



Tricomas foliares en *Senecio* sección *Mulgediifolii* (Senecioneae, Asteraceae)

Leaf trichomes in *Senecio* section *Mulgediifolii* (Senecioneae, Asteraceae)

Alicia Rojas-Leal¹ , José Luis Villaseñor¹ , Teresa Terrazas^{1,2}

1 Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología, Departamento de Botánica, Apdo. postal 70-233, 04510 Cd. Mx., México.

2 Autor para la correspondencia: terrazas@ib.unam.mx

Citar como:

Rojas-Leal, A., J. L. Villaseñor y T. Terrazas. 2017. Tricomas foliares en *Senecio* sección *Mulgediifolii* (Senecioneae, Asteraceae). Acta Botanica Mexicana 119: 69-78. DOI: <http://dx.doi.org/10.21829/abm119.2017.1232>

Recibido: 5 de agosto de 2016.

Revisado: 13 de septiembre de 2016.

Aceptado: 11 de noviembre de 2016.

DOI:

<http://dx.doi.org/10.21829/abm119.2017.1232>

RESUMEN:

Antecedentes y Objetivos: Se realizó un estudio del complemento de tricomas en las hojas de *Senecio* sección *Mulgediifolii* utilizando microscopía de luz y microscopía electrónica de barrido, con el propósito de determinar caracteres que faciliten la identificación de sus especies.

Métodos: Se estudió el tercio medio de la lámina de hojas recolectadas en campo o tomadas de ejemplares de herbario. El material proveniente de herbario se hidrató en agua hirviendo y se aclaró con hidrato de cloral por varios días; el material recolectado en campo se fijó con FAA y posteriormente se conservó en alcohol etílico a 70%. Con ambos tipos de materiales se hicieron cortes transversales a mano alzada y se montaron en gelatina glicerina. El material observado en el microscopio electrónico de barrido fue deshidratado, se llevó a punto crítico y se cubrió con polvo de oro.

Resultados clave: Todas las especies de la sección presentan tricomas multicelulares uniseriados, los cuales pueden ser glandulares o no glandulares. Se identificaron seis tipos básicos de tricomas y dos subtipos, los cuales variaron de acuerdo con su posición en la lámina, con diferencias tanto en ornamentación como en depósitos de cera. Dos tipos de tricomas y una variante fueron distintivos de algunas especies; por ejemplo, la variante 2a₁ es característica de *Senecio jacalensis* y está presente en ambas superficies foliares, el tricoma 3d se encuentra solamente en la vena media de la superficie abaxial de *S. polypodioides* y el tricoma 4a solamente se localiza en el margen foliar de *S. roseus*.

Conclusiones: La combinación de caracteres, como los tipos de tricomas, su ornamentación y la presencia de cera, pueden ser útiles para diferenciar las especies de *Senecio* sección *Mulgediifolii*.

Palabras clave: complemento de tricomas, depósito de cera, indumento, ornamentación foliar.

ABSTRACT:

Background and Aims: A study of trichome complements in *Senecio* section *Mulgediifolii* using light and scanning electron microscopy was carried out, with the aim of distinguishing characters that contribute to identify their species.

Methods: The middle section of the leaf lamina was collected in the field or taken from herbarium specimens. The material from herbaria was hydrated with boiling water and cleared with chloral hydrate for several days; field collected material was fixed in FAA and later preserved in 70% ethanol. Transversal sections of leaves were mounted in glycerin-jelly. For scanning electron microscopy, leaf sections were dehydrated, critical point dried and covered with a gold lamina.

Key results: All species contain multicellular uniseriate trichomes which may be glandular or non-glandular. Six basic types of trichomes and two subtypes were identified, which varied according to their position on the leaf; in addition, they show differences in ornamentation and wax deposition. Two types of trichomes and a variant were distinctive of some species; for example, variant 2a₁ is characteristic of *Senecio jacalensis* and occurs in both leaf surfaces, in *S. polypodioides* type 3d trichomes are present only along the midrib on the abaxial surface, and type 4a trichomes are located only on the leaf margins of *S. roseus*.

Conclusions: The combination of characters like trichome type, ornamentation and wax deposition may be useful for recognizing the species of *Senecio* section *Mulgediifolii*.

Key words: indument, leaf ornamentation, trichome complement, wax deposits.

INTRODUCCIÓN

La tribu Senecioneae es cosmopolita y la más diversa de la familia Asteraceae, con cerca de 150 géneros y 3000 especies; aproximadamente un tercio de éstas pertenecen al género *Senecio* L., que comprende cerca de 1250 (Pelser et al., 2007). México es un país rico en especies del género, con un alto número de endemismos, representado por 74 especies, dos de ellas introducidas y naturalizadas (Barkley, 1985; Villaseñor et al., 2005). *Senecio* sección *Mulgediifolii* Greenm. es un ejemplo de un grupo de especies endémicas en México, constituida por 15 especies (Villaseñor, 1991), las cuales se distribuyen desde el centro de México hasta Guatemala. Las especies de la sección se encuentran principalmente en regiones montañosas, en un intervalo altitudinal que varía desde los 1300 a los 4300 m. Se caracterizan por ser hierbas perennes, rizomatosas, con cabezuelas discoideas, es decir, con flores radiadas ausentes, variando en tamaño desde los 20 cm a más de 2 m de altura en la madurez; presentan hojas basales, dispuestas en una roseta, las superiores alternas y disminuyendo gradualmente en tamaño, con tricomas al menos en alguna etapa de su desarrollo (Villaseñor, 1991).

