

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

ALICIA ROJAS-LEAL¹, TERESA TERRAZAS Y JOSÉ LUIS VILLASEÑOR

Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., México

¹Autor para la correspondencia: aleal@ib.unam.mx

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

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

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

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

Asteraceae es una de las familias de dicotiledóneas con mayor número de especies; incluye entre 24,000-30,000 especies, distribuidas en 1,600-1,700 géneros (Funk *et al.*, 1994). Los trabajos que describen la arquitectura foliar en esta familia son escasos; solamente se han estudiado alrededor del 3% de los géneros y menos del 1% de las especies de la familia. Se reporta venación acrodroma, actinodroma, fla-

belada y pinnada (Felippe y Alencastro, 1966; Paula, 1966; Banerjee y Deshpande, 1973; Banerjee, 1978; Ravindranath e Inamdar, 1985; Milan *et al.*, 2006). También se han realizado estudios comparativos que incluyen la morfología y anatomía de la hoja, en los que se hace mención de los patrones de venación (Stuessy, 1976; Puttock, 1994; Freire *et al.*, 2002; Gutiérrez y Katinas, 2006; Milan *et al.*, 2006). En

estos estudios se han empleado hojas maduras y no consideran posibles diferencias durante su desarrollo, dejando a un lado la posibilidad de obtener información sobre el desarrollo del patrón de venación en hojas con diferente morfología pero taxonómicamente relacionadas. En varias familias de dicotiledóneas se ha estudiado la ontogenia tanto de hojas simples como compuestas para entender la formación del patrón de venación o dilucidar el desarrollo de la venación reticulada y el origen de las vénulas (Johnson, 1943; Foster, 1952; Slade, 1957, 1959; Pray, 1963; Lersten, 1965; Her-

bst, 1972; Merril, 1979). En estos estudios se registra que el grado de división de la lámina, la forma de la hoja y el patrón de venación se evidencian desde tempranas etapas del desarrollo, cuando el primordio cuenta con cerca de 200 μm de longitud. Dengler y Kang (2001) señalan que durante el crecimiento de la hoja, la forma inicial puede ser alterada por expansión alométrica.

Las observaciones en torno a la arquitectura foliar de los 21 géneros reconocidos por Bremer (1994) en la tribu Senecioneae indican una amplia variación en la morfología

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

División	Forma	Margen	Venación	Género
No dividido	elíptica	serrado	P	<i>Barkleyanthus</i>
	linear	entero	P	<i>Tetradymia</i>
	oblunga	entero	P	<i>Werneria</i>
	elíptica	dentado	C	<i>Emilia, Erechites</i>
	obovada	dentado	C	<i>Emilia</i>
	elíptica	entero	CL	<i>Lepidospartum</i>
	ovado-elíptica	denticulado	AS	<i>Nelsonianthus</i>
	ovado-elíptica	dentado	AS	<i>Roldana</i>
	obovado-oblanceolada	denticulado	AS	<i>Robinsonecio</i>
	elíptica	dentado	SF	<i>Psacalium</i>
	elíptica	serrado	SF	<i>Gynura, Roldana, Senecio</i>
	ovada	dentado	SF	<i>Pseudogynoxys</i>
	ovada	serrado	SF	<i>Roldana</i>
	obovada	dentado, denticulado	SF	<i>Packera</i>
Pinnatilobado	elíptica	dentado	BD	<i>Telanthophora</i>
	elíptica	dentado	B	<i>Pentacalia</i>
	ovada	denticulado	CM	<i>Roldana</i>
Pinnatisecto	elíptica	dentado	C	<i>Erechites</i>
	elíptica	dentado, entero	C	<i>Senecio</i>
	elíptica	dentado	CM	<i>Senecio</i>
	elíptica	denticulado	CM	<i>Telanthophora</i>
	obovada	dentado, serrado	CM	<i>Villasenoría</i>
	obovada	dentado	SF	<i>Packera</i>
	ovada	denticulado	C	<i>Psacalium</i>
Palmatilobado	ovada	entero	AS	<i>Pittocaulon</i>
	ovado-orbicular	dentado	AS	<i>Roldana</i>
	orbicular	dentado, denticulado	RP	<i>Psacalium</i>
	orbicular	dentado	RP	<i>Psacaliopsis</i>
Palmatipartido	orbicular	denticulado	RP	<i>Psacaliopsis</i>
	orbicular	dentado, denticulado	RP	<i>Psacalium</i>
	ovado-elíptica	denticulado	AS	<i>Digitacalia</i>
Palmatisecto	ovado-elíptica	denticulado	AS	<i>Digitacalia</i>
	orbicular	denticulado	RP	<i>Pippenalia</i>

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

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

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

Materiales y métodos

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

La revisión de ejemplares de herbario de la tribu Senecioneae evidenció que el patrón de venación es constante en hojas con diferente tamaño de la misma especie. Por ello, se consideró que un único individuo por especie permitiría evaluar el desarrollo del patrón de venación, como en otros taxa, al tener representadas hojas de diferentes edades (Slade, 1957, 1959; Merrill, 1979), desde meristemos activos hasta hojas maduras. Se recolectaron ápices vegetativos, hojas en condición meristemática, hojas en diferentes estados de expansión y completamente desarrolladas. Las descripciones se basaron en la longitud de la hoja por especie (Cuadro 2). Los ejemplares se obtuvieron de cuatro sitios de la reserva de la Biosfera Mariposa Monarca, en el estado de Michoacán, México. Los ejemplares de referencia se depositaron en el Herbario Nacional (MEXU) del Instituto de

Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México.

