

PATRONES DE ENGROSAMIENTO DE LA PARED ENDOTECIAL EN GÉNEROS DE SENECTIONEAE (ASTEROIDEAE-ASTERACEAE) DE VENEZUELA

Pedro Torrecilla y Marlene Lapp

Instituto de Botánica Agrícola, Facultad de Agronomía, Universidad Central de
Venezuela. Maracay, Venezuela. torrecillap@agr.ucv.ve

COMPENDIO

Estudios realizados en diversos taxones han demostrado el valor sistemático de los engrosamientos de las paredes de las células endoteciales. En el presente trabajo se estudia este carácter en 38 especies de 15 géneros de Senecioneae. El material se obtuvo de muestras de los herbarios COL, MY y VEN. Las anteras, previamente hidratadas, fueron aclaradas sumergiéndolas en hipoclorito de sodio al 12,5% durante 10-15 min, siendo posteriormente lavadas en agua destilada, a fin de preparar láminas semipermanentes para observaciones con un microscopio óptico con contraste de fases. Se detectaron tres patrones básicos: radial, polarizado y transicional. Las especies estudiadas correspondientes a los géneros *Dendrophorbium*, *Cabreriella*, *Emilia*, *Erechtites*, *Monticalia*, *Pentacalia*, *Scrobicaria*, *Senecio* y *Werneria*, presentan un patrón endotecial radial; mientras que en las especies de los géneros *Aequatorium*, *Arbelaezaster*, *Gynoxys* y *Paragynoxys*, es polarizado. *Lasiocephalus* muestra tanto el patrón radial, como el polarizado transversal hacia el borde externo del endotecio. En *Pseudogynoxys*, se observa desde el patrón transicional adjunto al conectivo, pasando por el radial, hasta el polarizado transversal hacia el margen externo.

PALABRAS CLAVE

Asteraceae, Senecioneae, Senecioninae, Tussilagininae, endotecio.

**PATTERNS OF ENDOTHECIAL WALL THICKENINGS IN
SENECIONEAE GENERA (ASTEROIDEAE-ASTERACEAE)
FROM VENEZUELA**

ABSTRACT

Endothecial patterns are of systematic value for diverse plant taxa. We studied this character for 38 species of 15 genera of Senecioneae. Plant material was obtained from specimens deposited in COL, MY and VEN herbaria. Anthers, previously hydrated, were clarified in a solution of sodium hypochlorite (12,5%) for about 10-15 min and washed with distilled water. Afterward semi-permanent slides were prepared and observed with a phase-contrast microscope. We recognized three basic patterns: radial, transitional and polarized. The species studied belonging to genera *Dendrophorbium*, *Cabrieriella*, *Emilia*, *Erechtites*, *Monticalia*, *Pentacalia*, *Scrobicaria*, *Senecio* and *Werneria*, showed a radial pattern, while for the members of *Aequatorium*, *Arbelaezaster*, *Gynoxys* and *Paragynoxys* a polar pattern was observed. In *Lasiocephalus* radial and transversal polar patterns were distinguished towards the external borderline of the endothecium. In *Pseudogynoxys* we observed a transitional pattern near the connective, changing to radial thickenings and to transversal polarized towards the external margin.

KEY WORDS

Asteraceae, Senecioneae, Senecioninae, Tussilagininae, endothecio.

INTRODUCCIÓN

El endotecio es definido como la capa hipodérmica de las paredes de las anteras, cuyas células tienen engrosamiento discontinuos, formando diferentes patrones (Carrizo 2002). La mayoría de las Angiospermas poseen patrones característicos de engrosamiento de las paredes de las células endoteciales de la antera; dichas células conforman un tejido mecánico capaz de movimientos higroscópicos, que desempeña un papel en la dehiscencia de la antera al secarse, así como en mantener abierto el saco polínico para permitir la salida total del polen (Esau 1977, Curtis y Lersten 1995, D'arcy 1996, Manning 1996). En pruebas realizadas con floroglucinol en anteras de Orchidaceae, detectaron la presencia de lignina en la formación de los engrosamientos endoteciales (Freudenstein 1991); aunque se ha señalado la composición celulósica e incluso de calosa (Manning 1996).

En algunas familias, tales como Melastomataceae y Solanaceae (*Solanum*), donde la dehiscencia es poricida, no existen tales engrosamientos en el tejido endotecial; en Asterales la liberación del polen ocurre por un mecanismo de presentación secundaria debido a la acción de émbolo del estilo, ante lo cual la función esencial del engrosamiento endotecial ha pasado aparentemente a segundo plano, cuestión que se evidencia en la reducción del engrosamiento en los diferentes patrones en comparación con otros taxones (Robinson 1981, D'arcy 1996).

Noel (1983) señaló que los patrones de engrosamiento del endotecio o también llamada capa fibrosa hipodermal, pueden tener importancia taxonómica y filogenética; al mismo tiempo propuso un esquema de nomenclatura y codificación para la identificación y descripción de los distintos patrones de engrosamientos.