Los tricomas en las plantas con flores son importantes en estudios sistemáticos, debido a su presencia casi universal, a su fácil observación, a los patrones de variación que forman y que con frecuencia se correlacionan con otras características morfológicas (Carlquist, 1961; Faust y Jones, 1973; Payne, 1978; Theobald et al., 1979; Pope, 1982; Adedeji y Jewoola, 2008; Krak y Mráz, 2008; Hayat et al., 2009). Carlquist (1961) señaló la importancia de los tricomas para la delimitación de diferentes taxones; posteriormente, otros autores han discutido la relevancia de los tricomas y el indumento que forman en Asteraceae, como fuente de apoyo para estudios sistemáticos (Faust y Jones, 1973; Pope, 1982; Adedeji y Jewoola, 2008; Krak y Mráz, 2008; De Andrade et al., 2014; Redonda-Martínez et al., 2016). En muchos casos se ha encontrado que los tricomas son distintivos a nivel tribal, por ejemplo, en Eupatorieae, Moquinieae y Vernonieae (Funk et al., 2009). También se han empleado para diferenciar especies en diferentes géneros (Freire et al., 2007; Hayat et al.,

2009; Szymura y Wolski, 2011; Redonda-Martínez et al., 2012; De Andrade et al., 2014).

Jeffrey (1987) señaló la necesidad de generar bases de datos morfológicos comparables en la tribu Senecioneae. Este autor presentó una lista de caracteres para estandarizar la descripción de las características morfológicas y anatómicas que han probado su utilidad en estudios sistemáticos en los diferentes grupos de Senecioneae. Su propuesta incluye un conjunto de descripciones para los tipos de tricomas que se encuentran en la tribu. En este trabajo se presenta un análisis de los tricomas encontrados en las hojas de las especies de *Senecio* sección *Mulgediifolii* (Senecioneae), siguiendo la propuesta de Jeffrey (1987), con el objetivo de contribuir a la sistemática del grupo a través de la identificación de caracteres foliares que ayuden a diferenciar sus especies.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para el presente trabajo se utilizó tanto material fresco como herborizado, este último obtenido de especímenes resguardados en el Herbario Nacional de México (MEXU) del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Se analizaron las hojas basales de la roseta, empleándose únicamente el tercio medio de la hoja. La mayoría de los miembros de la sección fueron estudiados (Cuadro 1), excepto *Senecio rhyacophilus* Greenm., especie rara y endémica de Guatemala. Los especímenes recolectados en el campo se fijaron en formaldehído-alcohol etílico-ácido acético (FAA) y preservados en alcohol etílico (70%). Sin embargo, de ellos no se hicieron ejemplares de respaldo y únicamente fueron identificados en el campo por uno de los autores (JLV). Los especímenes de herbario fueron rehidratados en agua hirviendo y posteriormente colocados en una solución sobresaturada de hidrato de cloral (Locquin y Langeron, 1985). Se realizaron cortes transversales a mano alzada y se montaron en gelatina glicerínada. Las observaciones y fotomicrografías se hicieron en un microscopio Axioscop (Carl Zeiss, Göttingen, Alemania). Al comparar el material recién colectado y procedente de herbario no se observaron diferencias.



Cuadro 1: Especies de *Senecio* L. sección *Mulgediifolii* Greenm. y ejemplares de respaldo utilizados en este estudio y depositados en MEXU.

| Especies | Muestras analizadas | Estado |
|--|-----------------------|------------------|
| <i>S. bracteatus</i> Klatt | J. I. Calzada 21328 | Oaxaca |
| <i>S. callosus</i> Sch. Bip. | J. L. Villaseñor 1345 | Michoacán |
| <i>S. conzattii</i> Greenm. | J. L. Villaseñor 1404 | Oaxaca |
| <i>S. deformis</i> Klatt | J. L. Villaseñor 1269 | Estado de México |
| <i>S. doratophyllus</i> Benth. | J. L. Villaseñor 1097 | Chiapas |
| <i>S. godmanii</i> Hemsl. | J. L. Villaseñor 1215 | Chiapas |
| <i>S. helodes</i> Benth. | J. L. Villaseñor 1265 | Michoacán |
| <i>S. iodanthus</i> Greenm. | J. L. Villaseñor 1270 | Estado de México |
| <i>S. jacalensis</i> Greenm. | J. L. Villaseñor 1223 | Estado de México |
| <i>S. mulgediifolius</i> S. Schauer | J. L. Villaseñor 1358 | Estado de México |
| <i>S. orizabensis</i> Sch. Bip. ex Hemsl. | J. L. Villaseñor 1213 | Estado de México |
| <i>S. polypodioides</i> (Greene) T. Durand & B.D. Jacks. | J. I. Calzada 22422 | Oaxaca |
| <i>S. roseus</i> Sch. Bip. | J. L. Villaseñor 1249 | Veracruz |
| <i>S. runcinatus</i> Less. | J. L. Villaseñor 1405 | Veracruz |

Las observaciones usando el microscopio electrónico de barrido (MEB) se realizaron con especímenes deshidratados en una serie gradual de alcoholes, llevados al punto crítico, cubiertos con una película de oro en una ionizadora modelo 550 Emitech (Ashford, Kent, Inglaterra) a 15 mA durante un minuto. Las observaciones fueron hechas en un MEB Hitachi S-2460 N (Hitachi, Tokio, Japón) a 10 KV. Se identificaron los tipos de tricomas de acuerdo con la propuesta de Jeffrey (1987), complementada con términos propuestos por Koch et al. (2009) para la ornamentación y Barthlott et al. (1998) para las ceras.

RESULTADOS

Las especies de *Senecio* sección *Mulgediifolii* presentan tanto tricomas glandulares como no glandulares; ambos tipos de tricomas son multicelulares, uniseriados y están presentes en ambas superficies foliares, aunque son más abundantes en

la superficie abaxial (Cuadro 2). Se identificaron seis tipos básicos de tricomas (cuatro glandulares y dos no glandulares) y dos subtipos, estos últimos definidos por la variación en la forma y tamaño de sus células apicales. Las diferencias observadas entre los tipos de tricomas están relacionadas con el número de células de la base y su ornamentación, la forma de las células apicales y la posición que guardan sobre la lámina (de la vena media al margen; Cuadro 2).

A continuación se describen cada uno de los tipos de tricomas encontrados, con base en la nomenclatura propuesta por Jeffrey (1987).

