



# Tribus de Asteraceae en México, morfología y clave de identificación

## Tribes of Asteraceae in Mexico, morphology and identification key

Rosario Redonda-Martínez<sup>1,2</sup> 

### Resumen:

**Antecedentes y Objetivos:** La clasificación de Asteraceae ha cambiado considerablemente en las últimas dos décadas debido al uso de herramientas moleculares y microcaracteres que, al ser analizados en conjunto con datos morfológicos, han permitido no solo esclarecer las relaciones filogenéticas, sino también segregar y reconocer nuevas subfamilias y tribus. Los objetivos de este trabajo son presentar una clave de identificación para las tribus de Asteraceae nativas e introducidas en México e ilustrar sus principales caracteres diagnósticos.

**Métodos:** A partir de una revisión bibliográfica, de la observación de material fresco y herborizado o conservado en espíritu, se recopilaron las características distintivas de las tribus de Asteraceae nativas e introducidas que se encuentran en México. Empleando un microscopio estereoscópico con cámara incluida se fotografiaron estructuras en las que se aprecian los principales caracteres de cada tribu.

**Resultados clave:** Las características esenciales que permiten reconocer las 26 tribus de Asteraceae con presencia en México están en las cabezuelas; son el tipo de flores, la forma, orientación e indumento de las ramas del estilo, el ápice, la base y forma del collar de las anteras, la forma de las cipselas, presencia o ausencia de fitomelanina en las cipselas, así como la simetría, persistencia y tipo de elementos que integran el vilano.

**Conclusiones:** Por primera vez se presentan las características de las cabezuelas para las 26 tribus de Asteraceae que se distribuyen en México, además de los órganos asociados a ellas como son involucre, filarios, receptáculo, páleas, flores periféricas, flores centrales, androceo, estilo, cipselas y vilano. Dichas estructuras están descritas de manera sencilla e ilustradas con fotografías de material *in vivo*, herborizado o conservado en espíritu, destacando los caracteres diagnósticos de cada tribu, la morfología más común, así como las excepciones que ocurren en algunos de sus miembros.

**Palabras clave:** caracteres diagnósticos de las tribus, familia Compositae, micromorfología, taxonomía.

### Abstract:

**Background and Aims:** The classification of Asteraceae has changed considerably in the last two decades due to the use of molecular tools and microcharacters that, when analyzed together with morphological data, have allowed not only to clarify phylogenetic relationships, but also to segregate and recognize new subfamilies and tribes. This work aims to present an identification key for the native and introduced tribes of Asteraceae in Mexico and to illustrate their main diagnostic characters.

**Methods:** From a bibliographic review, the observation of the fresh and herborized material or preserved in spirit, the distinctive characteristics of the native and introduced tribes of Asteraceae found in Mexico were compiled. Using a stereoscopic microscope with an attached camera, the structures in which the main distinctive characteristics of each tribe can be seen were photographed.

**Key results:** The essential characteristics to identify the 26 tribes of Asteraceae present in Mexico are in the heads, being the type of florets, the shape, orientation, and pubescence of the branches of the style, the shape of the apex, base, and the collar of the anther, shape of the cypselas, presence or absence of phytomelanin in the cypselas, as well the symmetry, persistence, and type of elements of the pappus.

**Conclusions:** For the first time, the characteristics of the flower heads for the 26 tribes of Asteraceae distributed in Mexico are presented, in addition to the organs associated with them such as involucre, phyllaries, receptacle, paleas, peripheral florets, central florets, androecium, style, cypselas, and pappus. These structures are described in a simple way and illustrated with photographs of material *in vivo*, herbarium or preserved in spirit, highlighting the diagnostic characters of each tribe, the most common morphology, as well as the exceptions that occur in some of its members.

**Key words:** Compositae family, diagnostic characters of the tribes, micromorphology, taxonomy.

<sup>1</sup>Instituto de Ecología, A.C., Red de Diversidad Biológica del Occidente Mexicano, Centro Regional del Bajío, Av. Lázaro Cárdenas 253, 61600 Pátzcuaro, Michoacán, México.

<sup>2</sup>Autor para la correspondencia: [r.redonda.martinez@gmail.com](mailto:r.redonda.martinez@gmail.com)

Recibido: 19 de agosto de 2022.

Revisado: 12 de septiembre de 2022.

Aceptado por Marie-Stéphanie Samain: 14 de noviembre de 2022.

Publicado Primero en línea: 9 de diciembre de 2022.

Publicado: Acta Botanica Mexicana 129(2022).

Citar como: Redonda-Martínez, R. 2022. Tribus de Asteraceae en México, morfología y clave de identificación. Acta Botanica Mexicana 129: e2122. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm129.2022.2122>



Este es un artículo de acceso abierto bajo la licencia Creative Commons 4.0 Atribución-No Comercial (CC BY-NC 4.0 Internacional).

e-ISSN: 2448-7589

## Introducción

La familia Asteraceae o Compositae se caracteriza por presentar inflorescencias pseudánticas; es decir, que simulan una flor. Esas inflorescencias se conocen comúnmente como cabezuelas o capítulos, las cuales están conformadas por una o numerosas flores dispuestas sobre un receptáculo rodeado por un involucre de brácteas llamadas filarios, que simulan un cáliz. Cada cabezuela contiene una o numerosas flores gamopétalas epíginas con un cáliz modificado en un vilano, rara vez ausente, y estambres sinánteos, siendo este último su principal carácter diagnóstico (Funk et al., 2009). Es un grupo megadiverso: cálculos recientes estiman la existencia de 25,000 a 30,000 especies equivalentes a 10% de las Angiospermas conocidas a nivel mundial (Mandel et al., 2019). Actualmente sus miembros se agrupan en 16 subfamilias y 50 tribus (Susanna et al., 2020). Esas cifras contrastan con el número de grupos infrafamiliares reconocidos hasta finales del siglo XX, cuando se empleaba la clasificación de Bentham (1873) en la que las asteráceas estaban agrupadas en 13 tribus.

Las primeras clasificaciones de Asteraceae datan de épocas prelinneanas; desde entonces los caracteres florales y de las cabezuelas han sido fundamentales para reconocer grupos. Por ejemplo, Tournefort diferenció tres clases con base en los tipos de cabezuelas: 1) discoides y posiblemente disciformes, 2) únicamente con flores liguladas y 3) con flores radiadas en la periferia y discoides en el centro (Bonifacino et al., 2009). Mientras que Vaillant utilizó características de los filarios, el receptáculo y el vilano para identificar tres grupos: Cardueae, Cichorieae y Corymbiferae (Bonifacino et al., 2009).

Cassini (1816) propuso la primera clasificación tribal de Asteraceae. Él consideró que las características del estilo, el estigma, la corola y las cipselas eran las mejores para distinguir tribus. Además, reconoció tres grupos que serían equivalentes a algunas subfamilias actuales: Lactucées, Astérées y Carduacées; en ellos agrupó a las 19 tribus que reconoció en su propuesta de clasificación (Cassini, 1819). Bentham (1873) empleó los mismos criterios que Cassini, pero solo aceptó 13 tribus, aunque segregó a Helenieae de Heliantheae con base en la ausencia de páleas en el receptáculo. Small (1919) utilizó caracteres del estilo (forma, longitud y pubescencia) y las anteras (presencia o ausencia de

apéndices apicales, cauda y collar), a los que en conjunto denominó mecanismo de presentación secundaria del polen, para distinguir a las tribus Anthemideae, Calenduleae, Cichorieae, Heliantheae, Senecioneae y Vernonieae.

Cronquist (1955), estableciendo algunas diferencias en cuanto a relaciones y circunscripción con respecto a la propuesta de Bentham (1873), planteó una clasificación en la que incluyó 12 tribus, pues consideró a Heliantheae filogenéticamente más cercana a Eupatorieae que a Vernonieae e incluyó a Helenieae en Heliantheae argumentando que la ausencia de páleas en el receptáculo no era un carácter relevante para segregarla como un grupo independiente. Carlquist (1976) coincidió con las ideas de Cronquist y las plasmó en una propuesta en la que reconoció dos subfamilias, cada una con seis tribus. En Cichorioideae agrupó aquellas tribus con cabezuelas homógamas discoides y anteras caudadas, mientras que en Asteroideae incluyó las que presentaban cabezuelas radiadas y anteras ecaudadas.