La diversidad endotecial ha sido estudiada desde el punto de vista sistemático en varias familias, tales como: Araceae (French 1985, 1986), Iridaceae (Manning y Goldblatt 1990), Poales y Restionales (Manning y Linder 1990), Orchidaceae (Freudenstein 1991) y Solanaceae (Carrizo 2002). Algunos de estos estudios han demostrado que el endotecio es taxonómicamente significativo a diferentes niveles; de hecho, en trabajos como los de Manning y Goldblatt (1990) y Manning y Linder (1990), los caracteres endoteciales proporcionaron información filogenética relevante. Sin embargo, aún no ha sido suficientemente investigado el potencial de este carácter para proveer datos de utilidad filogenética, considerando que los patrones de engrosamiento parecen estar libres de constricciones funcionales y ecológicas, por lo que pueden ser informativos en grupos con extrema divergencia o reducción floral (Manning 1996).

En Asteraceae, uno de los primeros estudios sobre el engrosamiento del tejido endotecial fue el de Dormer (1962), quien dirigió la atención hacia la «capa fibrosa» o tejido endotecial de la pared de la antera, conformada por células esencialmente tabulares, con paredes periclinales de contorno variable y formas desde polígonos isodiamétricos, irregulares hasta rectángulos, regulares y patrones fusiformes alargados. Sin embargo, mucho menos importante este carácter desde el punto de vista sistemático que los patrones de engrosamiento. Este autor, basándose en los engrosamientos de las células, distinguió tres tipos principales: polarizado (engrosamientos restringidos a las paredes celulares longitudinales o a las transversales), radial (engrosamientos en todas las paredes anticlinales de las células) y transicionales (paredes anticlinales más o menos

uniformemente engrosadas). En la categoría de polarizados se pueden reconocer: polarizados transversales y polarizados longitudinales. Dormer (1962), además mencionó que tanto el tipo polarizado como el radial son comunes en la tribu Senecioneae y ambos tipos muestran una interesante correlación con otros caracteres diagnósticos. Estas observaciones fueron confirmadas por Nordenstam (1978) y Wetter (1983), quienes detectaron los dos tipos de engrosamiento en Senecioneae. Además el último autor señala que en la mayoría de las compuestas, excepto en la tribu Lactuceae, el tipo transicional está restringido a una zona estrecha cercana al conectivo. Sundberg (1985), en su evaluación de la utilidad de microcaracteres en la delimitación de géneros en la tribu Astereae, incluyó los patrones de engrosamiento de las células del endotecio. Vincent y Getliffe (1988) estudiaron el endotecio en *Senecio*, llegando incluso a segregar especies de este género basándose en dicho carácter. Abid y Qaiser (2004) estudiaron el endotecio en *Inule* y géneros relacionados (Inuleae), encontrando los patrones de engrosamiento: radial, transicional y polarizado, los cuales aportan información útil para la diferenciación genérica.

Los tipos de engrosamiento endoteciales polarizado y radial, han sido señalados por diversos autores, en congruencia con otros caracteres, tal como la forma del collar del filamento estaminal (cilíndrico versus balusteriforme), como de utilidad para delimitar grupos informales o taxones intratribales dentro de Senecioneae, tal es el caso de los llamados grupo «cacalioideo» y grupo «senecioideo» de Nordenstam (1978) y las divisiones subtribales de Jeffrey y Chen Yi-ling (1984) y Bremer (1994) a saber: Senecioninae (engrosamiento endotecial radial y collar del filamento estaminal balusteriforme) y Tussilaginatae (engrosamiento endotecial polarizado transversal y collar del filamento estaminal cilíndrico).

En el presente trabajo se caracterizan los diferentes patrones de engrosamiento del endotecio en 38 especies de 15 géneros de Senecioneae (Asteraceae) presentes en Venezuela, a fin de establecer el posible valor sistemático de este carácter.

MATERIALES Y MÉTODOS

El material se obtuvo de muestras de los herbarios: COL, VEN, MY, de las cuales se tomaron anteras maduras. Fueron estudiados 46 especímenes, representando 38 especies y 15 géneros de la tribu Senecioneae (Tabla I), reconocidos por Bremer (1994) y Badillo *et al.* (2008).