Tricomas no glandulares

Subtipo 2a: Tricoma multicelular, base simple, uniseriado, de células cortas, no cónico hacia el ápice, 1-2 células superiores de mayor longitud, célula apical redondeada, no ornamentado; cera en forma de costras (Figs. 1A, J).

Tipo 2f: Tricoma multicelular, base simple, uniseriado, cónico hacia el ápice, finalizando con 2-3 células que presentan progresivamente mayor longitud que las subyacentes, entre las 2-3 células superiores las paredes celulares son horizontales, ornamentación en forma de papilas (Fig. 1L); sin cera (Fig. 1D).

Tipo 2g: Tricoma multicelular, base simple, uniseriado, cónico hacia el ápice, finalizando en una célula subulada, hacia la superficie adaxial sin ornamentación y en la superficie abaxial en forma de papilas; cera en forma de costras o ausente (Fig. 1E).

Tipo 2h: Tricoma multicelular, base simple, uniseriado, gradualmente cónico hacia el ápice, finalizando en 1-2(-3) células más largas que anchas, las más apicales con paredes celulares oblicuas y punteaduras distintivas (Fig. 2B), ornamentación en forma de papilas, papiloso-estriado (esto es, papilas que se orientan una sobre otra dando la apariencia de estrías; Fig. 1L), o bien, ausente; cera, cuando presente, en forma de costras (Figs. 1F, G).

Tipo 3d: Tricoma multicelular, base multiseriada, con 2-3(-4) pequeñas células, uniseriado, gradualmente cónico hacia el ápice, finalizando en un apéndice unicelular unido transversalmente, agudo en el ápice, ornamentado con papilas convexas; sin cera (Fig. 1H).

Cuadro 2: Ubicación de los tipos de tricomas sobre la superficie adaxial y abaxial de las hojas de *Senecio* L. sección *Mulgediifolii* Greenm. (MV=vena media; LA=lámina, sin incluir la vena media; MA=márgenes; U=no determinado; A=ausente). La ornamentación es indicada entre paréntesis (A=ausente; P=papilas; S=estrias). *Comparten la misma ornamentación en los diferentes tipos de tricomas.

| | Tipos de tricomas | | | | | |
|--|---------------------|---------------------|-----------------------|---------------------------------------|-----------------------|-----------------------------|
| | Superficie adaxial | | | Superficie abaxial | | |
| | MV | LA | MA | MV | LA | MA |
| <i>S. bracteatus</i> Klatt | 2g (A) | 2g (A) | 2g (A) | 2b (P), 2h (P) | 2g (P), 2h (P) | 2b (P), 2g (P) |
| <i>S. callosus</i> Sch. Bip. | 2g (A) | 2g (A) | 2g (A) | 2g (P) | 2g (P) | 2b (P,S) |
| <i>S. conzattii</i> Greenm. | 2g (A), 2h (A) | 2g (A) | 2g (A) | 2b (P,S), 2g (A), 2h (A) | 2g (A), 2h (A) | 2b (P,S) |
| <i>S. deformis</i> Klatt | U (P) | U (P) | A | 2b (P,S), 2g (P) | 2g (P) | A |
| <i>S. doratophyllus</i> Benth. | A | 2g (A) | A | A | 2g (P) | 2b ₁ (B) |
| <i>S. godmanii</i> Hemsl. | 2g (A) | 2g (A) | 2g (A) | 2g (A) | 2g (A) | 2g (A), 2b ₁ (A) |
| <i>S. helodes</i> Benth. | 2g (A) | 2g (A) | 2b ₁ (P) | 2g (P) | 2b (P), 2g (P) | 2b (P,S) |
| <i>S. iodanthus</i> Greenm. | U (A) | U (A) | U (A) | 2b ₁ (P), 2g (P) | 2g (P) | 2b (P) |
| <i>S. jacalensis</i> Greenm. | 2a ₁ (A) | 2a ₁ (A) | 2b (A) | 2a ₁ (A), 2b (A) | 2a ₁ (A) | 2b (A) |
| <i>S. mulgediifolius</i> S. Schauer | 2g (A) | 2g (A) | A | 2b ₁ (P,S), 2f (P), 2g (P) | 2f (P), 2g (P) | 2b (P,S) |
| <i>S. orizabensis</i> Sch. Bip. ex Hemsl. | 2g (P) | 2g (P) | A | 2b (P) | 2g (P) | 2b (P), 2g (P) |
| <i>S. polypodioides</i> (Greene) T. Durand & B.D. Jacks. | 2b (P), 2g (A) | 2g (A) | 2g (A) | 2g (P), 3d (P) | 2g (P) | 2g (S) |
| <i>S. roseus</i> Sch. Bip. | 2g (A) | 2g (A) | 2g (A) | 2h (P,S) | 2b, 2f, 2g, 2h (P,S)* | 2b, 2g, 4a (P,S)* |
| <i>S. runcinatus</i> Less. | U (A) | U (A) | 2b ₁ (P,S) | 2g (P,S) | 2f, 2g (P,S)* | 2b (P,S) |

Tricomas glandulares

Tipo 2b: Tricoma multicelular, base simple, uniseriado, con células uniformes, cortas, cónico hacia el ápice, célula apical redondeada, ornamentado con papilas o ausentes; sin cera (Fig. 1B).

Subtipo 2b₁: Tricoma multicelular, base simple, uniseriado, con células uniformes y cortas, gradualmente cónico hacia el ápice, con 2-3 células terminales más anchas que las subyacentes, célula apical redondeada, ornamentación papiloso-estriado (Fig. 2A); sin cera (Fig. 1C).

Tipo 4a: Tricoma multicelular, base simple, uniseriado, con células uniformes, cortas, cónico hacia el ápice, con dos células apicales redondeadas, ornamentado en forma de estrias; cera en forma de costras (Fig. 1I).