Cronquist (1977) aceptó la clasificación de Carlquist (1976) y, con base en los tipos de flores presentes en las cabezuelas, separó a las compuestas en tres subfamilias, aunque solo asignó nombre a una de ellas. En la primera agrupó a las tribus con cabezuelas discoides cuyas flores tenían corolas tubulares actinomorfas, además de Mutisieae, con corolas bilabiadas. En la segunda incluyó aquellas tribus con cabezuelas heterógamas, con flores radiadas dispuestas en la periferia y tubulares en el centro. En la tercera, que correspondía a Lactuceae, reunió géneros y especies que presentaban cabezuelas con flores liguladas exclusivamente.

Los cambios más sustanciales en la clasificación de la familia ocurrieron con el inicio de estudios filogenéticos en grupos de divergencia temprana y a la par de la inclusión de microcaracteres, datos citogenéticos y moleculares (Bremer, 1987, 1996; Jansen y Palmer, 1987; Bremer y Jansen, 1992; Bremer et al., 1992; Karis et al., 1992). Las modificaciones se vieron reflejadas en la propuesta de Panero y Funk (2002), quienes circunscribieron cinco subfamilias y ocho tribus nuevas segregadas de Cichorioideae y Mutisieae. Años después reconocerían a otras tres subfamilias nuevas (Panero y Funk, 2008). En Asteroideae (la subfamilia que agrupa el mayor número de tribus y por tanto de géneros y especies de asteráceas), también se realizaron diversos

trabajos enfocados a aclarar la validez de algunos grupos (Karis, 1993a, 1993b, 1996); siendo la tribu Heliantheae *s.l.* una de las más estudiadas. En uno de los múltiples análisis enfocados a esclarecer sus relaciones filogenéticas, Karis (1993b) encontró que en Heliantheae *s.l.* se distinguían algunos grupos que podían elevarse a rango tribal: *Tagetes* L., *Coreopsidinae* y *Madiinae*. Posteriormente, Baldwin *et al.* (2002) emplearon datos moleculares y microcaracteres para validar a las tribus de la alianza Heliantheae, formalizando así la circunscripción de *Helenieae*, *Madieae* y *Tageteae*, además de proponer tres nuevas tribus: *Bahieae*, *Chaenactideae* y *Perityleae*. De las 50 tribus que se reconocen actualmente, 11 han sido segregadas de Heliantheae *s.l.* y 17 de *Cichorieae s.l.* y *Mutisieae s.l.* (Funk *et al.*, 2009; Susanna *et al.*, 2020).

Asteraceae es uno de los grupos más fáciles de identificar a nivel familia debido, principalmente, a sus inflorescencias primarias que son las cabezuelas, a veces llamadas capítulos, la presencia de vilano (cáliz modificado en las flores de Asteraceae, generalmente constituido por elementos de apariencia seca, ya sean cerdas, escamas, aristas, etc.) y a los estambres sinantéreos (aquellos que tienen filamentos libres, anteras fusionadas con dehiscencia longitudinal introrsa y están dispuestas alrededor del estilo y el estigma), carácter diagnóstico de la familia (Funk *et al.*, 2009; Villaseñor, 2018). Sin embargo, durante revisiones rutinarias de material herborizado es posible encontrar especímenes de Ranunculaceae y Apiaceae erróneamente identificados con algún nombre correspondiente a Asteraceae. Esta situación ocurre cuando las únicas estructuras reproductivas que contienen los ejemplares son frutos, ya que en las tres familias son secos. Sin embargo, en Asteraceae son cipselas porque derivan de un ovario ínfero unilocular (Marzinek *et al.*, 2008), y aunque Apiaceae también tiene ovario ínfero, este es bicarpelar y el fruto un esquizocarpo, mientras que en Ranunculaceae el ovario es súpero, unilocular y los frutos son aquenios, bayas, drupas o folículos (Cronquist, 1981). Cuando los especímenes presentan flores resulta más difícil confundirlos, ya que Apiaceae y Ranunculaceae tienen anteras libres (Cronquist, 1981), mientras que en Asteraceae están fusionadas. Filogenéticamente, Asteraceae y Apiaceae están relacionadas, pues ambas forman parte del clado Campanulides; caso contrario a Ranunculaceae

que está ubicada en las primeras ramas de las Eudicotiledóneas (APG IV, 2016).

El reconocimiento de subfamilias, tribus, géneros y especies de Asteraceae suele ser complejo, ya que además de caracteres macromorfológicos (p. ej., filotaxia, forma, conación y número de series del involucre o tipo de cabezuelas), es necesario observar y analizar microcaracteres (Villaseñor, 1987; Funk *et al.*, 2009). Es decir, el conjunto de características que se cuantifican o describen en una estructura analizada al microscopio, ya sea estereoscópico, óptico o electrónico. Entre ellas se encuentran: sexualidad de las flores (femeninas, masculinas o bisexuales), orientación, forma e indumento de las ramas del estilo, variaciones en los apéndices apicales y basales de las anteras, forma, volumen, número de costillas, presencia o ausencia de indumento en las cipselas, número de series, coloración y elementos del vilano, entre otros (Karis, 1993b; Baldwin *et al.*, 2002; Panero y Funk, 2002, 2008; Roque y Funk, 2013). En algunos casos la presencia de metabolitos secundarios, números cromosómicos, hábitat o características observables únicamente *in vivo*, también son de utilidad taxonómica para delimitar algunos grupos (Funk *et al.*, 2009). Por ello, resulta importante familiarizarse con las distintas estructuras que conforman las cabezuelas, así como con la terminología empleada para nombrarlas.

Los objetivos de este trabajo son presentar una clave de identificación para las tribus de Asteraceae nativas e introducidas presentes en el país e ilustrar los caracteres diagnósticos de cada una.

## Materiales y Métodos

Para recopilar las características distintivas de cada una de las 26 tribus de asteráceas presentes en México, incluyendo a las dos introducidas (Villaseñor, 2018), se realizó una revisión bibliográfica de trabajos relacionados con la clasificación de Asteraceae, cambios en la circunscripción tribal y tratamientos taxonómicos enfocados en grupos presentes en el país publicados principalmente en las dos últimas décadas (Panero y Funk, 2002, 2008; Baldwin *et al.*, 2002; Funk *et al.*, 2009; Roque y Funk, 2013; Redonda-Martínez, 2018; Panero, 2019; Redonda-Martínez, 2020; Susanna *et al.*, 2020; Lichter-Marck y Baldwin, 2022) y la policlave para tribus del mundo (Bonifacino y Funk, 2018). También se



realizó un análisis morfológico de material fresco, conservado en alcohol etílico al 70% (en espíritu) y herborizado, complementado con observaciones hechas durante expediciones de campo en el periodo 2010-2019. Con la finalidad de hacer más accesible la clave generada, se definieron de manera sencilla los caracteres empleados en el reconocimiento tribal, tomando como referencia la terminología del glosario ilustrado de Compositae (Roque et al., 2009), optando por incluir fotografías de aquellas estructuras o características que podrían resultar confusas para el lector no especializado en la familia.

Las fotografías de las cabezuelas  $\geq 3$  cm fueron obtenidas con una cámara digital (Olympus VR370, Tokio, Japón) o con un teléfono inteligente (Motorola G6 Play, Libertyville, EUA). Las imágenes de las cabezuelas  $\leq 1$  cm, las flores, las anteras, los estilos, el vilano y las cipselas se tomaron con un microscopio estereoscópico (Leica EZ4HD, Heerbrugg, Suiza) con cámara integrada. Cada foto se guardó en formato .tiff con una resolución de 600 dpi. En algunas fotografías se ajustaron los valores de brillo y color con el analizador de imágenes Leica Application Suite EZ v. 3.4.0 (Leica Microsystems, 2021). Las figuras que ilustran este trabajo se diseñaron con Adobe Photoshop CS5 Extended v. 12.0 (Knoll et al., 2010).