Desde el punto de vista técnico, las observaciones de los engrosamiento de la pared endotecial se realizan a partir del aclarado de las anteras, sumergiéndolas en hipoclorito de sodio a concentraciones y tiempos variables dependiendo de la histología de las mismas (French 1985). En la presente investigación, por tratarse de anteras sumamente delicadas, se realizaron aclarados a una baja concentración de hipoclorito de sodio y por tiempos de inmersión relativamente cortos. Los capítulos fueron hidratados sumergiéndolos en agua hirviendo por 3 min, procediéndose a remover las anteras, las cuales fueron aclaradas sumergiéndolas en hipoclorito de sodio al 12,5% durante 10-15 min a temperatura ambiente, siendo posteriormente lavadas en agua destilada, a fin de preparar láminas semipermanentes con glicerina/agua (1:1) las cuales fueron observadas con un microscopio óptico marca NIKON, modelo ECLIPSE E-200, con contraste de fases. Las observaciones del patrón de engrosamiento endotecial se realizaron tratando de estudiar toda el área de la pared de la antera, entre la región tabular del conectivo y el estomio. Se tomaron imágenes digitales con una cámara adaptada al microscopio. Para el establecimiento de los patrones de engrosamiento endoteciales, se siguió la terminología de Dormer (1962) y Nordenstam (1978).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En las especies estudiadas de la tribu Senecioneae, se encontraron los tres tipos de engrosamientos de las paredes endoteciales (Tabla I). Los engrosamientos polarizados transversales se presentaron en las especies de los géneros *Aequatorium*, *Arbelaezaster*, *Gynoxys* (Fig. 1 A-D) y *Paragynoxys*. Los del tipo radial se encontraron en las especies de los géneros *Cabrieriella*, *Dendrophorbium*, *Erechtites*, *Monticalia*, *Pentacalia*, *Scrobicaria*, *Senecio* y *Werneria* (Fig. 2 y 3 A-B). En el caso de *Emilia* (Fig. 3 C-D), el patrón de engrosamiento es mayormente polarizado longitudinal, aunque en ocasiones se observan también engrosamientos en las paredes transversales, siendo entonces un patrón radial. En las especies de *Pseudogynoxys*, se observó en *P. chenopodiodes* (Fig. 3 E), que el patrón varía de transicional, con las paredes anticlinales más o menos uniformemente engrosadas adjunto al conectivo, pasando por un patrón radial a polarizado longitudinal, hasta el patrón polarizado transversal hacia el margen de la antera; mientras que en *P. benthamii* (Fig. 3 F), *P. bogotensis* y *P. cumingii* sólo se presentó el patrón polarizado transversal. *Lasiocephalus* mostró patrones variados en la estructura de la antera; *L. doryphyllus*, exhibió un patrón polarizado transversal cerca del conectivo y

la zona media, transformándose en radial hacia el margen (Fig. 1 E); *L. longipenicillatus*, evidenció un patrón mayormente radial, con algunas hileras polarizadas transversales hacia el margen (Fig. 1 F); *L. otophorus*, presentó dos hileras de células con paredes homogéneamente engrosadas (patrón transicional) adjuntas al conectivo y el resto con un patrón polarizado transversal. Mientras que en *L. gargantus* predominó el patrón polarizado transversal. La presencia del llamado tejido endotelial transicional cerca del conectivo, detectada en *Pseudogynoxys* y *Lasiocephalus*, fue ya señalada por Nordenstam (1978), indicando que está restringido al área adyacente al conectivo en la mayoría de Asteraceae. Según diversos autores, existe una secuencia predominante de tipos de engrosamientos endoteliales en la pared de la antera, comenzando con el tipo transicional adyacente a la región tabular del conectivo, seguido por el radial y finalmente el polarizado adyacente al estomio (Nordenstam 1978, Wetter 1983, Manning 1996); sin embargo, se pudo evidenciar que no siempre este es el orden, ni necesariamente se encuentran los tres tipos de engrosamiento en una teca.

Los trabajos sistemáticos más recientes, basados en datos morfológicos y moleculares, para Senecioneae, reconocen al menos dos agrupamientos claramente definidos, que en la mayoría de los casos se categorizan como subtribus: Senecioninae y Tussilagininae (Bremer 1994, Panero *et al.* 1999, Bain y Golden 2000, Pelsler *et al.* 2007). Entre los caracteres morfológicos mencionados como informativos para la definición de estos agrupamientos, se encuentra el patrón de engrosamiento de las paredes de las células del tejido endotelial; señalándose como radial en Senecioninae y polarizado transversal en Tussilagininae (Bremer 1994). Los resultados obtenidos en el trabajo de Pelsler *et al.* (2007), la hasta ahora más completa filogenia molecular de Senecioneae, parecen ser en gran parte congruentes con la distribución taxonómica de los patrones de engrosamiento endotelial, lo cual apoya la posible señal filogenética de este carácter.

Si se analizan los resultados obtenidos para los géneros estudiados en función de las propuestas sistemáticas y filogenia cladística basada en datos morfológicos de Bremer (1994) y la filogenia molecular de Pelsler *et al.* (2007), se observa que existe congruencia entre lo encontrado en esta investigación y lo señalado por dichos autores para los casos de *Dendrophorbium*, *Erechtites*, *Emilia*, *Monticalia*, *Pentacalia*, *Senecio* y *Werneria*, los cuales poseen patrones de engrosamiento radiales y han sido incluidas en Senecioninae; así como respecto a *Aequatorium*, *Gynoxys* y *Paragynoxys*, que poseen patrones de engrosamiento polarizados transversales y han sido incluidas en Tussilagininae.