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

Resultados

Las etapas descriptivas para cada especie se basaron en la longitud del pecíolo/lámina de la hoja como se indica en el cuadro 2. En el cuadro 3 se resaltan los cambios en la

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

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

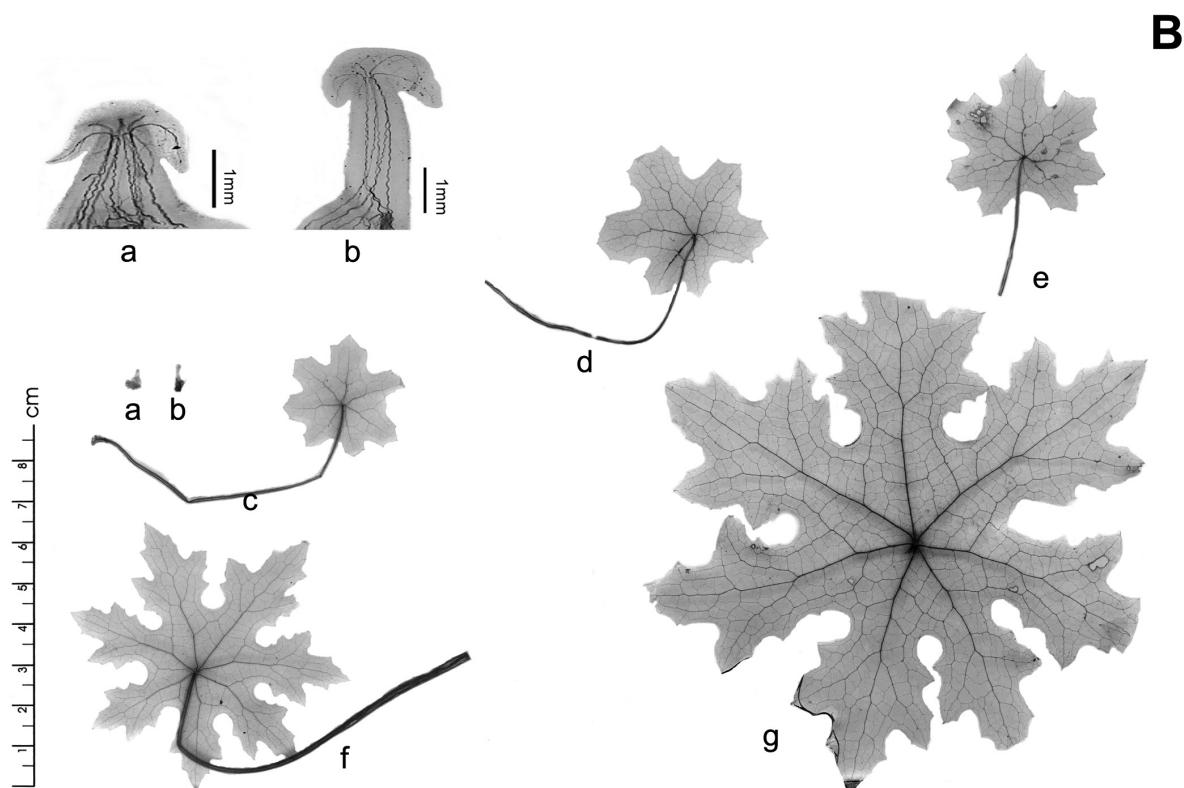
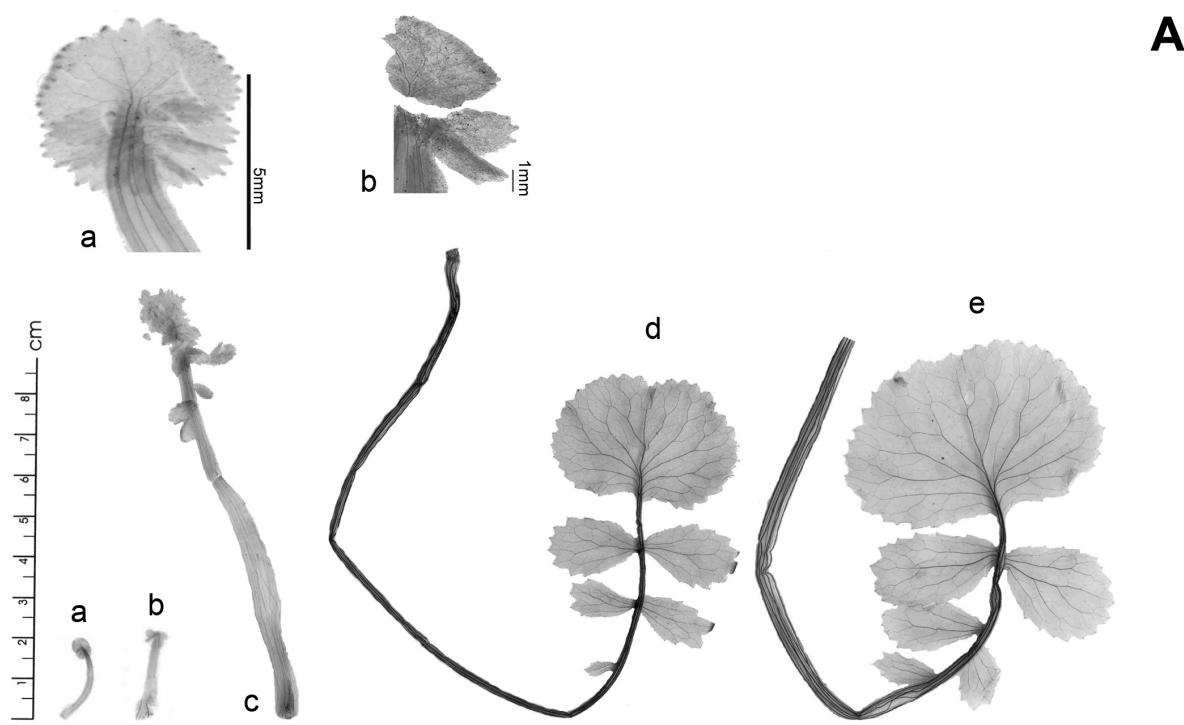


Figura 1. Hojas aclaradas donde se muestra por etapa el desarrollo de las hojas de (A) *Packera sanguisorbae* y (B) *Psacalium peltatum*. Las letras minúsculas indican las distintas etapas del desarrollo (ver Cuadro 2). En el extremo superior izquierdo se muestran las primeras etapas del desarrollo a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

forma de la lámina y el momento en que alcanza la forma general de la hoja madura. Estos cambios se ilustran en las figuras 1-5.