Finalmente, se actualizó la diversidad conocida de Asteraceae en México. Para ello, se consideraron como punto de partida las cifras y nombres registrados por Villaseñor (2016; 2018). A estos se sumaron los registros de especies recién incorporadas a la flora mexicana, ya sea por ser nuevas para la ciencia, no reportadas en los trabajos referidos anteriormente, o conocidas de otras regiones y documentadas en el país en los últimos cuatro años. En algunas tribus hubo reducción de números debido a cambios nomenclaturales (principalmente sinonimias a nivel de géneros y especies) o recircunscripción de algunos géneros, posteriores a la publicación de los trabajos antes mencionados; es decir, de junio de 2018 a septiembre de 2022.

## Resultados y Discusión

### Diversidad de Asteraceae en México

Considerando la propuesta más reciente de clasificación de Asteraceae (Susanna et al., 2020), en México se encuentran seis subfamilias que agrupan 26 tribus; dos de ellas, Calen-

dulae y Arctotideae, son introducidas. El mayor número de tribus (17) se encuentra en la subfamilia Asteroideae, seguida de Mutisioideae y Vernonioideae con tres, cada una; mientras que Carduoideae, Cichorioideae y Gochnatioideae están representadas por una sola tribu cada una (Cuadro 1). En cuanto al número de géneros y especies, Villaseñor (2018) determinó que en el país había 417 géneros y 3113 especies, de las cuales 3050 eran nativas y 1988 endémicas. Después de actualizar las cifras, en nuestro país existen 428 géneros, de los cuales 324 son nativos, 67 endémicos y 37 introducidos; el número de especies aumentó a 3127, de ellas 3065 son nativas, 1996 endémicas y 64 introducidas (Cuadro 1).

En términos generales hubo un incremento en la riqueza de Asteraceae con distribución en México con respecto a los datos previamente publicados (Villaseñor, 2016; 2018). Esto debido principalmente a la descripción de géneros nuevos en las tribus Gochnatieae (Panero, 2019) y Senecioneae (García-Mendoza et al., 2020), así como la incorporación de nuevos registros en Astereae (Hinojosa-Espinosa et al., 2021), Cichorieae (Pruski, 2018) y Vernoniae. En esta última tribu destaca *Trichospira verticillata* (L.) S.F. Blake, especie documentada a partir de un ejemplar colectado en Tabasco (*F. Ventura A. 20566* (IEB)) hace casi cuarenta años, cuya presencia pasó desapercibida a la vista de los especialistas, a pesar de que el tipo corresponde a un espécimen proveniente de Veracruz según consta en Hortus Cliffortianus (399 (1737)) (Blake, 1915) (Apéndice). La resurrección de algunos géneros en Eupatorieae (Pruski, 2018) y Perityleae (Lichter-Marck y Baldwin, 2022), además del reconocimiento válido de taxones que habían sido sinonimizados en Mutisieae (Redonda-Martínez, 2018).

Las tribus Helenieae, Heliantheae y Liabeae registraron una ligera disminución de géneros y especies debido a errores de circunscripción, aceptación de sinónimos como nombres válidos o viceversa (Villaseñor, 2016; 2018), los cuales fueron corregidos en trabajos recientes (Pruski, 2018; Lichter-Marck y Baldwin, 2022). En Bahieae también hubo actualizaciones nomenclaturales (Baldwin y Wood, 2016); sin embargo, las cifras permanecieron igual (Cuadro 1, Apéndice).

En Eupatorieae, Gnaphaliae e Inuleae también se registraron ajustes nomenclaturales que derivaron en la



**Cuadro 1:** Riqueza de especies de Asteraceae con distribución en México. Los números en negritas corresponden a cifras actualizadas con base en cambios nomenclaturales, de circunscripción, especies y registros nuevos disponibles en el apéndice; los demás fueron retomados de Villaseñor (2018). GN=géneros nativos (sin considerar endémicos), GE=géneros endémicos, GI=géneros introducidos, TG=total de géneros; EN=especies nativas con distribución dentro y fuera de México, EE=especies endémicas, EI=especies introducidas, TE=total de especies.

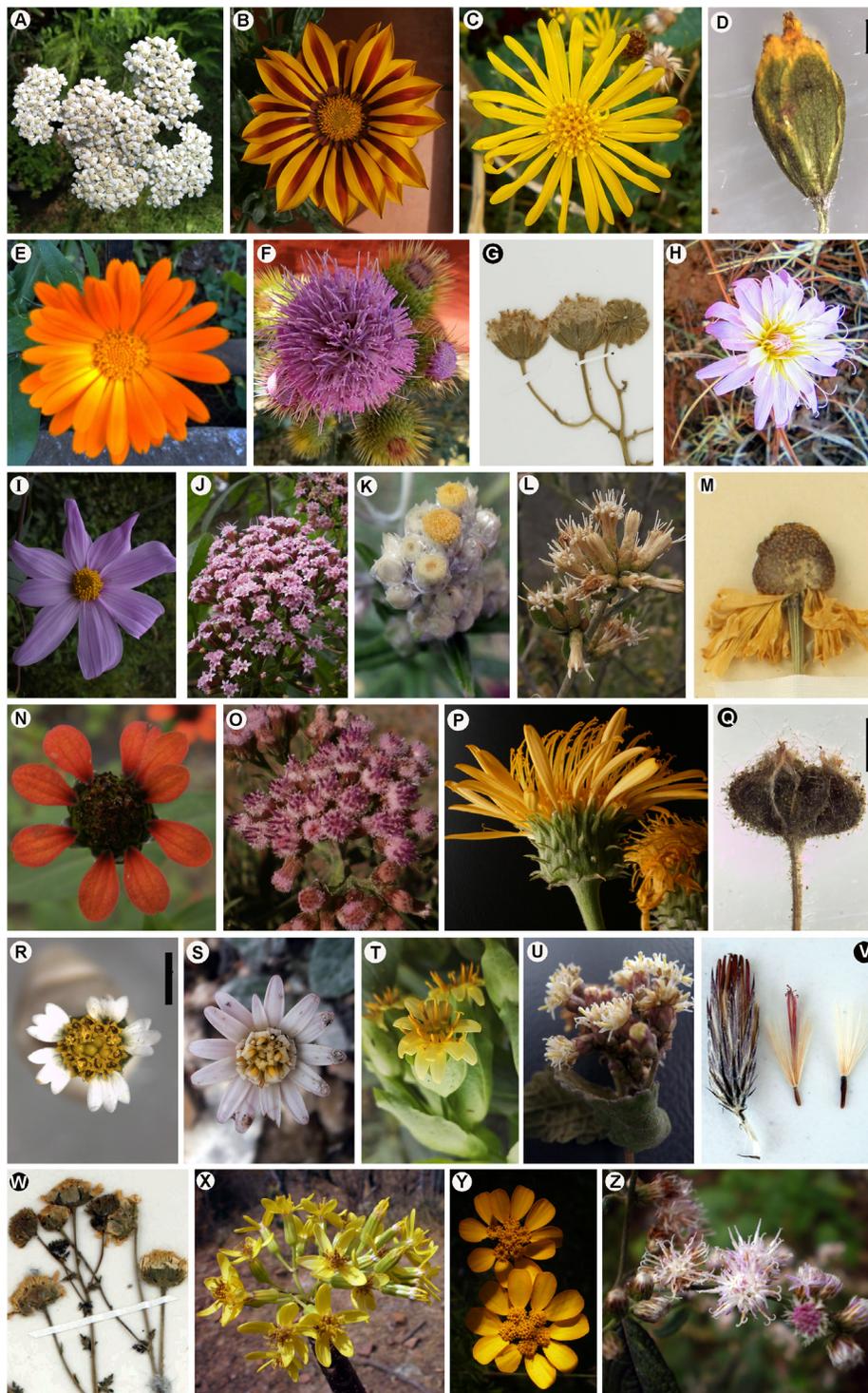
Tribus	Subfamilias	GN	GE	GI	TG	EN	EE	EI	TE
Anthemideae	Asteroideae	3	0	8	11	11	3	16	30
Arctotideae	Vernonioideae	0	0	2	2	0	0	2	2
Astereae	Asteroideae	49	2	<b>2</b>	<b>53</b>	178	<b>201</b>	<b>3</b>	<b>382</b>
Bahieae	Asteroideae	13	1	0	14	25	23	0	48
Calenduleae	Asteroideae	0	0	1	1	0	0	1	1
Cardueae	Carduoideae	2	0	6	8	18	28	11	57
Chaenactideae	Asteroideae	1	0	0	1	7	1	0	8
Cichorieae	Cichorioideae	18	1	<b>11</b>	<b>30</b>	49	19	17	85
Coreopsideae	Asteroideae	12	2	0	14	<b>57</b>	144	0	<b>201</b>
Eupatorieae	Asteroideae	44	<b>8</b>	0	<b>52</b>	186	437	0	<b>623</b>
Gnaphalieae	Asteroideae	13	1	1	15	46	<b>23</b>	4	<b>73</b>
Gochnatieae	Gochnatioideae	1	<b>1</b>	0	<b>2</b>	1	6	0	7
Helenieae	Asteroideae	<b>10</b>	1	0	<b>11</b>	<b>29</b>	14	0	<b>43</b>
Heliantheae	Asteroideae	<b>51</b>	23	1	<b>75</b>	185	<b>460</b>	1	<b>644</b>
Inuleae	Asteroideae	4	0	0	4	<b>9</b>	2	0	<b>11</b>
Liabeae	Vernonioideae	<b>2</b>	1	0	<b>3</b>	15	10	0	25
Madieae	Asteroideae	12	2	0	14	28	7	0	35
Millerieae	Asteroideae	<b>22</b>	5	0	<b>27</b>	<b>45</b>	<b>137</b>	0	<b>175</b>
Mutisieae	Mutisioideae	<b>4</b>	0	0	<b>4</b>	<b>7</b>	<b>9</b>	0	<b>16</b>
Nassauvieae	Mutisioideae	3	0	0	3	14	83	0	97
Neurolaeneae	Asteroideae	4	1	0	5	9	19	0	28
Onoserideae	Mutisioideae	1	0	0	1	1	0	0	1
Perityleae	Asteroideae	<b>7</b>	<b>1</b>	0	<b>8</b>	<b>9</b>	<b>44</b>	0	<b>53</b>
Senecioneae	Asteroideae	16	<b>4</b>	3	<b>23</b>	54	<b>167</b>	6	<b>227</b>
Tageteae	Asteroideae	17	10	0	27	60	112	1	173
Vernonieae	Vernonioideae	<b>15</b>	3	2	<b>20</b>	<b>26</b>	47	2	<b>75</b>
Total 26	<b>6</b>	<b>324</b>	<b>67</b>	<b>37</b>	<b>428</b>	<b>1069</b>	<b>1996</b>	<b>64</b>	<b>3127</b>