Por su parte, *Arbelaezaster*, género monoespecífico endémico de los Andes colombo-venezolanos, que fue incluido por Bremer (1994) en Senecioninae, pese a no haberlo incorporado en su análisis cladístico morfológico, así como tampoco fue considerado por Pelsner *et al.* (2007) en su estudio molecular, en el presente trabajo mostró un patrón de engrosamiento endotencial polarizado transversal, lo cual corresponde con una circunscripción tusilaginiode, aunque posee un collar del filamento balusteriforme característico de Senecioninae.

Por el contrario, *Cabrieriella*, un género con dos especies también endémicas de los Andes colombo-venezolanos, es ubicado por Bremer (1994) en Tussilagininae (tampoco fue incorporado en su análisis cladístico, ni considerado en Pelsner *et al.* 2007). En el presente trabajo se detecta un patrón de engrosamiento radial en ambas especies de *Cabrieriella*, lo cual las caracterizaría como senecioideas, aunque muestran un collar del filamento cilíndrico, característico de Tussilagininae.

La variación de patrones observada en *Lasiocephalus* (Andes desde Ecuador hasta Venezuela) y *Pseudogynoxys* (propio de América Central y América del Sur), dirige la atención hacia las dificultades que puede presentar el patrón de engrosamiento endotencial como carácter informativo a nivel sistemático; en ambos casos se observó en algunas especies el predominio de un patrón de engrosamiento endotencial polarizado transversal, lo cual las ubicaría en Tussilagininae, siendo incongruente con otros caracteres típicos de los senecioideos, tal como el collar del filamento estaminal balusteriforme. Tanto Bremer (1994), como Pelsner *et al.* (2007) incluyen estos géneros en Senecioninae.

Finalmente, *Scrobicaria*, conformado por dos especies endémicas de los Andes colombo-venezolanos, es considerado por Bremer (1994) como perteneciente a las Tussilagininae, mientras que en Pelsner *et al.* (2007) aparece en el clado Senecioninae. Nordenstam (1978) señala que el patrón de engrosamiento en *Scrobicaria* es predominantemente «polarizado», pero con engrosamientos irregularmente distribuidos en las paredes verticales. En el presente estudio, las dos especies de este género mostraron engrosamientos endoteciales claramente radiales, lo cual apoya la hipótesis de Pelsner *et al.* (2007), sin embargo, el collar del filamento estaminal es del tipo tusilaginiodeo.

Tabla I. Géneros, especies, especímenes analizados y patrón endotelial.

Taxón	Colector, Número de colección y Herbario	Patrón Endotelial
<i>Aequatorium</i>		
B. Nord.		
<i>A. verrucosum</i> Wedd.	O. Rangel. N° 134 (COL)	Polarizado transversal
<i>Arbelaezaster</i>		
Cuatrec.		
<i>Arbelaezaster ellsworthii</i>	B. Trujillo. N° 10918 (MY)	Polarizado transversal
<i>Cabreriella</i>		
Cuatrec.		
<i>C. oppositicordia</i> (Cuatrec.) Cuatrec.	R. T. González y H. J. Rodríguez Torres. N°091 (COL)	Radial
<i>C. sanctae – martaе</i> (Greenm.) Cuatrec.	R. Castañeda. N° 170 (COL) J. Cuatrecasas y R. Romero Castañeda. N° 24680 (COL)	Radial
<i>Dendrophorbium</i>		
(Cuatrc.) Jeffrey		
<i>D. reflexum</i> (Kunth) Jeffrey	C. E de Rojas, V. Badillo y J. Panero. N° 4467 (MY)	Radial
<i>Emilia</i> Cass.		
<i>E. fosbergii</i> Nicolson	B. Trujillo. N° 10383 (MY)	De Polarizado longitudinal a radial.
<i>E. sonchifolia</i> (L.) DC.	B. Trujillo. N°6740 (MY) C. Burandt y R. Wingfield. N° V0614 (MY)	De Polarizado longitudinal a radial.
<i>Erechtites</i> Raf.		
<i>E. hieraciifolius</i> (L.) Raf. ex DC.	N. Xena. N° 1245 (MY)	Radial
<i>E. valerianifolius</i> (Link ex Spreng.) DC.	C. Burandt y E. Cotton. N° V0802 (MY)	Radial
<i>E. hieraciifolius</i> (L.) Raf. ex DC.	N. Xena. N° 1245 (MY)	Radial
<i>E. valerianifolius</i> (Link ex Spreng.) DC.	C. Burandt y E. Cotton. N° V0802 (MY)	Radial