Los tricomas de los tipos 2f, 2g y 2h generalmente están compuestos de 5 a 7 células; los tricomas del tipo 2b, que principalmente se encuentran en el margen, llegan a tener hasta 11 células. Los tricomas 3d son más largos y pueden consistir en hasta 25 células. En la superficie abaxial, una o dos células superiores de los tricomas 2f, 2g y 2h son elongadas y sinuosas y por esta razón forman un tomento enmarañado, como en *S. bracteatus* Klatt, *S. conzattii* Greenm., *S. orizabensis* Sch. Bip. ex Hemsl. y *S. roseus* Sch. Bip.

Los tricomas del tipo 2b y su variante 2b₁ fueron considerados como glandulares debido a que presentan contenidos celulares oscuros. Ambos tipos difieren de los tricomas glandulares discutidos por Jeffrey (1987), los cuales presentan dos o más células apicales, mientras

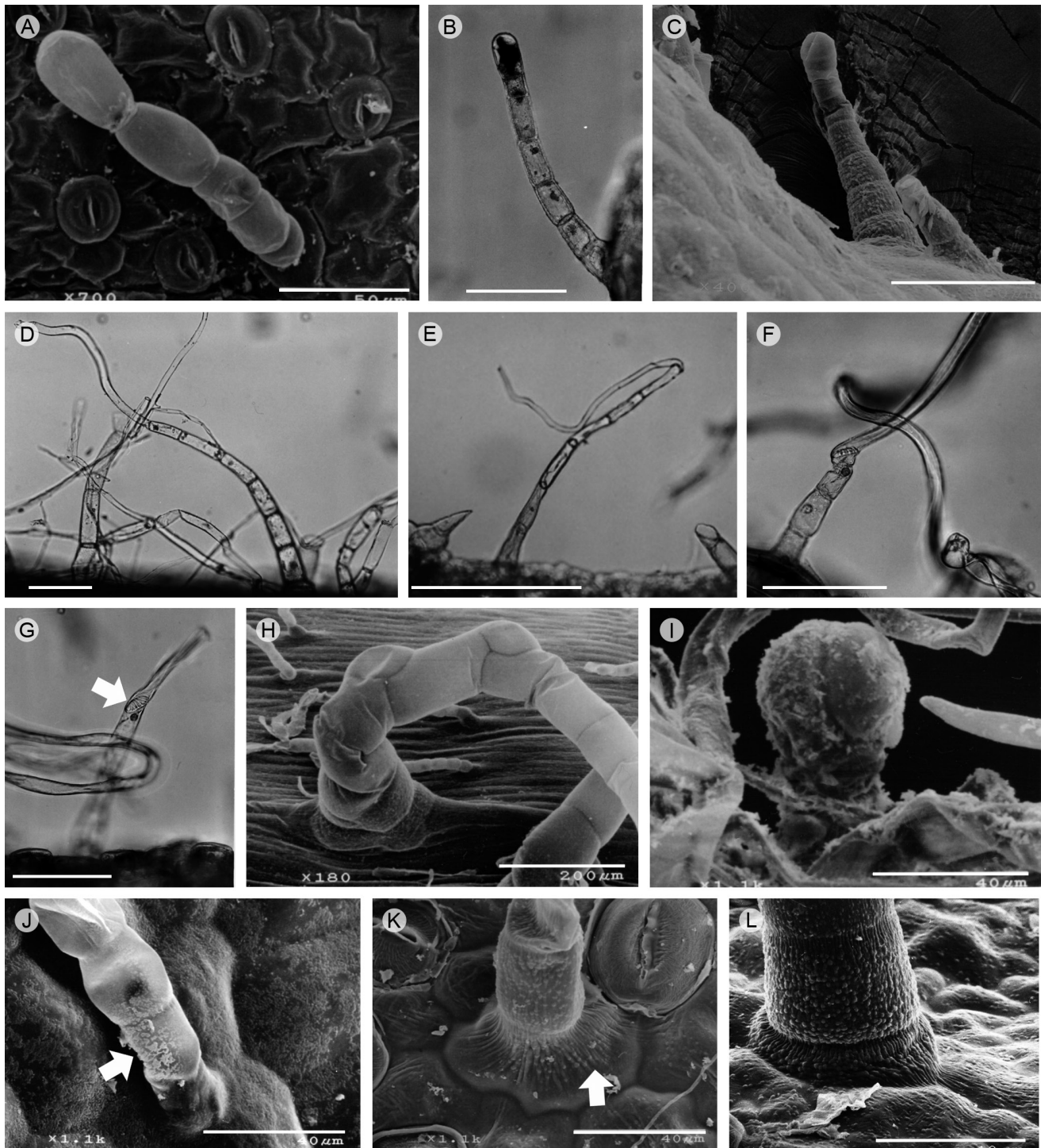


Figura 1: Tricomas en *Senecio* L. sección *Mulgediifolii* Greenm. A. Subtipo 2a, sin ornamentación y cera ausente, *S. jacalensis* Greenm., superficie adaxial. B. Tipo 2b, *S. conzatti* Greenm. margen. C. Subtipo 2b, papilas y estrías, *S. runcinatus* Less., margen. D. Tipo 2f, *S. mulgediifolius* S. Schauer, superficie abaxial. E. Tipo 2g, *S. mulgediifolius* S. Schauer, superficie abaxial. F. Tipo 2h, *S. bracteatus* Klatt. G. Tipo 2h, punteaduras como placa de perforación (flecha), *S. bracteatus* Klatt. H. Tipo 3d, *S. polypodioides* (Greene) T. Durand & B.D. Jacks., superficie abaxial. I. Tipo 4a, *S. roseus* Sch. Bip., margen. J. Cera en costras (flecha), *S. madrensis* A. Gray, superficie abaxial. K. Pliegues en campo anticlinal y papilas en célula epidérmica (flecha), tricoma con papilas convexas, *S. iodantus* Greenm., superficie abaxial. L. Pliegues en campo anticlinal y papilas en célula epidérmica, con las papilas dispuestas como estrías, *S. runcinatus* Less., superficie abaxial. Escalas: A: 50 μm ; C: 100 μm ; B, D, F, G: 10 μm ; E: 30 μm ; H: 200 μm ; I-L: 40 μm .