reducción a sinonimia o correcta circunscripción de algunas especies (Redonda-Martínez y Martínez Salas, 2019; Redonda-Martínez, 2020; Freire et al., 2022). Sin embargo, debido a la descripción de nuevos taxones durante los últimos cuatro años hubo un incremento a nivel familia. Con respecto a las tribus, la riqueza de especies aumentó en Eupatorieae (8 spp.), seguida de Coreopsideae, Perityleae y Senecioneae con dos taxones cada una, además de Astereae, Heliantheae y Millerieae, cada tribu con una especie. En el caso de Mutisieae, el número de especies se incrementó como resultado de estudios taxonómicos que permitieron reconocer la validez de taxones reducidos erróneamente a sinónimos (Redonda-Martínez, 2018) o ta-

xones que solían confundirse con otros (Redonda-Martínez, 2018; 2022) (Cuadro 1, Apéndice).

### Caracteres de importancia taxonómica

Para reconocer y diferenciar cada una de las 26 tribus de Asteraceae presentes en México (Fig. 1), es necesario combinar macro y microcaracteres. Los más importantes son el tipo de cabezuelas, flores que las conforman, sexualidad, simetría y arreglo de los lóbulos de las corolas, conación y número de series del involucre, presencia o ausencia de cálculo, forma del ápice y base de las anteras, presencia o ausencia y contorno del collar, orientación y forma de las ramas del estilo, así como disposición del indumento, presencia o ausencia de



**Figura 1:** Especies representativas de cada una de las 26 tribus de Asteraceae presentes en México; los asteriscos indican las tribus introducidas. A. Anthemideae, *Achillea millefolium* L.; B. Arctotideae\*, *Gazania* Gaertn.; C. Astereae, *Heterotheca inuloides* Cass.; D. Bahieae, *Schkuhria pinnata* (Lam.) Kuntze ex Thell.; E. Calenduleae\*, *Calendula officinalis* L.; F. Cardueae, *Cirsium raphilepis* (Hemsl.) Petr.; G. Chaenactideae, *Chaenactis lacera* Greene; H. Cichorieae, *Pinaropappus roseus* (Less.) Less.; I. Coreopsideae, *Dahlia imperialis* Roehl ex Ortgies; J. Eupatorieae, *Stevia microchaeta* Sch. Bip.; K. Gnaphalieae, *Pseudognaphalium chartaceum* (Greenm.) Anderb.; L. Gochnatieae, *Nahuatlea obtusata* (S.F. Blake) V.A. Funk; M. Helenieae, *Helenium mexicanum* Kunth; N. Heliantheae, *Zinnia peruviana* (L.) L.; O. Inuleae, *Pluchea salicifolia* (Mill.) S.F. Blake var. *salicifolia*; P. Liabeae, *Sinclairia andrieuxii* (DC.) H. Rob. & Brettell; Q. Madieae, *Madia exigua* (Sm.) A. Gray; R. Millerieae, *Galinsoga parviflora* Cav.; S. Mutisieae, *Chaptalia pringlei* Greene; T. Nassauvieae, *Trixis grandibracteata* C.E. Anderson; U. Neurolaeneae, *Calea ternifolia* Kunth; V. Onoserideae, *Onoseris onoseroides* (Kunth) B.L. Rob.; W. Perityleae, *Perityle emoryi* Torr.; X. Senecioneae, *Pittocaulon praecox* (Cav.) H. Rob. & Brettell; Y. Tageteae, *Dyssodia decipiens* (Bartl.) M.C. Johnst.; Z. Vernonieae, *Lepidaploa canescens* (Kunth) H. Rob. Escalas D=1 mm, Q y R=2 mm. Fotos: Rosario Redonda-Martínez, excepto T, Fernando Araujo Mondragón.

fitomelanina en las cipselas, presencia o ausencia de vilano, simetría, número de series y elementos que lo conforman.

### Cabezuelas y flores

La inflorescencia básica de las asteráceas son las cabezuelas. Agrupan una, decenas o cientos de flores. Cuando todas son iguales, la cabezuela se denomina homógama (Fig. 2A, C, E, G). En cambio, si presenta dos o tres tipos de flores diferentes es heterógama (Fig. 2I, K, M, O), ya que se distinguen fácilmente las flores periféricas de las centrales (Cuadros 2, 3).

Existen dos clases de cabezuelas homógamas, las cuales se diferencian por el tipo de flores que las conforman. En la primera están las discoides (Fig. 2A, C, E), que presentan flores bisexuales con corolas tubulares, infundibuliformes o en ocasiones campanuladas, pentámeras con lóbulos cortos o profundamente divididos, siendo las más comunes en la familia (Fig. 2A, B). A veces, pueden tener flores unisexuales, femeninas (Fig. 2C, D) o masculinas (Fig. 2E, F), con corolas tubulares o filiformes (Fig. 2D, F). Aunque no es muy común en especies mexicanas, algunos grupos presentan flores bisexuales con corolas bilabiadas, las cuales tienen tres lóbulos fusionados formando un labio superior y dos conformando el labio inferior. Son comunes en las tribus Nassauvieae (Fig. 1T) y Onoserideae (Fig. 1V), y también llegan a presentarse en algunas Mutisieae (Fig. 1S), aunque esta tribu tiene cabezuelas heterógamas. La segunda clase de cabezuelas homógamas tiene flores bisexuales liguladas, cuyas corolas son aplanadas, con cinco dientes en el ápice y se encuentran exclusivamente en la tribu Cichorieae (Fig. 2G, H).