Tabla I. Continuación

Taxón	Colector, Número de colección y Herbario	Patrón Endotecial
<i>Gynoxys</i> Cass.		
<i>G. meridana</i> Cuatrec.	M. López Figueiras. N° 8815 (MY)	Polarizado transversal
<i>G. violacea</i> Schultz-Bip ex Wedd.	C. B. de Rojas, Víctor Badillo y J. Panero. N° 4506 (MY) V. Vareschi. N° 32627 (VEN)	Polarizado transversal
<i>Lasiocephalus</i> Will. ex Schlecht.		
<i>L. doryphyllus</i> Cuatrec.	S. S. Tillett y K. W. Hong. N° 949 (MY)	Polarizado transversal hacia radial.
<i>L. gargantus</i> (Cuatrec.) Cuatrec.	J. Torres. N° 1327 (COL)	Predominó polarizado transversal.
<i>L. longipenicillatus</i> (Schultz-Bip. ex Sandw.) Cuatrec.	V. M. Badillo. N° 6853 (MY)	Mayormente radial, con hileras polarizadas transversales hacia el margen.
<i>L. otophorus</i> (Weed.) Cuatrec.	J. Cuatrecasas. N° 27646 (COL)	Dos hileras transicional adjuntas al conectivo y el resto polarizado transversal.
<i>Monticalia</i> Jeffrey		
<i>M. ramentosa</i> (Cuatrec.) Jeffrey	L. Ruíz-Terán y M. López-Figueira. N° 1321 (VEN)	Radial
<i>M. ruiteranii</i> (Cuatrec.) Jeffrey	R. Riina y R. Duno de Stefano. N° 498 (MY)	Radial
<i>Paragynoxys</i> (Cuatrec.) Cuatrec.		
<i>Paragynoxys meridana</i> (Cuatrec.) Cuatrec.	C. B. de Rojas, V. Badillo y J. Panero. N° 4426 (MY)	Polarizado transversal
<i>Pentacalia</i> Cass.		
<i>P. decomposita</i> (Schultz- Bip ex Hieron.) Cuatrec.	B. Stergios y R. Caracas. N° 18984 (MY)	Radial

Tabla I. Continuación

Taxón	Colector, Número de colección y Herbario	Patrón Endotecial
<i>P. flocculidens</i> (Schultz-Bip. ex Wedd.) Cuatrec.	V. M. Badillo. N° 3508 (MY)	Radial
<i>P. stergiosii</i> Badillo	R. F. Smith. N° 8471 (MY)	Radial
<i>Pseudogynoxys</i> (Greenm.) Cabrera		
<i>P. benthamii</i> (Baker) Cabrera	T. Romero. N° 504 (MY)	Polarizado transversal
<i>P. bogotensis</i> (Spreng.) Cuatrec.	L. Ruíz Terán y S. López-Palacios. N° 10390 (MY), L. Ruíz Terán y S. López Palacios. N° 10390 (VEN) B. Trujillo. N° 2785 (MY)	Polarizado transversal
<i>P. chenopodioides</i> (Kunth) Cabrera	T. Romero. N° 504 (MY) B. Trujillo. N° 1428 (MY)	Muestra la transición de transicional, radial y polarizado.
<i>P. cumingii</i> (Benth.) H. Rob. y Cuatrec.	L. Ruíz Terán y S. López Palacios. N° 1982 (MY)	Polarizado transversal
<i>Scrobicaria</i> Cass.		
<i>S. aquifolia</i> (Cuatrec.) B. Nord.	A. Charpin, F. Jacquemoud y L. Ruíz Terán N° 13232 (COL)	Radial
<i>S. ilicifolia</i> (L. f.) B. Nord.	L. Ruíz Terán, J. Loteyn y M. Lebran. N° 16028 (MY)	Radial
<i>Senecio</i> L.		
<i>S. aristeguietae</i> Cuatrec.	C. E. de Rojas, F. Rojas, V. M. Badillo y T. Ruíz. N° 3820 (MY)	Radial
<i>S. bicolor</i> Tod.	T. Romero. N° 128 (MY)	Radial
<i>S. minutus</i> DC.	A. Izuzquiza, J. Atienza, P. Bustos y E. Villanueva. N° 1142AI (MY)	Radial

Tabla I. Continuación

Taxón	Colector, Número de colección y Herbario	Patrón Endotecial
<i>S. roseus</i> Schultz- Bip	R. Velazquez. s/n. (MY)	Radial
<i>S. salignus</i> DC.	M. Nee y K. Taylor. N° 25868 (MY)	Radial
<i>S. subbruncinatus</i> Greenm.	B. Manara. S/N (MY) V. M. Badillo. N° 7759 (MY)	Radial
<i>S. tephrosioides</i> Turcz.	J. L. Luteyn, J. J. Pipoly, M. Lebron- Luteyn y J. A. Kallunki. N° 8851 (MY)	Radial
<i>S. vulgaris</i> L.	B. Trujillo. N° 9877 (MY) M. Ponce y B. Trujillo. N° 253 (MY)	Radial
<i>Werneria</i> Kunth		
<i>W. pygmaea</i> Gill. ex Hook.	P. E. Berry. N° 4199 (MY) A. Cardozo, E. Jiménez y X. Bastardo. N° 2066 (MY)	Radial