Packera sanguisorbae. Etapa **a**: la lámina mide 0.5 cm de longitud, tiene forma elíptica, ápice obtuso, base continua con el pecíolo y es fuertemente sectada, con margen dentado y pubescente. Son evidentes tres pares de lóbulos laterales y un lóbulo apical, el cual es de mayor tamaño con respecto a los demás; todos se encuentran traslapados (Figura 1Aa). El pecíolo tiene una longitud de 1.7 cm con tres cordones vasculares, dos laterales y uno central, que se continúan hacia la lámina conformando la vena media. Las venas secundarias se ramifican hacia el margen y las ramas se unen a las suprayacentes formando arcos. Las venas secundarias bajas desarrollan una segunda serie de venas laterales sobre el lado basiscópico formando una serie de arcos exteriores y hacia el margen las secundarias terminan en los dientes de primer orden. Esta configuración de las venas define la venación pinnada semicraspedódroma festoneada. Entre las venas secundarias se originan venas terciarias y cuaternarias desarrollando un retículo, pero sin llegar a formar areolas. Las venas terciarias y cuaternarias están conformadas básicamente por tejido procambial; sin embargo, en algunas venas terciarias hay elementos del xilema diferenciados. La venación marginal está formada por venas de cuarto orden. En los dientes, la terminación vascular muestra una vena central cuaternaria derivada de la serie de arcos exteriores con hileras de elementos traqueales que se abren y no llegan al margen del diente y, a cada lado, una vena lateral también de cuarto orden; la diferenciación del xilema en las tres venas del diente es en sentido basípeto. El curso de la vena primaria y las secundarias es recto. Etapa **b**: la lámina tiene 0.7 cm de longitud, el pecíolo presenta la misma longitud que en la etapa anterior (Figura 1Ab); se cierran las venas cuaternarias para formar las areolas y son evidentes las vénulas. Hay una mayor diferenciación de los elementos traqueales con respecto a la etapa anterior. La venación marginal es cerrada y en la mayoría de los dientes ha concluido la diferenciación del xilema. Etapa **c**: la forma se define como obovada (Figura 1Ac, Cuadro 3). Se hace evidente la separación de los lóbulos de la hoja, con dominancia en el tamaño del lóbulo apical. Las venas terciarias se definen como reticuladas al azar. Los dientes se expanden y, entre las venas laterales del diente, inicia la formación de un retículo; la venación marginal se mantiene con venas de cuarto orden (Figura 2B). Etapa **d**: las venas cuaternarias tienen elementos traqueales totalmente diferenciados; las vénulas se encuentran no ramificadas o una vez ramificadas, ocasionalmente con dos vénulas por areola y algunas areolas ciegas (Figura 2A). El curso de todas las venas es sinuoso. El ápice continúa siendo obtuso pero la base de la lámina se define como truncada. Etapa **e**: es a partir de este momento donde únicamente se dan cambios en el tamaño de la lámina y el pecíolo (Cuadros

2, 3; Figura 1Ac-e). A partir de esta etapa la hoja es madura, con un pecíolo en posición marginal, lámina de contorno obovado, borde dentado, pinnatisecta, el lóbulo terminal superior con ápice obtuso, glabra a tomentulosa y una venación pinnada semicraspedódroma festoneada.

Psacalium peltatum. Etapa **a**: la lámina mide 0.2 cm de longitud y se encuentra “plegada” como un paraguas (Figura 1Ba); extendida tiene forma lobulada, con margen entero y pubescente. El pecíolo tiene una longitud de 0.1cm y se observan siete cordones vasculares constituidos por una o dos hileras de elementos traqueales. Cada cordón se curva al entrar en la lámina y se dirige hacia cada lóbulo, estos cordones serán las venas primarias (Figura 1Ba) al diferenciarse en una sucesión acrópeta a lo largo de estas venas las venas secundarias. Las secundarias están constituidas por una sola hilera de tejido procambial. Sin embargo, hay algunos elementos traqueales diferenciándose en sentido acrópeta. En el ápice de la vena primaria de cada lóbulo la disposición de los elementos traqueales es abierta sin llegar al margen del lóbulo. El curso de las venas primarias es recto conformando un patrón radiado palmado. Etapa **b**: la lámina tiene 0.4 cm de longitud y el pecíolo 0.3 cm (Cuadro 2; Figura 1Bb); las venas secundarias se alargan y comienzan a curvarse dirigiéndose hacia los dientes primarios que se están originando en el margen de cada lóbulo, elementos traqueales hacia los dientes no han completado su diferenciación. En el tercio apical de los lóbulos las venas secundarias se han unido con el ápice de la vena primaria y la diferenciación del xilema en estas secundarias es en un sentido basípeto; además, son evidentes poros de gutación en el ápice de los lóbulos (Figura 3A). No hay una venación marginal, ya que las venas secundarias aún están desarrollándose y se encuentran abiertas con excepción del tercio apical del lóbulo. Etapa **c**: el crecimiento intercalar es evidente, lo que hace que la lámina se despliegue y presente una forma casi circular (Cuadro 3), el margen se establece como lobulado-dentado. El pecíolo se encuentra en posición peltado-excéntrico con respecto a la lámina (Figura 1Bc). El curso de las venas primarias y secundarias es sinuoso; además, las secundarias se unen con la suprayacente (Figura 1Bc), hacia el margen se desarrollan externamente dos series de arcos que originan un patrón semicraspedódromo festoneado. Entre las venas secundarias se origina un retículo. Las venas terciarias se definen como reticuladas al azar y las cuaternarias conforman areolas bien desarrolladas (Figura 2C); en todas las venas los elementos del xilema se encuentran diferenciados. Las vénulas son no ramificadas, una vez ramificadas y, ocasionalmente, más de una vénula por areola (Figura 2C). La venación marginal se cierra por arcos exteriores de venas cuaternarias (Figura 2D). La actividad meristemática marginal en los lóbulos es aún muy activa, ya que en ciertas áreas del margen se inician nuevos dientes de segundo orden. Una rama procambial de las venas cuaternarias se dirige hacia