Las cabezuelas heterógamas también se clasifican en dos categorías, considerando la forma de la corola de las flores periféricas: pueden ser radiadas (Fig. 2I, K, M) o disciformes (Fig. 2O). Las primeras tienen corolas aplanadas cuyos lóbulos generalmente están fusionados aparentando ser uno solo, aunque a veces es posible diferenciar tres, como en algunas Anthemideae (Fig. 1A), Helenieae (Fig. 1M) o Millerieae (Fig. 1R) (Cuadro 2). Las flores radiadas se consideran neutras cuando carecen de gineceo funcional o es reminiscente (p. ej. en Heliantheae, Fig. 2J), pero si el gineceo está bien desarrollado y es funcional son femeninas (p. ej. en Mutisieae, Fig. 2L); por lo tanto, producen cipselas después de la fecundación, mientras que las neutras no.

En ocasiones las flores radiadas pueden tener corolas sub-bilabiadas, en las cuales el limbo está formado por tres lóbulos fusionados de igual longitud y dos más cortos, libres o fusionados, formando un labio generalmente inconspicuo; desarrollan gineceo funcional y por tanto son femeninas. Debido a las modificaciones y el arreglo de los lóbulos, se han denominado radiado-bilabiadas (Redonda-Martínez, 2022); se encuentran en algunas Mutisieae (Fig. 2M, N) y a veces presentan estaminodios (p. ej. *Gerbera* L. (Redonda-Martínez, 2018)). En tratamientos taxonómicos recientes (Rzedowski y Calderón de Rzedowski, 2008; Redonda-Martínez, 2018, 2019), las flores con corolas radiadas o radiado-bilabiadas han sido consideradas o citadas como “liguladas” únicamente porque tienen corolas aplanadas. Incluso McVaugh (1984) usó los términos radiada y ligulada de manera indistinta, a pesar de que reconoció las diferencias existentes entre ellas.

Por último, las cabezuelas disciformes (Fig. 2O) se diferencian de las anteriores porque en la periferia tienen flores con corolas filiformes (Fig. 2P), las cuales son similares a un tubo que cubre el estilo, ya que rara vez tienen lóbulos (Cuadro 2). Debido a su apariencia, es común que las personas no familiarizadas con la morfología de Asteraceae confundan este tipo de cabezuelas con las homógamas discoides. Sin embargo, también sucede con los especialistas. Por ejemplo, McVaugh (1984) las integró en la misma copla de una clave, a pesar de que las flores filiformes son femeninas y carecen de androceo, como ocurre en Gnaphalieae (Fig. 1K), Inuleae (Fig. 1Q) y algunos miembros de Astereae (Fig. 2O, P) o Mutisieae (Fig. 2L). Sin importar el tipo de flores periféricas que contengan las cabezuelas heterógamas, ya sean radiadas o disciformes, las flores centrales o discoides (ya sea que tengan corolas tubulares, infundibuliformes, campanuladas o bilabiadas), son bisexuales (Cuadro 3). Aunque a veces son funcionalmente masculinas; es decir, que desarrollan gineceo, pero este no es funcional; por tanto, solo las flores periféricas producirán cipselas (p. ej. Calenduleae y algunas Millerieae). Aun cuando Roque et al. (2009) consideraron que *Baccharis* L. tenía cabezuelas disciformes, aunque contienen únicamente flores femeninas o masculinas, en el presente trabajo se denominan homógamas; tal y como sugirieron Heiden y Bonifacino (2021).





**Figura 2:** Cabezuelas y flores de Asteraceae. A-B. *Vernonia alamanii* DC., A. cabezuela homogama discoide; B. flor bisexual, corola infundibuliforme; C-D. *Baccharis heterophylla* Kunth; C. cabezuela homogama discoide con flores femeninas; D. flor femenina, corola cilíndrico filiforme; E-F. *Baccharis salicifolia* (Ruiz & Pav.) Pers.; E. cabezuela homogama discoide con flores masculinas; F. flor masculina, corola tubular angosta; G. *Sonchus oleraceus* L., cabezuela homogama ligulada; H. *Taraxacum officinale* F.H. Wigg., flor bisexual, corola ligulada, 5 dentada en el ápice; I-J. *Helianthus annuus* L.; I. cabezuela heterógama radiada; J. flor periférica neutra, corona radiada (fprn) y flores centrales bisexuales, corolas cilíndrico tubulares (fc), la primera mostrando las ramas del estilo y la segunda las anteras; K. *Chaptalia pringlei* Greene, cabezuela heterógama radiada, flores periféricas con corolas radiadas y flores centrales con corolas bilabiadas; L. *Chaptalia hidalgoensis* L. Cabrera & G.L. Nesom, flor periférica externa femenina, corola radiada (fper), flor periférica interna femenina, corola filiforme (fpif), flor central bisexual, corola bilabiada (fcb) (por motivos de espacio no se muestran androceo ni gineceo); M-N. *Gerbera jamesonii* Adlam; M. cabezuela heterógama radiado-bilabiada; N. flor periférica externa femenina, corola radiado-bilabiada (fperb), flor periférica interna femenina, corola radiado-bilabiada (fpirb), flor central bisexual, corola bilabiada (fcb); O-P. *Conyza bonariensis* (L.) Cronquist; O. cabezuela heterógama disciforme; P. flor periférica femenina, corola filiforme (fpf) y flor central bisexual, corola tubular (fct). Fotos: Rosario Redonda-Martínez.

**Cuadro 2:** Características de las cabezuelas y las flores periféricas en las 26 tribus de Asteraceae con distribución en México. Los asteriscos indican las tribus introducidas, NA=No Aplica.

Tribus	Cabezuelas		Flores periféricas		
	Tipo	Número de series	Sexualidad	Forma de las corolas	Coloración predominante
Anthemideae	heterógamas radiadas	uniseriadas	femeninas	radiadas, 1 lobuladas, a veces 3-dentadas en el ápice	blancas o amarillas
Arctotideae*	heterógamas radiadas	uniseriadas	femeninas	radiadas, 1 o 2-dentadas en el ápice	tricoloras, rara vez blanquecinas
Astereae	heterógamas radiadas, a veces disciformes	uni o multiseriadas	femeninas	radiadas, 1 lobuladas en el ápice; a veces filiformes	amarillas o blancas, a veces rosadas, moradas, azules o verdosas
Bahieae	heterógamas radiadas, a veces homógamas discoides	uniseriadas	femeninas	radiadas, 1-3-lobuladas en el ápice	amarillas, a veces blancas
Calenduleae*	heterógamas radiadas	multiseriadas	femeninas	radiadas, 3-dentados en el ápice	anaranjadas, a veces amarillas
Cardueae	homógamas discoides	NA	NA	NA	NA
Chaenactideae	homógamas discoides	NA	NA	NA	NA
Cichorieae	homógamas liguladas	NA	NA	NA	NA
Coreopsideae	heterógamas radiadas	uniseriadas	femeninas o neutras	radiadas, 1 o a veces 3-4 lobuladas o dentadas en el ápice	amarillas, blancas, rojizas, rosadas o moradas
Eupatorieae	homógamas discoides	NA	NA	NA	NA
Gnaphalieae	heterógamas disciformes	multiseriadas	femeninas	filiformes o tubular angostas	verdosas, blanquecinas o amarillentas
Gochnatieae	homógamas discoides	NA	NA	NA	NA
Helenieae	heterógamas radiadas	uniseriadas	femeninas	radiadas, profundamente 3 lobuladas en el ápice	amarillas, a veces anaranjadas o rojizas en plantas cultivadas
Heliantheae	heterógamas radiadas, rara vez disciformes u homógamas discoides	uniseriadas	neutras, a veces femeninas	radiadas, 1-3 lobuladas en el ápice; a veces filiformes, reducidas o ausentes	amarillas, a veces blancas, anaranjadas, rojizas, rosadas o moradas
Inuleae	heterógamas disciformes	multiseriadas	femeninas	filiformes	rosadas o moradas, rara vez blanquecinas
Liabeae	heterógamas radiadas, a veces homógamas discoides	uniseriadas	femeninas	radiadas, 3-dentadas en el ápice; a veces reducidas o filiformes	amarillas o anaranjadas
Madieae	heterógamas radiadas	uniseriadas	femeninas	radiadas, 1-3 lobuladas en el ápice	amarillas

Cuadro 2: Continuación.