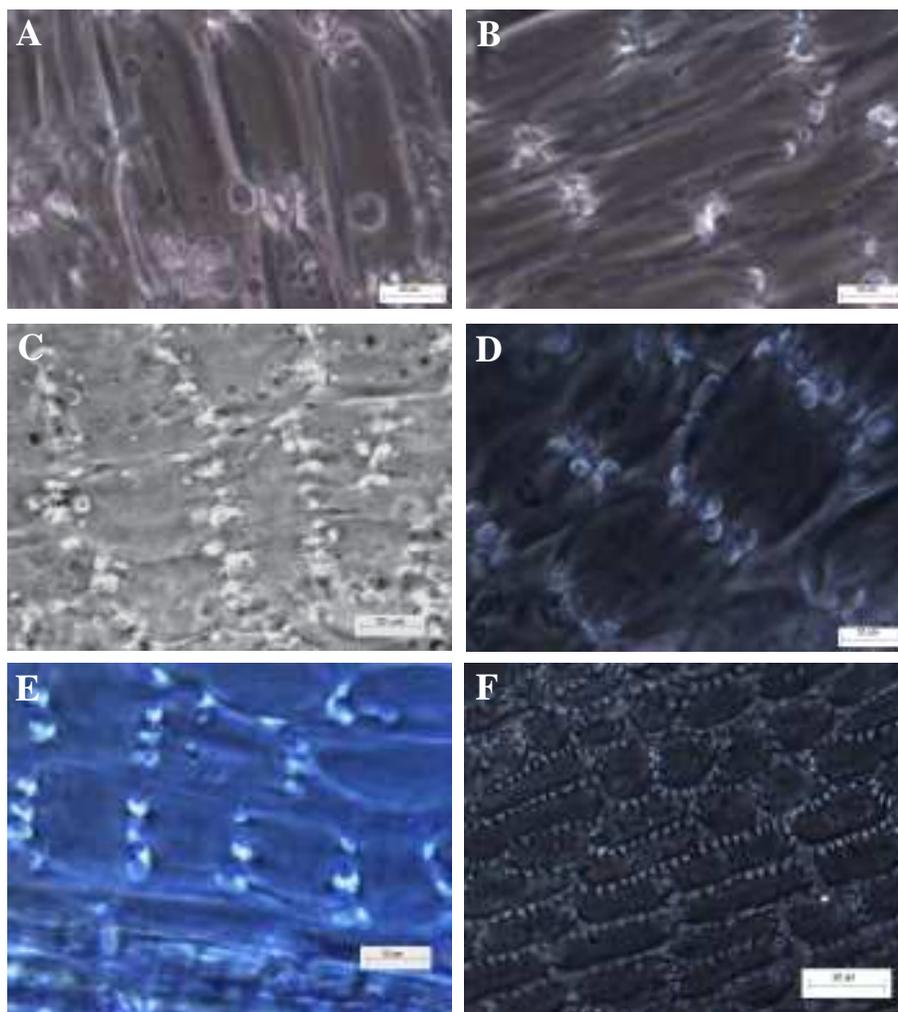


Fig. 1. Patrón de engrosamiento polarizado: A. *Aequatorium verrucosum*. B. *Arbelaezaster ellworthii*. C. *Gynoxys meridana*. D. *G. violacea*. E. *Lasiocephalus doryphyllus*. Patrón de engrosamiento endotelial radial: F. *L. longipenicellatus*.