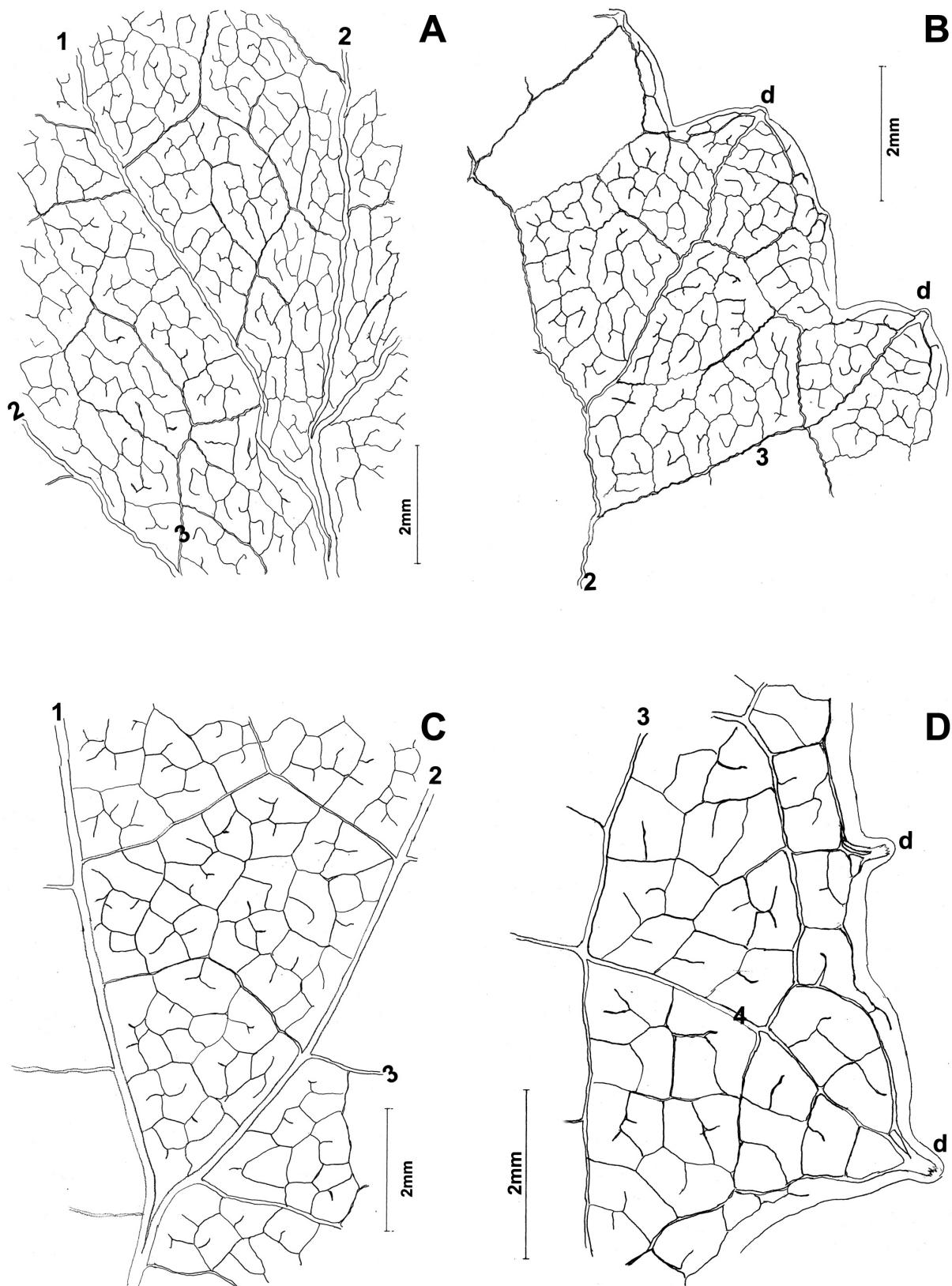


Figura 2. Dibujos de las venas de órdenes superiores y el margen. A, B. *Packera sanguisorbae*. C, D. *Psacalium peltatum*. Los números indican los órdenes de venas, d = dientes.

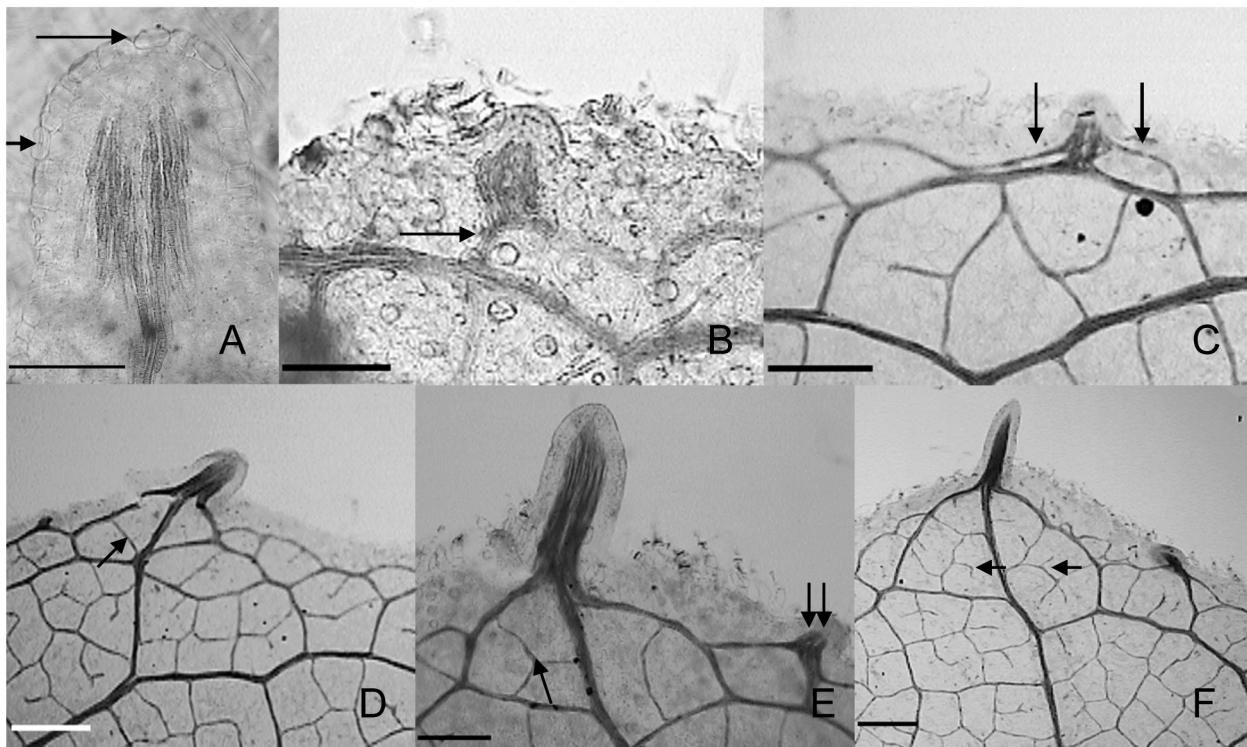


Figura 3. Vascularización de los dientes. A. *Psacalium peltatum*, lámina de 0.4 cm de longitud, hidatóodo en el lóbulo que muestra la terminación vascular de la vena primaria y los poros de gutación (flechas). B-F. *Roldana angulifolia*. B. Lámina de 1.6 cm, vena de quinto orden dirigiéndose al diente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