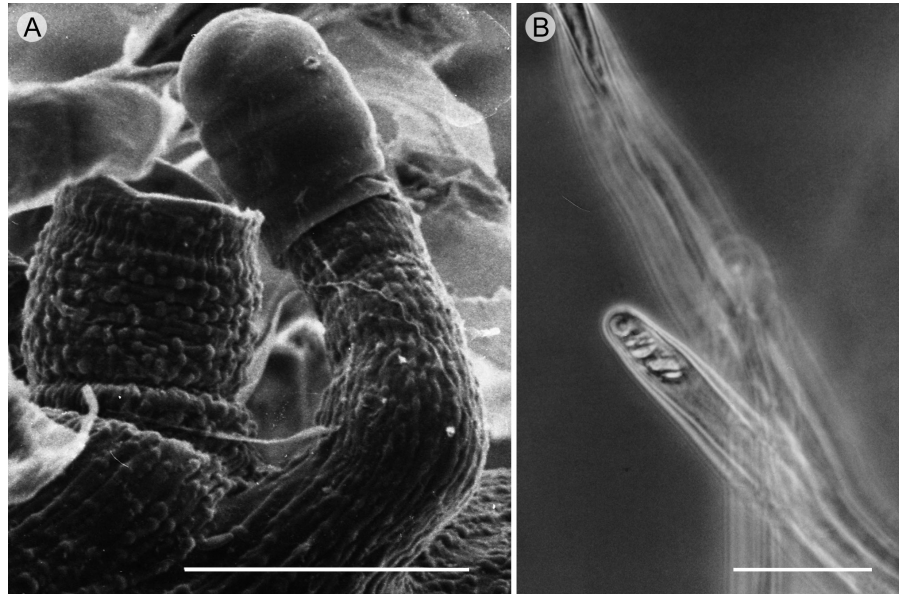


Figura 2: Detalles de tricomas en *Senecio* L. sección *Mulgediifolii* Greenm. A. Papilas y estrías en la base del subtipo 2b, *S. runcinatus* Less., margen. B. Tipo 2h, pared de unión oblicua y punteada como placa de perforación, *S. bracteatus* Klatt, superficie abaxial. Escalas: A: 50 µm; B: 5 µm.

que los tricomas observados en este trabajo presentan una sola célula apical.

Además de las diferencias morfológicas, también se identificaron diferencias en la ornamentación y el tipo de cera sobre los tricomas. Por ejemplo, en la superficie adaxial es común encontrar tricomas no ornamentados; cuando tienen ornamentación es en forma de papilas o estrías (Cuadro 2). En la superficie abaxial los tricomas por lo general presentan ornamentación en forma de papilas, papiloso-estriado, o estrías que se encuentran principalmente en las paredes anticlinales de la célula (Fig. 1L). La ornamentación se presenta en la base y en 1-2 células más del cuerpo del tricoma. *Senecio godmanii* Hemsl. y *S. jacalensis* Greenm. presentan tricomas no ornamentados en ambas superficies foliares, mientras que en las demás especies al menos un tipo de tricoma está ornamentado. La cera se deposita en forma de costras, generalmente solo en algunos tricomas de la misma hoja y no se presenta en todas las especies (Figura 1J; Cuadro 3).

A continuación se presenta una clave construida con base en los caracteres mencionados para las especies de *Senecio* sección *Mulgediifolii*.

Cuadro 3: Forma de los depósitos superficiales de cera en los tricomas foliares de *Senecio* L. sección *Mulgediifolii* Greenm. * Solo en algunos tricomas de la vena media, en el resto de la lámina ausente.

| | Depósitos de cera en tricomas | |
|---|-------------------------------|--------------------|
| | Superficie adaxial | Superficie abaxial |
| <i>S. bracteatus</i> Klatt | Costras | Costras |
| <i>S. callosus</i> Sch. Bip. | Costras | Ausente |
| <i>S. conzattii</i> Greenm. | Ausente | Ausente |
| <i>S. deformis</i> Klatt | Costras | Ausente |
| <i>S. doratophyllus</i> Benth. | Ausente | Ausente |
| <i>S. godmanii</i> Hemsl. | Ausente | Ausente |
| <i>S. helodes</i> Benth. | Ausente | Ausente |
| <i>S. iodanthus</i> Greenm. | Costras | Ausente |
| <i>S. jacalensis</i> Greenm. | Costras | Costras |
| <i>S. mulgediifolius</i> S. Schauer | Ausente | Ausente |
| <i>S. orizabensis</i> Sch. Bip. ex Hemsl. | Ausente | Ausente |
| <i>S. polyodioides</i> (Greene) T. Durand & B.D. Jacks. | Ausente | Costras* |
| <i>S. roseus</i> Sch. Bip. | Costras | Ausente |
| <i>S. runcinatus</i> Less. | Ausente | Ausente |



Clave para la identificación de especies de *Senecio* sección *Mulgediifolii* utilizando principalmente el complemento de tricomas