Tribus	Cabezuelas		Flores periféricas		
	Tipo	Número de series	Sexualidad	Forma de las corolas	Coloración predominante
Millerieae	heterógamas radiadas	uniseriadas, a veces biseriadas	femeninas, rara vez neutras	radiadas, 2 dentadas o 3 lobuladas en el ápice	amarillas, a veces blancas
Mutisieae	heterógamas radiadas	biseriadas, multiseriadas en plantas cultivadas ( <i>Gerbera</i> L.)	femeninas	radiadas, 1 lobuladas en el ápice, o radiado-bilabiadas (3+2), a veces reducidas o filiformes	blanquecinas o rosadas, colores llamativos solo en plantas cultivadas ( <i>Gerbera</i> )
Nassauvieae	homógamas discoides, a veces heterógamas radiadas	uniseriadas cuando presentes	femeninas cuando presentes	radiado-bilabiadas (3+2) cuando presentes	rosadas, blanquecinas o amarillas cuando presentes
Neurolaeneae	heterógamas radiadas, a veces homógamas discoides	uniseriadas	femeninas	radiadas, 1 o 3 lobuladas en el ápice; a veces tubulares, reducidas o ausentes	amarillas o blancas
Onoserideae	homógamas discoides	NA	NA	NA	NA
Perityleae	heterógamas radiadas	uniseriadas	femeninas	radiadas, 3 lobuladas en el ápice	blancas o amarillas
Senecioneae	heterógamas radiadas, a veces disciformes; en ocasiones homógamas discoides	uniseriadas	femeninas	radiadas, 1 lobuladas o 3 dentadas en el ápice; a veces filiformes, reducidas o ausentes	amarillas, a veces rosadas, blanquecinas, rojizas o anaranjadas
Tageteae	heterógamas radiadas, a veces homógamas discoides	uniseriadas	femeninas	radiadas, 1 lobuladas en el ápice; a veces reducidas o ausentes, con glándulas oleíferas o cavidades secretoras	amarillas, a veces blancas, rojizas o anaranjadas
Vernonieae	homógamas discoides	NA	NA	NA	NA

### Receptáculo y páleas

El receptáculo es el área basal de la cabezuela donde están insertos los verticilos que la integran; es decir, los filarios, las páleas y las flores (Roque et al., 2009). Su forma no es fácil de distinguir a menos que se haga un corte longitudinal de la cabezuela, o bien cuando las cipselas se han desprendido. Lo más común es que sea plano como en *Helianthus annuus* L. y *Verbesina montanoifolia* B.L. Rob. & Greenm. (Fig. 3A, B). Sin embargo, también puede ser

cónico (p. ej. Millerieae, *Melampodium divaricatum* (Rich.) DC., Fig. 3C), convexo (Asteraceae, *Erigeron* L., Fig. 3D) o globoso (Helenieae, *Helenium* L. Fig. 1M). No obstante, las características más utilizadas para distinguir tribus, géneros o especies son la presencia o ausencia de páleas, alveolos e indumento. Si el receptáculo tiene páleas se denomina paleáceo (p. ej. Heliantheae, Fig. 3A, B, I, J o Coreopsidaeae, Fig. 3H) y epaleáceo cuando carece de ellas (p. ej. Astereae, Fig. 3D, F o Vernonieae Fig. 3E). Las cipselas que se

**Cuadro 3:** Características de las flores centrales en las 26 tribus de Asteraceae con distribución en México. Los asteriscos indican las tribus introducidas.

Tribus	Sexualidad	Forma de las corolas	Lóbulos	Coloración predominante
Anthemideae	bisexuales	tubulares o campanuladas, pentámeras	libres, divididos $\leq \frac{1}{4}$ de la longitud de la corola, erectos, a veces apicalmente reflexos	amarillas, a veces blanquecinas o verdosas
Arctotideae*	bisexuales	tubular infundibuliformes, pentámeras	libres, divididos $\leq \frac{1}{4}$ de la longitud de la corola, erectos	amarillas
Astereae	bisexuales, a veces masculinas o femeninas	tubulares angostas, a veces cilíndricas, filiformes o tubular infundibuliformes, pentámeras	libres, divididos $\leq \frac{1}{8}$ de la longitud de la corola, erectos; generalmente ausentes en flores filiformes	amarillas, blanquecinas o verdosas
Bahieae	bisexuales	tubulares o campanuladas, pentámeras	libres, divididos $\leq \frac{1}{3}$ de la longitud de la corola, erectos; generalmente con glándulas	amarillas
Calenduleae*	funcionalmente masculinas	tubular infundibuliformes, pentámeras	libres, divididos $\leq \frac{1}{4}$ de la longitud de la corola, erectos	anaranjadas o amarillas
Cardueae	bisexuales	infundibuliformes, pentámeras; a veces filiformes	libres, profundamente divididos $\geq \frac{1}{2}$ de la longitud de la corola, erectos	moradas o rosadas, a veces azules, anaranjadas o blanquecinas
Chaenactideae	bisexuales	tubular infundibuliformes, pentámeras	libres, divididos $\leq \frac{1}{4}$ de la longitud de la corola, erectos, glandulares	blancas, a veces rosadas o amarillas
Cichorieae	bisexuales	liguladas, 5-dentadas en el ápice	fusionados (5+0)	amarillas, a veces rosadas o azules
Coreopsideae	bisexuales	tubular infundibuliformes o campanuladas, pentámeras	libres, divididos $\leq \frac{1}{4}$ de la longitud de la corola, erectos, a veces glandulares	amarillas
Eupatorieae	bisexuales	tubiformes, pentámeras	libres, divididos $\leq \frac{1}{8} - \frac{1}{10}$ de la longitud de la corola, erectos, a veces recurvados, glandulares o pilosos	blancas, rosadas, moradas o azules, a veces rojizas o verdosas
Gnaphalieae	bisexuales, a veces funcionalmente masculinas	tubulares, pentámeras	libres, divididos $\leq \frac{1}{4}$ de la longitud de la corola, erectos, a veces glandulares, pilosos o glabros	verdosas, blanquecinas o amarillentas, a veces rojizas en el ápice
Gochnatieae	bisexuales	infundibuliformes, pentámeras	libres, profundamente divididos $\geq \frac{1}{2}$ de la longitud de la corola, reflexos y enrollados en la antesis	blanquecinas
Helenieae	bisexuales	campanuladas o tubulares, pentámeras, glandulares	libres, ligeramente divididos $\leq \frac{1}{10}$ de la longitud de la corola, erectos, glandulares, pilosos o papilosos	amarillas, ennegrecidas en el ápice

Cuadro 3: Continuación.

Tribus	Sexualidad	Forma de las corolas	Lóbulos	Coloración predominante
Heliantheae	bisexuales	campanuladas o tubulares, pentámeras	libres, inconspicuamente divididos $\geq 1/5$ - $\leq 1/10$ de la longitud de la corola, erectos, glabros, papilosos, pilosos o glandulares	amarillas, a veces blanquecinas, anaranjadas o rosadas
Inuleae	bisexuales o funcionalmente masculinas	tubular infundibuliformes, pentámeras	libres, divididos $\geq 1/4$ de la longitud de la corola, erectos, a veces glandulares	rosadas o moradas, rara vez blanquecinas
Liabeae	bisexuales	infundibuliformes, pentámeras	libres, divididos $\geq 1/3$ de la longitud de la corola, reflexos, a veces enrollados en la antesis	amarillas o anaranjadas
Madieae	bisexuales	tubulares, pentámeras	libres, divididos $\geq 1/4$ de la longitud de la corola, erectos	amarillas
Millerieae	funcionalmente masculinas, a veces bisexuales	tubulares, campanuladas, a veces tubular infundibuliformes, pentámeras	libres, divididos $\leq 1/4$ de la longitud de la corola; erectos o recurvados, papilosos, a veces glandulares	amarillas
Mutisieae	bisexuales o funcionalmente masculinas	bilabiadas, a veces tubular infundibuliformes, pentámeras	fusionados, 3+2 en corolas bilabiadas, recurvados; ligeramente divididos $\leq 1/4$ de la longitud en corolas actinomorfas; erectos o recurvados, glabros	blanquecinas o rosadas, colores llamativos solo en plantas cultivadas ( <i>Gerbera</i> L.)
Nassauvieae	bisexuales	bilabiadas, a veces tubular infundibuliformes, pentámeras	fusionados, 3+2 en corolas bilabiadas, recurvados; ligeramente divididos $\leq 1/4$ de la longitud en corolas actinomorfas; erectos o recurvados, glabros	rosadas, blanquecinas o amarillentas
Neurolaeneae	bisexuales	infundibuliformes o campanuladas, pentámeras	libres, divididos $\geq 1/4$ o $\leq 1/3$ de la longitud de la corola; erectos o recurvados, glabros, a veces glandulares	amarillas o blancas
Onoserideae	bisexuales	bilabiadas	fusionados 3+2, recurvados	rojizas o rosadas
Perityleae	bisexuales	tubular campanuladas, tetrámeras; a veces pentámeras	libres, divididos $\geq 1/4$ de la longitud de la corola; erectos o recurvados; glabros, a veces glandulares	amarillas, a veces blancas
Senecioneae	bisexuales	tubulares o campanuladas, a veces cilíndricas o filiformes; pentámeras	libres, divididos $\geq 1/3$ de la longitud de la corola; erectos o recurvados; glabros, a veces glandulares o pilosos	amarillas, a veces blanquecinas, rojizas o anaranjadas