los dientes recientemente formados, que corresponde a una vena central de quinto orden, y de ella se derivan dos ramas también de quinto orden a cada lado de la vena central, las cuales se unen al ápice de la vena central. Ocasionalmente se pueden derivar de una a tres venas laterales en los dientes. Etapa **d**: los principales cambios son a nivel del margen; por crecimiento intercalar aumenta el tamaño de los lóbulos, así como el de los dientes primarios y secundarios formados en cada lóbulo; los dientes cercanos al ápice son los de mayor tamaño (Cuadro 2, Figura 1Bd). Etapa **e**: continúa la formación de nuevos dientes de tercer orden, el arreglo vascular de los mismos es similar al anteriormente descrito (Figura 1Be). Etapa **f**: la actividad meristématica marginal aún no ha cesado, ya que continúan desarrollándose nuevos dientes (cuarto orden), de forma similar a lo previamente descrito (Figura 1Be, f). El crecimiento diferencial en los dientes origina el incremento en su longitud, principalmente de los primarios, y su aspecto es similar al de un lóbulo. Etapa **g**: el crecimiento intercalar en los lóbulos aumenta su ancho, así como el tamaño de los dientes de primero a tercer orden, los cuales adquieren en aspecto similares al de los lóbulos; no obstante, los dientes de cuarto orden no han incrementado

su tamaño. A partir de esta etapa la hoja es madura, presenta un pecíolo peltado central, lámina de forma orbicular, seis a ocho lóbulos con ápices agudos, borde dentado, palma-partida (Figura 1Bg), haz piloso, envés tomentoso y venas primarias prominentes en el envés.

Roldana angulifolia. Etapa **a**: la lámina mide 1.3 cm de longitud, tiene forma elíptica, con ápice agudo, base casi continua con el pecíolo y margen dentado con dientes de primero y segundo orden. Los dientes más evidentes son los de primer orden, el apical (1) y dos pares de laterales (2-3, 4-5; Figura 4Aa); los dientes de segundo orden, casi inconspicuos, se ubican entre el apical y los laterales; la lámina es pubescente. La longitud del pecíolo es de 0.3 cm y presenta cinco cordones vasculares, tres centrales conforman las venas primarias (Figura 4Aa) y dos laterales forman venas secundarias basales. El cordón central (primaria central) continúa hasta el ápice de la hoja, se diferencian ramas en una sucesión acrópeta, que darán origen a las venas secundarias (Figura 4a). El curso de las venas primarias es recto conformando un patrón actinódromo suprabasal. En la mitad superior de la hoja, el primer par de venas secundarias