- 1a. Tricomas glandulares distribuidos en la lámina foliar, sin considerar los márgenes 2
- 1b. Tricomas glandulares restringidos al margen foliar (tipo 2b o subtipo 2b₁) o distribuidos en la lámina solamente en la superficie abaxial 11
- 2a. Hojas con un solo tipo de tricoma glandular (tipo 2b) 3
- 2b. Hojas con dos tipos de tricomas glandulares (tipo 2b, subtipo 2b₁ o tipo 4a) 7
- 3a. Lámina con un solo tipo de tricoma no glandular (subtipo 2a₁ o tipo 2g) 4
- 3b. Lámina con dos tipos de tricomas no glandulares (tipos 2g, 2h o 3d) 6
- 4a. Tricomas multicelular uniseriados, de células cortas, no cónicos hacia el ápice, 1-2 células superiores de mayor longitud que las subyacentes, finalizando en una célula redondeada (subtipo 2a₁) *S. jacalensis* Greenm.
- 4b. Tricomas multicelular uniseriados, cónicos hacia el ápice y finalizando en una célula subulada (tipo 2g) ... 5
- 5a. Tricomas tipo 2g distribuidos solo en la superficie abaxial *S. deformis* Klatt
- 5b. Tricomas tipo 2g distribuidos en ambas superficies foliares *S. orizabensis* Sch. Bip. ex Hemsl.
- 6a. Al menos un tipo de tricoma no glandular con una base multiseriada (tipo 3d) *S. polypodioides* (Greene) T. Durand & B.D. Jacks.
- 6b. Todos los tricomas no glandulares con una base simple (tipos 2g, 2h) *S. bracteatus* Klatt
- 7a. Hojas con un solo tipo de tricoma no glandular (tipo 2g) 8
- 7b. Hojas con dos o más tipos de tricomas no glandulares (tipos 2f, 2g o 2h) 9
- 8a. Tricomas no glandulares tipo 2g distribuidos en ambas superficies foliares *S. helodes* Benth.
- 8b. Tricomas no glandulares tipo 2g distribuidos solamente en la superficie abaxial de la hoja *S. iodanthus* Greenm.
- 9a. Lámina con tricomas multicelulares uniseriados, finalizando en 1-2(-3) células elongadas, entre 1-2 células apicales paredes celulares oblicuas con punteaduras (tipo 2h); tricomas tipo 2f y 2g también presentes *S. roseus* Sch. Bip.
- 9b. Lámina con tricomas multicelulares uniseriados, cónicos hacia el ápice y finalizando con 2-3 células que presentan progresivamente mayor longitud que las subyacentes (tipo 2f); tricomas tipo 2g también presentes, los tipo 2h ausentes 10
- 10a. Tricomas no glandulares tipo 2g distribuidos en ambas superficies foliares ... *S. mulgediifolius* S. Schauer
- 10b. Tricomas no glandulares tipo 2g distribuidos solamente en la superficie abaxial *S. runcinatus* Less.
- 11a. Lámina con dos tipos de tricomas no glandulares (tipos 2g y 2h) *S. conzattii* Greenm.
- 11b. Lámina con un solo tipo de tricoma no glandular (tipo 2g) 12
- 12a. Tricomas distribuidos en ambas superficies foliares, pero restringidos a la lámina *S. doratophyllus* Benth.
- 12b. Tricomas distribuidos en ambas superficies foliares, incluyendo la vena media y los márgenes 13
- 13a. Tricomas ornamentados con papilas *S. callosus* Sch. Bip.
- 13b. Tricomas sin papilas *S. godmanii* Hemsl.

DISCUSIÓN

Las 14 especies de *Senecio* sección *Mulgediifolii* estudiadas presentaron tanto tricomas 2b como 2g, tipos ampliamente distribuidos entre los miembros de la tribu, por lo que no fueron suficientemente informativos para ser de utilidad desde el punto de vista taxonómico en la sección. Sin embargo, se identificaron dos tipos de tricomas y una variante que son distintivos y permiten reconocer algunas especies; por ejemplo, la variante 2a₁ es característica de *S. jacalensis* y está presente en ambas superficies foliares. El tricoma tipo 3d es característico de *S. polypodioides* (Greene) T. Durand & B.D. Jacks., observado en su superficie abaxial y restringido a la región de la vena media. Finalmente, el tipo 4a solo se localiza en el margen foliar de *S. roseus*. Los otros tipos y variante (2f, 2h y 2b₁ respectiva-

mente) están distribuidos entre los miembros de la sección en varias combinaciones, útiles también para caracterizar algunas especies. Por ejemplo, *S. bracteatus* y *S. conzattii* se distinguen por compartir los tricomas 2h; sin embargo, en *S. bracteatus* presentan papilas y en *S. conzattii* carecen de ornamentación. Cinco especies comparten la presencia de tricomas 2b₁, pero difieren entre ellas por su ubicación, presencia de ornamentaciones y la combinación con otros tricomas. Por ejemplo, en *S. doratophyllus* Benth. solo se observaron tricomas 2b₁ en el margen foliar y en el resto de la lámina son muy escasos los del tipo 2g. En cambio, *S. helodes* Benth. únicamente tiene tricomas 2b₁ ornamentados con papilas en el margen de la superficie adaxial y en *S. iodanthus* Greenm. se presentan en la vena media pero solo en la superficie abaxial y están ornamentados con papilas. *Senecio mulgediifolius* S. Schauer y *S. runcinatus* Less. comparten la presencia de los tricomas 2b₁ ornamentados con papilas y estrías junto con los 2f. Ambos tipos de tricomas en *S. mulgediifolius* se ubican en la vena media y en la superficie abaxial de lámina, siendo los 2f ornamentados solo con papilas. En *S. runcinatus* se encuentran los 2b₁ en la superficie adaxial y los 2f ornamentados con papilas y estrías en la superficie abaxial.

Otros estudios en Asteraceae han mostrado cómo los tricomas foliares son útiles para identificar especies, como es el caso de *Agoseris* Raf., *Andryala* L., *Cephalorrhynchus* Boiss., *Chondrilla* L., *Crepis* L., *Crepidium* Nakai, *Hieracium* L., *Hypochaeris* L. e *Ixeris* (Cass.) Cass. (Lactuceae, Krak y Mráz, 2008), *Artemisia* L. (Anthemideae; Hayat et al., 2009), *Flourensia* DC. (Heliantheae, Delbón et al., 2007), *Pentacalia* Cass. (Senecioneae; Lapp et al., 2013) o *Vernonanthura* H. Rob. y *Vernonia* Schreb. (Vernonieae; Redonda-Martínez et al., 2012). Su utilidad taxonómica también se ha evaluado en géneros de otras familias, como en *Banisteriopsis* C.B. Rob. ex Small, *Byrsonima* Rich. ex Kunth y *Heteropterys* Kunth (Malpighiaceae, Silva-Araújo et al., 2010), *Cuphea* P. Browne (Lythraceae; Amarasinghe et al., 1991) o *Hibiscus* L. (Malvaceae; Shaheen et al., 2009), donde rasgos micromorfológicos y tipos de tricomas fueron útiles en la identificación de algunas especies.