Cuadro 3: Continuación.

Tribus	Sexualidad	Forma de las corolas	Lóbulos	Coloración predominante
Tageteae	bisexuales	tubulares, a veces cilíndricas; pentámeras	libres, divididos $\geq \frac{1}{3}$ de la longitud de la corola; erectos, a veces recurvados; con glándulas oleíferas o cavidades secretoras	amarillas, a veces rojizas moradas o verdosas
Vernonieae	bisexuales	infundibuliformes, pentámeras	libres, divididos $\geq \frac{1}{3}$ de la longitud de la corola; erectos o reflexos; glandulares o papilosos, a veces pilosos o glabros	moradas, a veces rosadas o blanquecinas

desprenden del receptáculo dejan cicatrices semejantes a las celdas de un panel, estas se denominan alveolos y el receptáculo que las presenta se conoce como alveolado (p. ej. Vernonieae, *Vernonia alamanii* DC., Fig. 3E), escamoso si tiene escamas (p. ej. Astereae, *Baccharis salicifolia* (Ruiz & Pav.) Pers., Fig. 3F), piloso cuando presenta tricomas o cerdas reducidas; con cerdas al tener estructuras similares a las cerdas del vilano (p. ej. Cardueae, *Cirsium velatum* (S. Watson) Petr., Fig. 3G) y glabro si carece de indumento (Fig. 3D, E) (Cuadro 4).

Las páleas son brácteas que están dispuestas sobre el receptáculo y rodean parcial o totalmente a las flores o a las cipselas (Roque et al., 2009). Son comunes en Anthemideae, Coreopsideae, Heliantheae, Madieae, Millerieae, Neurolaeneae y pueden encontrarse esporádicamente en algunos géneros de Eupatorieae, Nassauvieae y Vernonieae. Generalmente son laminares, aunque también hay conduplicadas y naviculares (Cuadro 4). En ocasiones son coloridas, dándole tonos oscuros a las cabezuelas (p. ej. *H. annuus*, Fig. 3A) o acentuando el color de las flores (Fig. 3B, I). A veces también presentan indumento similar al de los filarios (Fig. 3B) u otras ornamentaciones que pueden ser de importancia taxonómica. Por ejemplo, en Coreopsideae tienen estrías paralelas pardo-anaranjadas (Fig. 3H), siendo este un carácter diagnóstico para reconocer a sus miembros. En Heliantheae son conduplicadas; a veces tienen el ápice esclerificado (p. ej. *Tithonia* Desf. ex Juss., Fig. 3I) o son acrescentes (p. ej. *Montanoa* Cerv., Fig. 3J). Generalmente persisten en la cabezuela, aunque en varias Coreopsideae son deciduas e incluso caen antes de las cipselas (p. ej. *Bidens* L. o *Cosmos* Cav.) (Cuadro 4).

### Involucro, cálculo y filarios

El involucro es el conjunto de brácteas, llamadas filarios o brácteas involucrales, que rodean las flores en una cabezuela (Roque et al., 2009). Dependiendo del número de series que lo integren se reconocen tres tipos: uniseriado (p. ej. Senecioneae, Fig. 4A), biseriado (p. ej. Coreopsideae, Fig. 4B) y multiseriado (p. ej. Liabeae, Fig. 4C). Cuando es uniseriado, todos los filarios tienen la misma longitud, apariencia, forma e indumento (Fig. 4A, I). Si presentan dos o más series (Fig. 4B, C), las brácteas involucrales suelen diferir en longitud, forma, coloración, apariencia o indumento. El ejemplo más claro se observa en Coreopsideae, tribu en la que los filarios de la serie externa suelen ser crasos, verdes, fusionados en la base y con menor o mayor longitud en comparación con los internos, siendo este un carácter diagnóstico para reconocer a esta tribu (Fig. 4B) (Cuadro 5).

En un involucro multiseriado (Fig. 4C), por lo general las series externas son comparativamente más cortas que las internas (Fig. 4C). Una de las características empleadas para diferenciar tribus relacionadas filogenéticamente es la consistencia de los filarios. Por ejemplo, en Gnaphalieae suelen ser papiráceos y generalmente tienen un esteroma (estructura herbácea o cartilaginosa que se diferencia del margen y ápice escarioso en los filarios de las Gnaphalieae, pudiendo dividirlos o no (Roque et al., 2009)) en la base (Fig. 4D), dándole a la cabezuela una apariencia seca. Mientras que en Inuleae son herbáceos o membranáceos, como en la mayoría de las Asteraceae (Fig. 4A, E, F, H, I). A veces son escariosos en el margen (p. ej. Calenduleae, Fig. 4F), o, en la mayor parte de la superficie (p. ej. Anthe-



**Figura 3:** Receptáculo en cabezuelas de Asteraceae. A. Heliantheae, *Helianthus annuus* L., receptáculo plano con páleas moradas en el ápice; B. Heliantheae, *Verbesina montanoifolia* B.L. Rob. & Greenm., receptáculo plano, paleáceo; C. Millerieae, *Melampodium divaricatum* (Rich.) DC., receptáculo cónico con páleas deciduas como unidad; D. Astereae, *Erigeron* L., receptáculo convexo, epaleáceo; E. Vernoniaceae, *Vernonia alamanii* DC., receptáculo alveolado, convexo, epaleáceo; F. Astereae, *Baccharis salicifolia* (Ruiz & Pav.) Pers., receptáculo plano, escamoso; G. Cardueae, *Cirsium velatum* (S. Watson) Petr., receptáculo plano con cerdas; H. Coreopsidaeae, *Heterosperma pinnatum* Cav., páleas laminares con estrías paralelas pardo-anaranjadas (\*); I. Heliantheae, *Tithonia rotundifolia* (Mill.) S.F. Blake, cabezuela con páleas esclerificadas en el ápice (+); J. Heliantheae, *Montanoa bipinnatifida* (Kunth) K. Koch, cabezuelas con páleas conduplicadas acrescentes (pca); a=alveolo, c=cipselas, ce=cerdas, e=escamas, p=páleas, r=receptáculo. Fotos: Rosario Redonda-Martínez.