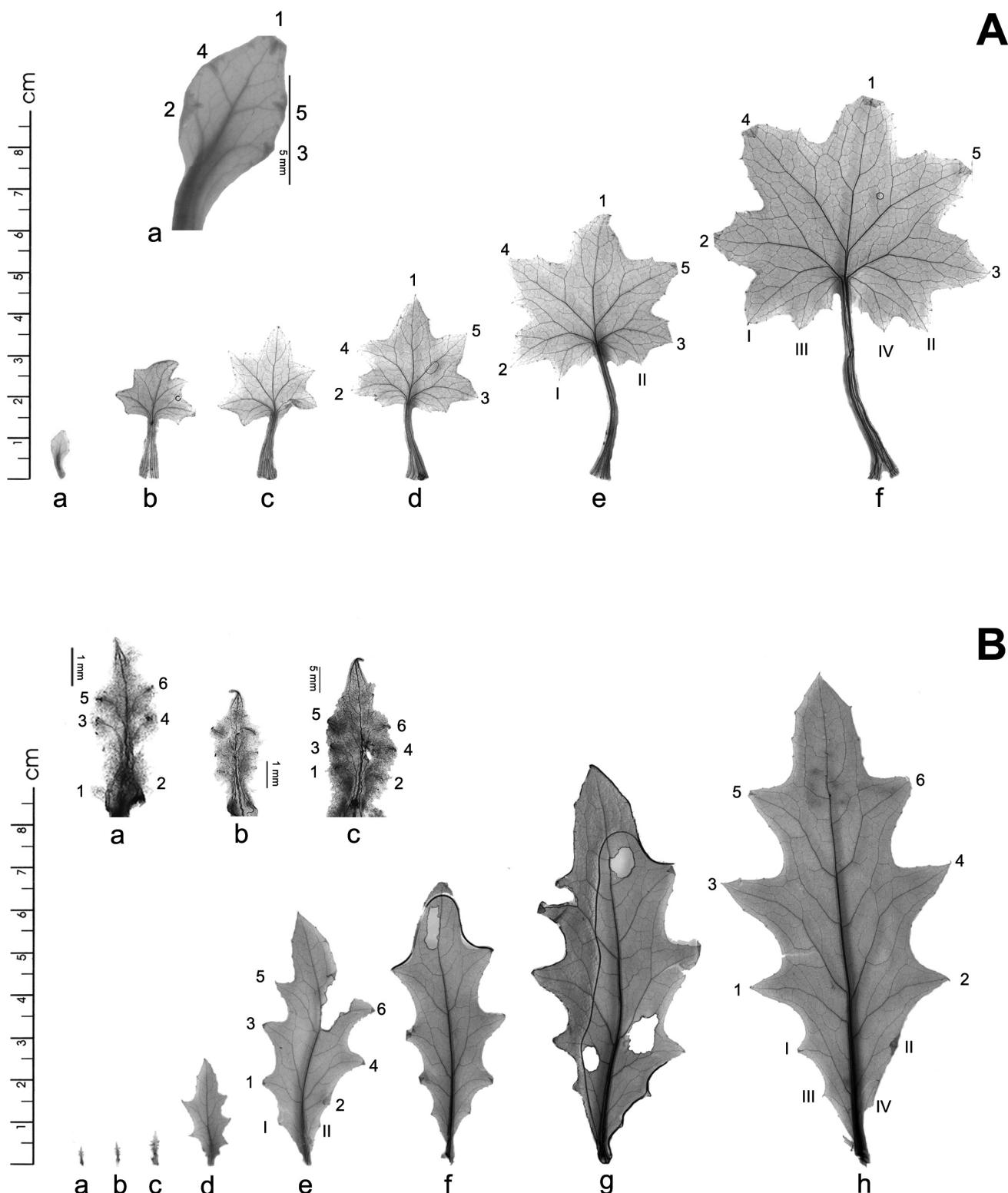


Figura 4. Hojas aclaradas donde se muestra por etapa el desarrollo de las hojas de (A) *Roldana angulifolia* y (B) *Roldana lineolata*. Las letras minúsculas indican las distintas etapas del desarrollo (ver Cuadro 2). En el extremo superior izquierdo se muestran las primeras etapas del desarrollo a mayor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

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

vos dientes (Figura 3E, F). Etapa **e**: ligero incremento en el tamaño (Cuadros 2, 3), el crecimiento intercalar origina que se diferencie otro par basal de dientes cercanos al pecíolo (dientes de tercer orden; Figura 4Ae). Etapa **f**: hay un marcado crecimiento en los dientes basales de tercer orden, que son los que se observan más desarrollados con respecto a la etapa anterior (Figura 4Af, ver números III-IV). En el resto de los lóbulos y aún sobre los dientes de cuarto orden continúan diferenciándose dientes que corresponden al quinto orden. A partir de esta etapa la hoja es madura, con pecíolo en posición marginal, lámina de contorno suborbicular, borde dentado, palmatilobada, ápice de los lóbulos agudo y patrón de venación palmado actinódromo.

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

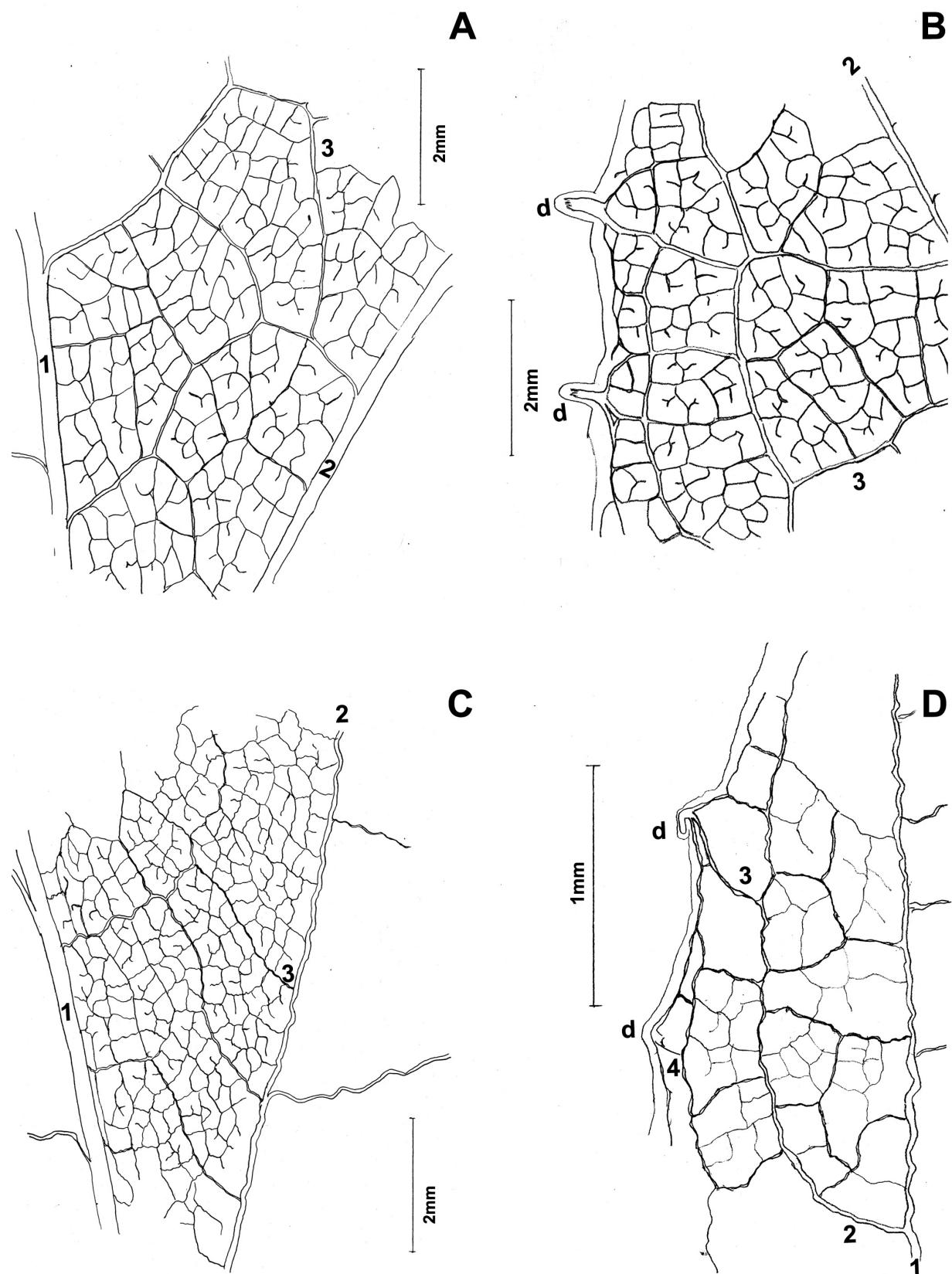


Figura 5. Dibujos de las venas de órdenes superiores y el margen. A, B. *Roldana angulifolia*. C, D. *Roldana lineolata*. Los números indican los órdenes de venas, d = dientes.