Diversidad de tricomas en *Senecio* sección *Mulgediifolii*

Según Johnson (1975), no es extraño que más de un tipo de tricoma se presente en un órgano, rasgo que es evidente en las hojas de *Senecio* sección *Mulgediifolii*. En la superficie adaxial es común observar un solo tipo de tricoma, pero en la superficie abaxial pueden presentarse dos o hasta cinco tipos (Cuadro 2).

Las células que constituyen el cuerpo de los tricomas y sus variantes presentaron paredes celulares transversas, con excepción de los tricomas del tipo 2h, donde 1-2 de las células superiores contienen paredes celulares oblicuas y punteadas, similares a una placa de perforación escalariiforme. Una estructura similar fue reportada por Ragonese (1990) para tricomas no glandulares en *Nassauvia lagascae* (Don) F. Meigen (Asteraceae: Mutisieae), en los cuales las 4-5 células superiores tienen paredes de unión muy oblicuas y punteadas. Debido a la escasez de reportes sobre la presencia de punteaduras en tricomas, se desconoce qué tan comunes son en Asteraceae.

Las células epidérmicas crean una escultura sobre la superficie foliar, la cual también se puede observar sobre los tricomas. En *S. iodanthus* y *S. runcinatus*, por ejemplo, las células epidérmicas presentan estrías o plegamientos paralelos, en el área que Koch et al. (2009) denominan campo anticlinal y en el campo central se generan tricomas cuyo tipo de escultura es la continuación de los pliegues o estrías del campo anticlinal. Además, se pueden presentar asociadas papilas convexas, que por su cercanía llegan a parecer pliegues papilosos. En *S. polypodioides*, la escultura del tricoma es papilosa o verrugosa, al igual que en el campo anticlinal de la célula epidérmica; este tipo de escultura es la más frecuente en *Senecio* sección *Mulgediifolii*, principalmente en la superficie abaxial. La función que los pliegues y papilas pueden tener sobre las células epidérmicas de las hojas y sus tricomas es aún incierta. Sin embargo, la escultura como influencia en la humectación de la superficie de las flores está cobrando cierto interés científico (Koch et al., 2009).

La cera epicuticular ha sido de gran interés en estudios botánicos, pero su mención es rara respecto a su pre-



sencia en los tricomas. De acuerdo con la clasificación propuesta por Barthlott et al. (1998) para la cera epicuticular en plantas, el tipo de cera identificado en los tricomas de *Senecio* sección *Mulgediifolii* es en forma de costras. La posible función de la cera sobre la superficie epidérmica, así como en los tricomas, es variada (Brewer et al., 1991; Koch et al., 2009). Por ejemplo, la densidad de tricomas y la presencia de cera pueden influir en la humectabilidad de la superficie foliar, actuando como un repelente al agua y ayudando a mantener una superficie epidérmica seca, la cual evitaría el crecimiento de microorganismos patógenos, incluyendo bacterias y hongos (Koch et al., 2009). De igual forma, evitan la formación de una película de agua sobre la superficie foliar, lo que ayuda al intercambio de CO₂, el cual se difunde más rápidamente en el aire que en el agua (Brewer et al., 1991), favoreciendo así la actividad fotosintética.

En este estudio no se encontró un patrón específico en cuanto a la ornamentación y depósitos de cera para los seis tipos morfológicos de tricomas y sus variantes. No obstante, como se ha discutido, la combinación de estos caracteres puede ser útil para reconocer especies de la sección *Mulgediifolii*, como se demuestra con la clave de identificación.

CONTRIBUCIONES DE LOS AUTORES

AR y JLV concibieron y diseñaron el estudio. AR y TT llevaron a cabo las observaciones y la escritura del manuscrito. Todos los autores contribuyeron a la discusión, revisión y aprobación del manuscrito final.

FINANCIAMIENTO

Este trabajo no recibió ningún financiamiento.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece al Laboratorio de Apoyo a la Investigación del Jardín Botánico del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México y a su responsable, Estela Sandoval, por proporcionar los medios técnicos para llevar a cabo este trabajo. Al Instituto de Biología por las facilidades prestadas a lo largo de esta investigación, Sara Fuentes ayudó con el trabajo en el MEB y Julio César Montero con el trabajo gráfico para la preparación de las figuras. Finalmente

se agradece a dos revisores anónimos por sus valiosos comentarios y sugerencias.

LITERATURA CITADA

- Adedeji, O. y O. A. Jewoola. 2008. Importance of leaf epidermal characters in the Asteraceae family. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca* 36(2): 7-16. DOI: <http://dx.doi.org/10.15835/nbha362243>
- Amarasinghe, S., S. A. Graham y A. Graham. 1991. Trichome morphology in the genus *Cuphea* (Lythraceae). *Botanical Gazette* 152(1): 77-90. DOI: <http://dx.doi.org/10.1086/337866>
- Barkley, T. M. 1985. Infrageneric groups in *Senecio*, s.l., and *Cacalia*, s.l. (Asteraceae Senecioneae) in Mexico and Central America. *Brittonia* 37(2): 211-218. DOI: <http://dx.doi.org/10.2307/2806113>
- Barthlott, W., C. Neinhuis, D. Cutler, F. Ditsch, I. Meusel, I. Theisen y H. Wilhelmi. 1998. Classification and terminology of plant epicuticular waxes. *Botanical Journal of the Linnean Society* 126(3): 237-260. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8339.1998.tb02529.x>
- Brewer, C. A., W. K. Smith y T. C. Vogelmann. 1991. Functional interaction between leaf trichomes, leaf wettability and the optical properties of water droplets. *Plant, Cell and Environment* 14(9): 955-962. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-3040.1991.tb00965.x>
- Carlquist, S. 1961. *Comparative plant anatomy*. Holt, Rinehart y Winston Inc., New York, USA. 146 pp.
- De Andrade, M., B. Loeuille, C. Moriani, G. F. Melo-de Pinna y J. Rubens. 2014. Diversity of non-glandular trichomes in subtribe Lychnophorinae (Asteraceae: Vernonieae) and taxonomic implications. *Plant Systematics and Evolution* 300(5): 1219-1233. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s00606-013-0957-9>
- Delbón, N., M. T. Cosa, N. Dottori y L. Stiefkens. 2007. Análisis comparativo de los caracteres epidérmicos en *Flourensia campestris* y *F. oolepis* (Asteraceae). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 42(3-4): 245-250.
- Faust, W. Z. y S. B. Jones Jr. 1973. The systematic value of trichome complements in a North American group of *Vernonia* (Compositae). *Rhodora* 75(804): 517-528.