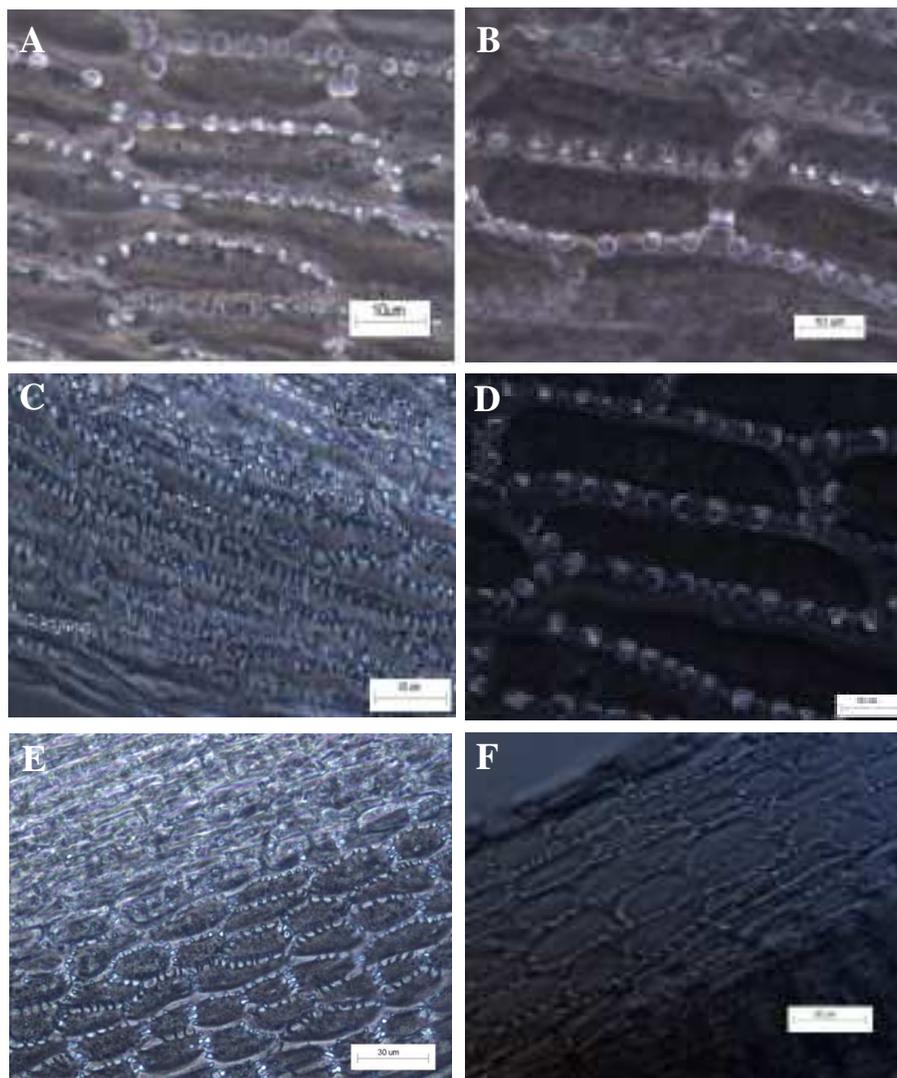


Fig. 2. Patrón de engrosamiento endotelial radial: A. *Cabrieriella oppositicordia*. B. *Dendrophorbium reflexum*. C. *Erechtites hieraciifolius*. D. *Pentacalia decomposita*. E. *Scrobicaria aquifolia*. F. *Senecio roseus*.

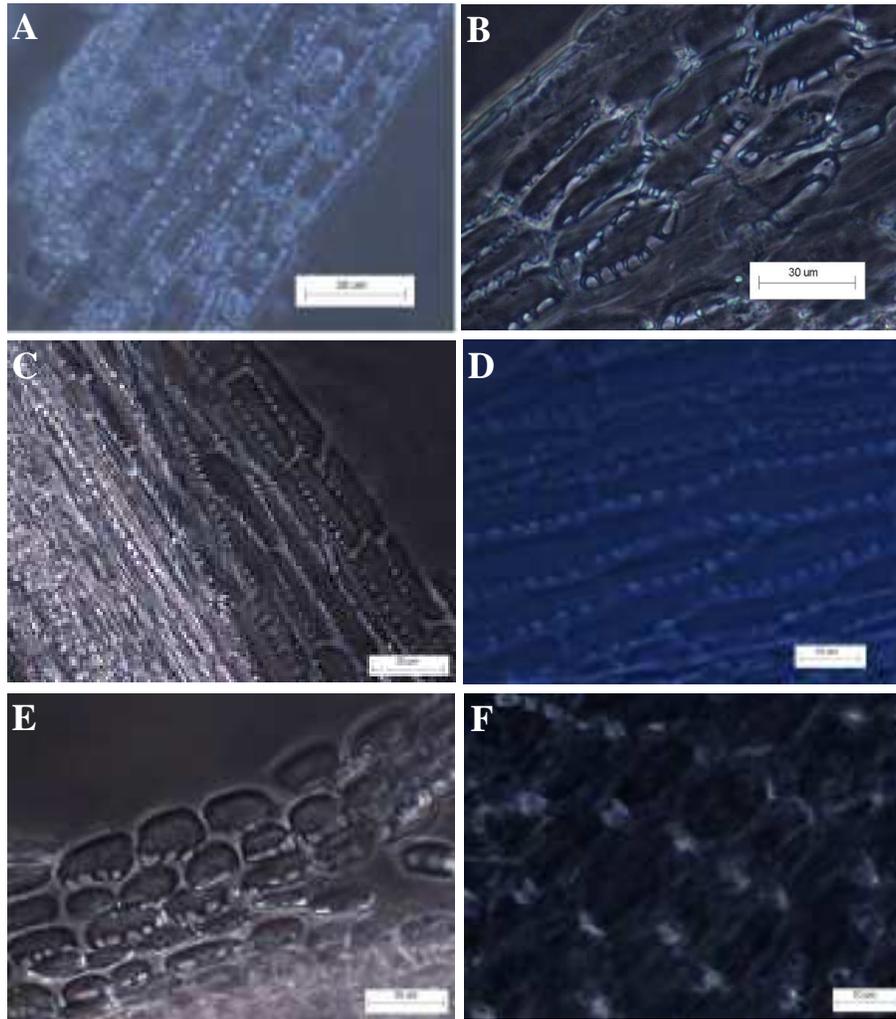


Fig. 3. Patrón de engrosamiento endotelial radial: A. *Senecio subruncinatus*. B. *Werneria pygmaea*. C. *Emilia fosbergii*. D. *E. sonchifolia*. Patrón transicional y polarizado: E. *Pseudogynoxys chenopodioides*. F. *P. benthamii*.

