review* **16**: 399-447.
- Solereder H. 1908. *Systematic anatomy of the dicotyledons*. 2 vol. Oxford: Clarendon Press. ISBN: 9354309100
- Tereschuk ML, Riera MV, Castro GR, Abdala LR. 1997. Antimicrobial activity of flavonoids from leaves of *Tagetes minuta*. *Journal of Ethnopharmacology* **56**: 227-232. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0378-8741\(97\)00038-X](https://doi.org/10.1016/S0378-8741(97)00038-X)
- Tosoratto N, Cosa MT, Delbón N. 2016. Morfoanatomía e histoquímica de cuatro Asteraceae nativas del Bosque

- Chaqueño Serrano (Córdoba, Argentina). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* **51**: 613-622. DOI: <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v51.n4.16337>
- Villarreal-Quintanilla JA. 2003. Compositae, Tribu Tageteae. *Flora del Bajío y Regiones Adyacentes* **113**: 47-73.
- Villarreal-Quintanilla JA, Villaseñor JL. 2004. Compositae, Tribu Tageteae. *Flora de Veracruz* **135**: 1-67. ISBN: 970-709-066-9
- Villarreal-Quintanilla JA, Villaseñor JL, Medina-Lemos R. 2008. Familia Compositae, Tribu Tageteae. *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán* **62**: 39-52. ISBN: 97-32-5084-4
- Villaseñor JL. 2016. Checklist of the native vascular plants of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **87**: 559-902. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.rmb.2016.06.017>
- Villaseñor JL. 2018. Diversidad y distribución de la familia Asteraceae en México. *Botanical Sciences* **96**: 332-358. DOI: <https://doi.org/10.17129/botscl.1872>
- Visintin AM, Bernadello G. 2005. Morfología y anatomía floral de *Tagetes minuta* L. (Asteraceae). *Arnaldoa* **12**: 8-15.

Associate editor: Silvia Aguilar Rodríguez

Contribuciones de los autores: EJAG realizó el procesamiento de las muestras, descripción y escritura del manuscrito; JG efectuó trabajo de campo, asesoró en el procesamiento y análisis de las muestras y contribuyó en escritura y revisión del manuscrito; MASC participó en trabajo de campo y proporcionó material biológico; MVS asesoró en el procesamiento y análisis de las muestras y contribuyó en la escritura y revisión del manuscrito.

Apéndice 1. Especies de *Tagetes* estudiadas

- Tagetes lacera* Brandegee, Estado de México, municipio Texcoco de Mora, campo experimental El Ranchito, *J. Gutiérrez 1496* (JES).
- T. lemmonii* A. Gray, Estado de México, municipio Texcoco de Mora, campo experimental El Ranchito, *J. Gutiérrez 1493* (JES).
- T. linifolia* Seaton. Veracruz, Perote, Frijol Colorado, 5 km al norte del Malpaís, 12 septiembre 2017, *Serrato-Cruz s/n*, (JES).
- T. lucida* Cav. Estado de México, municipio Texcoco de Mora, campo experimental El Ranchito, *J. Gutiérrez 1495* (JES).
- T. lunulata* Ortega, Estado de México, municipio Texcoco de Mora, campo experimental El Ranchito, *J. Gutiérrez 1631* (JES).
- T. micrantha* Cav. Estado de México, municipio Texcoco de Mora, campo experimental El Ranchito, *J. Gutiérrez 1635* (JES).
- T. parryi* A. Gray, Estado de México, municipio Texcoco de Mora, campo experimental El Ranchito, *J. Gutiérrez 1492* (JES).
- T. stenophylla* B. L. Rob., Estado de México, Coatepec Harinas, 8 km sobre camino a Totomajac, 15 febrero 2018, *Serrato-Cruz s/n* (JES).
- T. zypaquirensis* Bonpl. Estado de México, municipio Texcoco de Mora, *J. Gutiérrez 1494* (JES).

Apéndice 2. Tricomas descritos en las especies de *Tagetes* analizadas

Tricomas glandulares. Capitado. Cuerpo diferenciado en tallo y cabeza de pie simple o compuesto. Tallo uniseriado de 4-6 células, cilíndricas, alargadas o cortas, estrechándose ligeramente hacia arriba, con paredes transversales ligeramente constrictas, células de longitudes variadas. Cabeza de 4-5 células de forma variada, dispuestas en una a dos series o alternas de paredes externas convexas, en ocasiones terminando en una célula ligeramente mayor, en conjunto de forma semiesférica ([Figura 3A-B](#)).

Glandular uniseriado. Cuerpo diferenciado en tallo y cabeza de pie simple o compuesto. Tallo uniseriado de 2-8 células, cilíndricas o estrechándose ligeramente hacia arriba, con paredes transversales constrictas, células de longitudes variadas, las adyacentes a la cabeza reduciendo su longitud. Cabeza de 3-8 células, más anchas que el tallo, paredes laterales rectas a ligeramente convexas, ápice redondeado ([Figura 3C](#)).

Cónico simple. Cuerpo uniseriado de 1 a 4 células, cónicas, agudas u obtusas hacia el ápice con paredes transversales constrictas. Paredes laterales rectas o ligeramente convexas o cóncavas ([Figura 3D](#)).

Tricomas eglandulares. Cónico. Pie simple o compuesto, cuerpo uniseriado de 1 a 16 células, cónicas, agudas, cilíndricas o ligeramente redondeadas u obtusas hacia el ápice con paredes transversales constrictas, a menudo nodulosas en las uniones. Células de variable longitud, las basales son más anchas que largas o isodiamétricas. Paredes laterales rectas o ligeramente convexas o cóncavas ([Figura 3E-G](#)).

Tubular. Pie simple o compuesto, uniseriado de 2 a 5 células, cilíndricas, con paredes transversales ligeramente constrictas, ápice redondeado o presentando una célula apical cónica. Células usualmente alargadas hacia el ápice, pero las basales a menudo son más anchas que largas. Paredes laterales rectas o ligeramente convexas ([Figura 3H](#)).

De ápice sagitado. Pie simple o compuesto, cuerpo uniseriado de 2 o 3 células, estrechándose hacia el ápice con paredes transversales constrictas, a menudo nodulosas en las uniones. Las células basales 1 o 2 son más anchas que largas o isodiamétricas. Paredes laterales convexas o ligeramente rectas. Célula apical cónica o subulada ([Figura 3I-J](#)).

Subesferoide. Pie simple, uniseriado de 2 a 3 células subesféricas, célula basal de mayor tamaño, la apical subesférica a ligeramente ovoide ([Figura 3K](#)).