- Freire, S. E., E. Urtubey y D. A. Giuliano. 2007. Epidermal characters of *Baccharis* (Asteraceae) species used in traditional medicine. *Caldasia* 29(1): 23-38.
- Funk, V. A., A. Susanna, T. F. Stuessy y H. Robinson. 2009. Classification of Compositae. In: Funk, V. A., A. Susanna, T. F. Stuessy and R. J. Bayer (eds.). *Systematics, Evolution and Biogeography of the Compositae*. IAPT. Vienna, Austria. Pp. 171-189.
- Hayat, M. W., M. Ashraf, M. A. Khan, G. Yasmin, N. Shaheen y S. Jabeen. 2009. Diversity of foliar trichomes and their systematic implications in the genus *Artemisia* (Asteraceae). *International Journal of Agriculture and Biology* 11(5): 566-570.
- Jeffrey, C. 1987. Developing descriptors for systematic analyses of Senecioneae (Compositae). *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 108: 201-211.
- Johnson, H. B. 1975. Plant pubescence: an ecological perspective. *Botanical Review* 41(3): 233-258. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/BF02860838>
- Koch, K., B. Bhushan y W. Barthlott. 2009. Multifunctional surface structures of plants: An inspiration for biomimetics. *Progress in Materials Science* 54(2): 137-178. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.pmatsci.2008.07.003>
- Krak, K. y P. Mráz. 2008. Trichomes in the tribe Lactuceae (Asteraceae)-taxonomic implications. *Biologia* 63(5): 616-630. DOI: <http://dx.doi.org/10.2478/s11756-008-0106-z>
- Lapp, M., D. Jáuregui, P. Torrecilla y T. Ruiz-Zapata. 2013. Anatomía de la lámina foliar de diez especies de *Pentalia* Cass. (Senecioneae-Asteraceae), presentes en Venezuela. *Ernstia* 23(1): 25-46.
- Locquin, M. y M. Langeron. 1985. *Manual de microscopía*. Ed. Labor. Barcelona, España. 373 pp.
- Payne, W. W. 1978. A glossary of plant hair terminology. *Brittonia* 30(2): 239-255. DOI: <http://dx.doi.org/10.2307/2806659>
- Pelser, P. B., B. Nordenstam, J. Kadereit y L. Watson. 2007. An ITS phylogeny of tribe Senecioneae (Asteraceae) and a new delimitation of *Senecio* L. *Taxon* 56(4): 1077-1104. DOI: <http://dx.doi.org/10.2307/25065905>
- Pope, G. V. 1982. Cypselas and trichomes as a source of taxonomic characters in the erlangeoid genera. *Kirkia* 12(2): 203-231.
- Ragonose, A. M. 1990. Caracteres xeromorfos foliares de *Nassauvia lagascae* (Compositae). *Darwiniana* 30(1-4): 1-10.
- Redonda-Martínez, R., J. L. Villaseñor y T. Terrazas. 2012. Trichome diversity in the Vernonieae (Asteraceae) of Mexico I: *Vernonanthura* and *Vernonia* (Vernoniinae). *Journal of the Torrey Botanical Society* 139(3): 235-247. DOI: <http://dx.doi.org/10.3159/TORREY-D-11-00069.1>
- Redonda-Martínez, R., J. L. Villaseñor y T. Terrazas. 2016. Trichome diversity in the subtribe Leiboldiinae (Vernonieae, Asteraceae). *Journal of the Torrey Botanical Society* 143(3): 298-310. DOI: <http://dx.doi.org/10.3159/TORREY-D-14-00062.1>
- Shaheen, N., M. Ajab, M. Q. Hayat y G. Yasmin. 2009. Diversity of foliar trichomes and their systematic relevance in the genus *Hibiscus* (Malvaceae). *International Journal of Agriculture and Biology* 11(3): 279-284.
- Silva-Araújo, J., A. Alves, L. Campos y R. Strozi. 2010. Leaf anatomy as an additional taxonomy tool for 16 species of Malpighiaceae found in the Cerrado area (Brazil). *Plant Systematics and Evolution* 286(1): 117-131. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s00606-010-0268-3>
- Szymura, M. y K. Wolski. 2011. Leaf epidermis traits as tool to identify *Solidago* L. taxa in Poland. *Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica* 53(1): 38-46. DOI: <http://dx.doi.org/10.2478/v10182-011-0006-3>
- Theobald, W. L., J. L. Krahulik y R. C. Rollins. 1979. Trichome description and classification. In: Metcalf, C. R. y L. Chalk (eds.). *Anatomy of the Dicotyledons. Volume I. Systematic anatomy of the leaf and stem*. 2nd ed. Clarendon Press. Oxford, UK. Pp. 40-53.
- Villaseñor, R. J. L. 1991. The systematics of *Senecio* section *Mulgediifolii* (Asteraceae: Senecioneae). Ph. D. Dissertation. The Claremont Graduate School. Claremont, California, USA. 241 pp.
- Villaseñor, J. L., E. Ortiz y G. Segura. 2005. Catálogo taxonómico-geográfico de las Senecioneae mexicanas. Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Biología. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. CE031. México, D.F., México.