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

Discusión

Desarrollo. El patrón de venación se estableció temprano en el desarrollo de la hoja de las cuatro especies estudiadas, originándose en primer lugar la(s) vena(s) primaria(s) y en segundo lugar, en un sentido acrópeto, a lo largo de la(s) vena(s) primaria(s) las venas secundarias. El desarrollo de las venas en estas Senecioneae tuvo un arreglo jerárquico; es decir, los cordones procambiales de las venas primarias se desarrollan antes que en las venas secundarias y así sucesivamente, concordando con lo registrado por varios autores (Foster, 1952; Merrill, 1979; Dengler y Kang, 2001). Además, la formación de las venas de orden superior se produjo más tarde, durante la expansión de la hoja en regiones preformadas. Este patrón de venas superiores no refleja la forma de la hoja como lo hacen las venas de menor

orden (Dengler y Kang, 2001). Las vénulas se desarrollaron progresivamente en un proceso ordenado de diferenciación, similar a lo registrado en otras familias de dicotiledóneas (Slade, 1959; Pray, 1963; Merrill, 1979).

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

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

Lóbulos y dientes. Los lóbulos se originaron temprano en el desarrollo de la hoja y se reconocieron por ser puntos meristemáticos de alta actividad mitótica como se aprecia en las láminas muy jóvenes (Figuras 1Aa, Ba, 4Aa, Ba), así como por su vascularización; es decir, se encuentran irrigados por venas primarias o secundarias. Durante la expansión alométrica de la lámina, los lóbulos tuvieron un mayor crecimiento en comparación con los dientes. Los dientes son definidos como “las divisiones poco profundas que se hallan en el margen de las hojas” (Font Quer, 1953) y su vascularización está dada por venas terciarias u órdenes superiores. La presencia de dientes en las láminas foliares son comunes en las Senecioneae, así como en otras Asteraceae y otras familias de dicotiledóneas (Slade, 1957; Lersten, 1965; Banerjee, 1978; Milan *et al.*, 2006). En el desarrollo de la lámina, los lóbulos y los dientes se originaron precozmente cuando ésta tiene de 4 a 13 mm de longitud, tamaño semejante a lo registrado en otras familias de plantas (Slade, 1957; Lersten, 1965; Merrill, 1979). Ellis *et al.* (2009) señalan que la diferencia entre diente y lóbulo suele ser ambigua, y que estas proyecciones de la lámina principalmente se diferencian por su tamaño. Con base en las observaciones, se sugiere para Asteraceae asignar el término de lóbulo cuando la proyec-

ción de la lámina esta irrigada por venas de orden inferior, primarias o secundarias, mientras que el término diente se asigna a aquellos que son irrigados por venas de órdenes iguales o superiores a las venas terciarias. Un ejemplo son las especies de *Roldana* estudiadas aquí, donde los pares asignados como dientes en las primeras etapas del desarrollo corresponden a los lóbulos a partir de la etapa **c** en *Roldana angulifolia* y la etapa **d** en *R. lineolata*.

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

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

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

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

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

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

Patrón de venación vs. forma-margen-división. Para las especies estudiadas de la tribu Senecioneae se encontró que el patrón de venación se puede predecir por medio de la forma de la hoja, en especial en aquellas que tienen lóbulos o dientes, los cuales se manifiestan temprano en el desarrollo de la lámina o bien en aquellas donde la forma de la hoja tiene una proporción largo-ancho uno a uno. Por ejemplo, una hoja circular comúnmente tiene un patrón de venación radiado palmado (*Pippenalia delphinifolia*, *Psacalium eriocarpum*, *P. megaphyllum*, *P. peltatum*, *P. quercifolium*, *Psacaliopsis paneroi*, *P. purpusii*) y, menos frecuentemente, un patrón actinódromo suprabasal; o bien, una hoja linear tiene un patrón de venación paralelódromo como en *Tetradymia comosa*. Sin embargo, si una hoja es ovada predomina un patrón de venación actinódromo suprabasal (*Digitacalia*

crypta, *D. napeifolia*, *Nelsonianthus tapianus*, *Pittocaulon praecox*, *P. velatum*), pero se pueden presentar en menor proporción variantes del craspedódromo (*Emilia fosbergii*, *Senecio bracteatus*; Cuadro 1). Notoriamente, en la hoja de forma elíptica de Senecioneae se desarrollan todos los tipos de patrón de venación, lo que sugiere que esta forma de hoja podría ser ancestral y, dependiendo del margen, tendrán venación pinnada o craspedódroma.

Como señalan Dengler y Kang (2001), la forma de la hoja también se adquiere tempranamente y cuando se modifica por la expansión alométrica de la lámina. En el caso de las cuatro especies estudiadas, esta generalización se cumple. En las hojas de tres especies, la forma se modifica por expansión diferencial de la lámina, cambiando durante los primeros estadios de desarrollo hasta alcanzar la madurez. Sin embargo, el patrón de venación es fijo. En caso de la forma elíptica (*Roldana lineolata*), ésta se conserva desde muy temprano en su desarrollo hasta la madurez. El patrón de venación en Senecioneae es constante en algunos géneros, sin importar si la lámina está dividida o no. Por ejemplo, el patrón de venación semicraspedódromo festoneado en *Packera* está presente tanto en hojas obovadas con una lámina pinnatisecta (*P. angulifolia*, *P. coahuilensis*, *P. millelobata*, *P. montereyana*, *P. tampicana*, *P. zimpanica*), como en hojas obovadas con láminas no divididas (*P. bellidifolia*, *P. candissima*, *P. hintoniorum*, *P. neomexicana*, *P. obovata*).