CONCLUSIONES

Como la mayoría de los caracteres morfológicos, los patrones de engrosamiento endotecial parecen mostrar cierto grado de homoplasicidad al ser contrastados con las hipótesis filogenéticas moleculares (Pelser *et al.* 2007) e incluso posiblemente cierto polimorfismo (casos *Lasiocephalus* y *Pseudogynoxys*), por lo que es un carácter que debe estudiarse con especial cuidado al momento de incluirlo en investigaciones filogenéticas.

AGRADECIMIENTO

Los autores agradecen al Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico (CDCH) de la Universidad Central de Venezuela por el financiamiento de este trabajo a través del Proyecto N° PG 01-7095-2008.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abid, R. and M. Qaiser. 2004. The endothecium in *Inula* L., and its allied genera (Inuleae – Compositae) from Pakistan and Kashmir. Pak. J. Bot. 36: 481-486.
- Badillo, V., S. Díaz-Piedrahita y C.E. Benítez. 2008. Asteraceae. In: Hokche, O., P. Berry y O. Huber (Eds). Nuevo catálogo de la flora vascular de Venezuela. 230-265. Fundación Instituto Botánico de Venezuela. 859 p.
- Bain, J.F. and J.L. Golden. 2000. A phylogeny of *Packera* (Senecioneae; Asteraceae) based on internal transcribed spacer region sequence data and a broad sampling of outgroups. Molec. Phylog. Evol. 16: 331-338.
- Bremer, K. 1994. Asteraceae: cladistics and classification. Timber Press. Portland. Oregon. USA. 752 p.
- Carrizo, G.C. 2002. An approach to the diversity of endotheacial thickenings in Solanaceae. Flora 197: 214-223.
- Curtis, J.D. and N.R. Lersten. 1995. Anatomical aspects of pollen release from staminate flowers of *Ambrosia trifida* (Asteraceae). J. Plant Sci. 156: 29-36.
- D'arcy, W.G. 1996. Anthers and stamens and what they do. In: W. G. D'arcy and R. C. Keating (Eds.). The Anther, form, function and phylogeny. 1-24. Cambridge University Press. New York, USA. 351 p.

- Dormer, K.J. 1962. The fibrous layer in the anthers of the Compositae. *New Phytologist* 6: 150-153.
- Esau, K. 1977. *Anatomy of seed plants*. Second edition. Publisher Wiley. New York, USA. 576 p.
- French, J.C. 1985. Patterns of endothelial wall thickenings in Araceae: Subfamilies Pothoideae and Monsteroideae. *Am. J. Bot.* 72: 472-486.
- French, J.C. 1986. Patterns of endothelial wall thickenings in Araceae: Subfamilies Colocasioideae, Aroideae, and Pistioideae. *Bot. Gaz.* 14: 166-179.
- Freudenstein, J.V. 1991. A systematic study of endothelial thickenings in the Orchidaceae. *Am. J. Bot.* 78: 766-781.
- Jeffrey, C. and Chen Yi-ling. 1984. Taxonomic studies on the Tribe Senecioneae (Compositae) of Eastern Asia. *Kew Bull.* 39: 205-446.
- Manning, J.C. 1996. Diversity of endothelial patterns in the angiosperms. In: W.G. D'arcy and R. C. Keating (Eds.). *The Anther, form, function and phylogeny*. 136-158. Cambridge University Press. New York, USA. 351 p.
- Manning, J.C. and P. Goldblatt. 1990. Endothecium in Iridaceae and its Systematic Implications. *Am. J. Bot.* 7: 527-532.
- Manning, J.C. and H.P. Linder. 1990. Cladistic analysis of patters of endothelial thickenings in the Poales/Restionales. *Am. J. Bot.* 77: 196-210.
- Noel, A.R.A. 1983. The endothecium a neglected criterion in taxonomy and phylogeny?. *Bothalia* 14: 833-838.
- Nordenstam, B. 1978. Taxonomic studies in the tribe Senecioneae (Compositae). *Opera Bot.* 44: 1-84.
- Panero, J.L., J. Francisco-Ortega, R.K. Jansen and A. Santos-Guerra. 1999. Molecular evidence for multiple origins of woodiness and New World biogeographic connection of the Macaronesian island endemic *Pericallis* (Asteraceae; Senecioneae). *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 96: 13886-13891.
- Pelser, B.P., B. Nordenstam, J. W. Kadereit and L.E. Watson. 2007. An ITS phylogeny of tribe Senecioneae (Asteraceae) and a new delimitation of *Senecio* L. *Taxon* 56: 1077-1104.

- Robinson, H. 1981. A revision of the tribal and subtribal limites of the Heliantheae (Asteraceae). *Smithsonian Contr. Bot.* 51: 1-102.
- Sundberg, S. 1985. Micromorphological characters as generic markers in the Astereae. *Taxon* 34: 31-37.
- Vincent, L.P.D. and F.M. Getliffe. 1988. The endothecium in *Senecio* (Asteraceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 97: 63-71.
- Wetter, M.A. 1983. Micromorphological characters and generic delimitation of some New World Senecioneae (Asteraceae). *Brittonia* 35: 1-22.