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

Agradecimientos

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

Literatura citada

- Banerjee G. 1978. Foliar venation of *Sonchus arvensis*. *Current Science* **47**:26-27.
 Banerjee G. y Deshpande B.D. 1973. Foliar venation and leaf histology of certain members of Compositae. *Flora* **162**:529-532.
 Bremer K. 1994. *Asteraceae. Cladistic and Classification*. Timber Press, Portland.
 Dale J.E. y Milthorpe F.L. 1983. General features of the production and growth of leaves. En: Dale J.E. y Milthorpe F.L. Eds. *The Growth and Functioning of Leaves*, pp. 151-178, Cambridge University Press, Cambridge.
 Dengler N.G. 1984. Comparison of leaf development in normal (+/), entire (e/e), and lanceolate (La+) plants of tomato, *Lycopersicon esculentum* 'Ailsa Craig'. *Botanical Gazette* **145**:66-77.
 Dengler N. y Kang J. 2001. Vascular patterning and leaf shape. *Current Opinion in Plant Biology* **4**:50-56.
 Ellis B., Daly D.C., Hickey L.J., Johnson K.R., Mitchell J.V., Johnson K.R., Wilf P. y Wing S.L. 2009. *Manual of Leaf Architecture*. New York Botanical Garden, Nueva York.
 Feild T.S., Sage T.L., Czerniak C. y Iles W.J.D. 2005. Hydathodal leaf teeth of *Chloranthus japonicus* (Chloranthaceae) prevent guttation-induced flooding of the mesophyll. *Plant, Cell and Environment* **28**:1179-1190.
 Felippe G.M. y Alencastro de F.M.M.R. 1966. Contribuição ao estudo da nervação foliar das Compositae dos Cerrados: I - Tribus Helenieae, Heliantheae, Inuleae, Mutisieae e Senecionae. *Anais da Academia Brasileira de Ciência* **38**:125-156.
 Font Quer P. 1953. *Diccionario de Botánica*. Ed. Labor, Barcelona.
 Foster A.S. 1952. Foliar venation in angiosperms from an ontogenetic standpoint. *American Journal of Botany* **39**:752-766.
 Freire S.E., Katinas L. y Sancho G. 2002. *Gochnatia* (Asteraceae, Mutisieae) and the *Gochnatia* complex: taxonomic implications from morphology. *Annals of Missouri Botanical Garden* **89**:524-550.
 Fuchs C. 1963. Fuchsin staining with NaOH clearing for lignified elements of whole plants or plant organs. *Stain Technology* **38**:141-144.
 Funk V.A., Bayer R.J., Keeley S., Chan R., Watson L., Gemeinholzer B., Schilling E., Panero J.L., Baldwin B.G., Garcia-Jacas N., Susanna A. y Jansen R.K. 1994. Everywhere but Antarctica: using a supertree to understand the diversity and distribution of the Compositae. *Biologiske Skrifter* **55**:343-374.
 García-Sánchez F., López-Villafranco M.E., Aguilar-Rodríguez S. y Aguilar-Contreras A. 2012. Etnobotánica y morfo-anatomía comparada de tres especies de *Tagetes* que se utilizan en Nicolás Romero, Estado de México. *Botanical Sciences* **90**:221-232.
 Gutiérrez D.G. y Katinas L. 2006. To which genus of Asteraceae does *Liabum oblanceolatum* belong? Vegetative characters have the answer. *Botanical Journal of Linnean Society* **150**:479-486.
 Herbst D. 1972. Ontogeny of foliar venation in *Euphorbia forbesii*. *American Journal of Botany* **59**:843-850.
 Johnson M.A. 1943. Foliar development in *Zamia*. *American Journal of Botany* **30**:366-378.
 Klucking E.P. 1995. *Leaf Venation Patterns. Volume 7. The Classification of Leaf Venation Patterns*. J. Cramer, Berlín.
 Lersten N. 1965. Histogenesis of leaf venation in *Trifolium wormskioldii* (Leguminosae). *American Journal of Botany* **52**:767-774.
 Lersten N.R. y Curtis J.D. 1985. Distribution and anatomy of hydathodes in Asteraceae. *Botanical Gazette* **146**:106-114.

- Merrill E.K. 1979. Comparison of ontogeny of three types of leaf architecture in *Sorbus* L. (Rosaceae). *Botanical Gazette* **140**:328-337.
- Milan P., Hayashi H.A. y Appenzato-da-Glória B. 2006. Comparative leaf morphology and anatomy of three Asteraceae species. *Brazilian Archives of Biology and Technology* **49**:135-144.
- Moreno N.P. 1984. *Glosario Botánico Ilustrado*. Compañía Editorial Continental. México, D.F.
- Paula J.E. 1966. Contribuição ao estudo da nervação foliar das Compostas dos Cerrados: III - Tribo Astereae. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Serie Botânica* **23**:1-13.
- Pray T.R. 1963. Origin of vein endings in angiosperm leaves. *Phytomorphology* **13**:60-81.
- Puttock C.F. 1994. Anatomy and morphology of *Cremnothamnus* (Asteraceae) a new genus for *Helichrysum thomsonii*. *Australian Systematic Botany* **7**:569-583.
- Ravindranath K. e Inamdar J.A. 1985. Leaf architectural studies in the Asteraceae-II. *Korean Journal of Botany* **28**:57-67.
- Sass J.E. 1961. *Botanical Microtechnique*. The Iowa State University Press, Ames.
- Slade B.F. 1957. Leaf development in relation to venation, as shown in *Cercis siliquastrum* L., *Prunus serrulata* Lindl. and *Acer pseudoplatanus* L. *New Phytologist* **56**:281-300.
- Slade B.F. 1959. The mode of origin of vein-endings in the leaf of *Liriodendron tulipifera* L. *New Phytologist* **58**:299-305.
- Stace C.A. 1984. The taxonomic importance of leaf surface, En: Heywood V.H. y Moore D.M. Eds. *Current Concepts in Plant Taxonomy. Systematics Association Special Vol. 25*, pp. 67-94, Academic Press, Londres.
- Stuessy T.F. 1976. A systematic review of the subtribe Lagasceinae (Compositae, Heliantheae). *American Journal of Botany* **63**:1289-1294.
- Sugiyama M. y Hara N. 1988. Comparative study on early ontogeny of compound leaves in Lardizabalaceae. *American Journal of Botany* **75**:1598-1605.
- Tomlinson P.B. 1984. Vegetative morphology - Some enigmas in relation to plant systematics. En: Heywood V.H. y Moore D.M. Eds. *Current Concepts in Plant Taxonomy. Systematics Association Special Vol. 25*, pp. 49-66, Academic Press, Londres.

Recibido: 11 de enero de 2013

Aceptado: 19 de abril de 2013