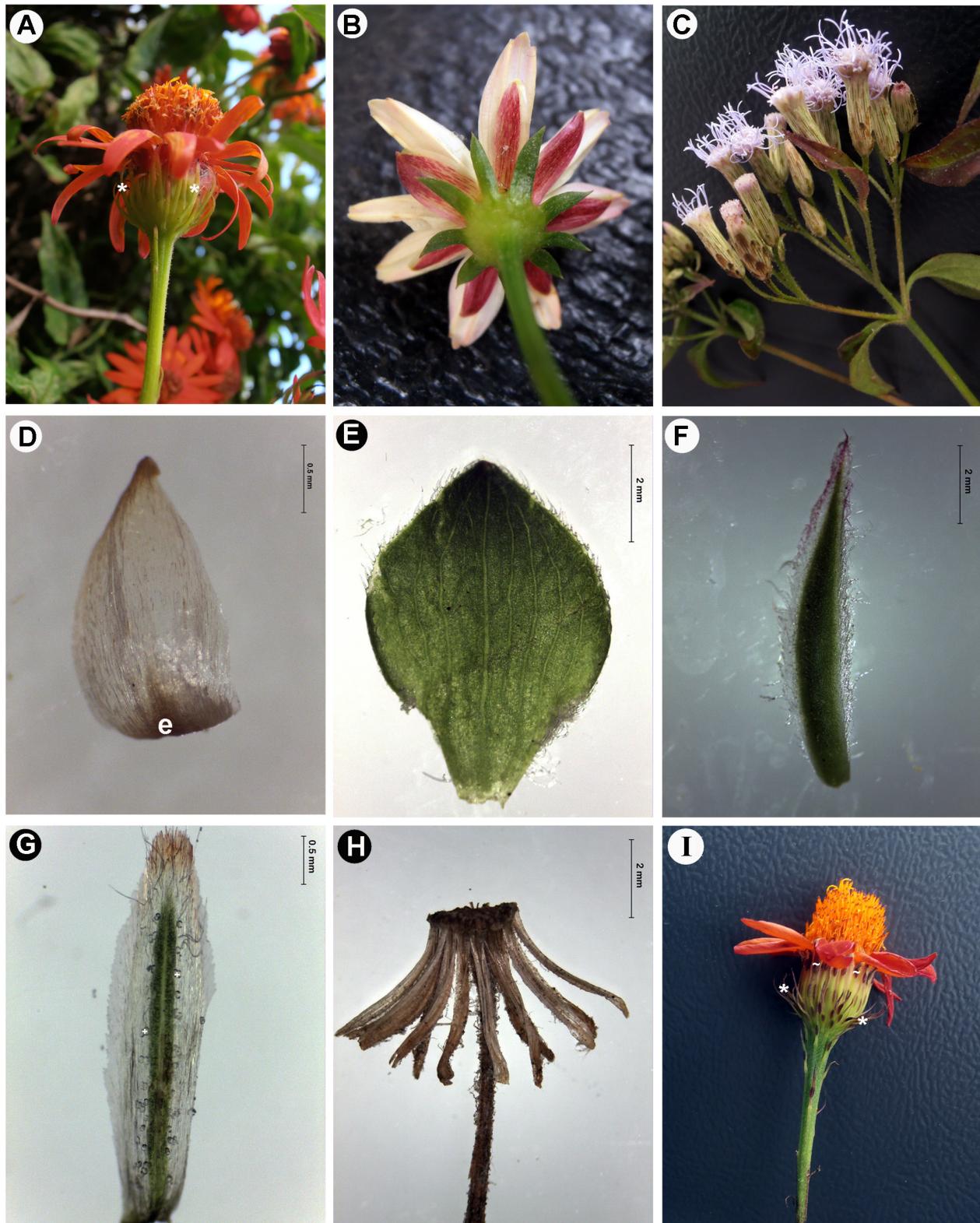
**Cuadro 4:** Características del receptáculo en las 26 tribus de Asteraceae con distribución en México. Los asteriscos indican las tribus introducidas.

Tribus	Forma	Superficie	Pálea
Anthemideae	plano, hemisférico o cónico	glabro o piloso	laminares, a veces ausentes
Arctotideae*	plano	alveolado	ausentes
Astereae	plano o convexo	a veces alveolado, escamoso o glabro	ausentes
Bahieae	plano o ligeramente convexo	glabro	ausentes
Calenduleae*	plano	glabro	ausentes
Cardueae	plano	alveolado, con cerdas	ausentes
Chaenactideae	plano	glabro	ausentes
Cichorieae	plano	alveolado, a veces piloso o escamoso	ausentes
Coreopsideae	plano o cónico	glabro	laminares, con estrías paralelas pardo-anaranjadas, deciduas o persistentes
Eupatorieae	cónico, convexo o plano	alveolado, glabro o piloso	laminares, presentes en <i>Ageratum</i> L.
Gnaphalieae	plano o convexo, a veces cónico	piloso o con escamas	ausentes
Gochnatieae	plano	alveolado, glabro	ausentes
Helenieae	globoso o plano	alveolado, glabro	ausentes
Heliantheae	plano o convexo, a veces cónico o columnar	a veces alveolado, glabro	conduplicadas, a veces filiformes, persistentes, en ocasiones acrescentes, esclerificadas o coloridas en el ápice, generalmente envolviendo completamente a los ovarios o las cipselas, a veces formando complejos con los filarios y las cipselas
Inuleae	plano o convexo	glabro	ausentes
Liabeae	plano	alveolado, a veces piloso	ausentes
Madieae	plano	glabro	laminares, escariosas; únicamente en las flores periféricas
Millerieae	plano, convexo o cónico	liso o alveolado, glabro, a veces piloso	laminares o naviculares, a veces deciduas como unidad o formando un complejo con las cipselas y los filarios
Mutisieae	convexo	alveolado	ausentes
Nassauvieae	plano	alveolado, glabro, a veces piloso o setoso	laminares, presentes en <i>Jungia</i> L. f.
Neurolaeneae	plano o convexo	alveolado, glabro	conduplicadas, rara vez ausentes
Onoserideae	plano	alveolado	ausentes
Perityleae	plano o convexo	liso o alveolado	ausentes
Senecioneae	plano, convexo o cónico	alveolado, fimbriado, denticulado o piloso	ausentes
Tageteae	plano o convexo	alveolado o liso	ausentes
Vernonieae	plano o convexo	alveolado	laminares, presentes en <i>Bolanosa</i> A. Gray

mideae, Fig. 4G), aunque la parte media sea herbácea o membranácea. En cuanto a la topología de las brácteas involucrales, es posible identificar dos tipos principales: laminares y naviculares. Los filarios laminares generalmente son aplanados (Fig. 4D-G), en ocasiones ligeramente

cóncavos y son los más comunes en Asteraceae, mientras que los naviculares (Fig. 4H) son exclusivos de la tribu Perityleae. Cardueae también tiene un carácter diagnóstico en las brácteas involucrales: el ápice modificado en una espina (Fig. 1F) (Cuadro 5).





**Figura 4:** Involucro y filarios de Asteraceae. A. Senecioneae, *Pseudogynoxys haenkei* (DC.) Cabrera, involucro campanulado, uniseriado con cálculo (\*); B. Coreopsideae, *Cosmos caudatus* Kunth, involucro hemisférico, biseriado, la serie externa con filarios verdes, crasos y fusionados en la base, la serie interna con filarios rojizos; C. Eupatorieae, *Chromolaena odorata* (L.) R.M. King & H. Rob., involucro cilíndrico, multiseriado; D. Gnaphalieae, *Gamochaeta americana* (Mill.) Wedd., filario papiráceo con estereoma (e); E. Millerieae, *Melampodium divaricatum* (Rich.) DC., filario herbáceo; F. Calenduleae, *Calendula officinalis* L., filario con margen escarioso; G. Anthemideae, *Achillea millefolium* L., filario escarioso, con glándulas sésiles (+); H. Perityleae, *Perityle emoryi* Torr., filarios naviculares; I. Tageteae, *Adenophyllum glandulosum* (Cav.) Strother, involucro campanulado con filarios fusionados en toda su extensión, cálculo (\*) presente y pústulas (~) secretoras de aroma anisado. Fotos: Rosario Redonda-Martínez.

**Cuadro 5:** Características del involucrio y los filarios en las 26 tribus de Asteraceae con distribución en México. Los asteriscos indican las tribus introducidas.

Tribus	Involucrio				Filarios		
	Número de series	Forma	Calículo	Fusión	Disposición	Forma	Textura y modificaciones
Anthemideae	multiseriado	campanulado	ausente	libres	imbricados, graduados	laminares	escariosos, con glándulas sésiles
Arctotideae*	multiseriado	campanulado a hemisférico	ausente	libres	imbricados, graduados	laminares	membranáceos
Astereae	multiseriado	cilíndrico, turbinado o campanulado	ausente	libres	imbricados, graduados o subiguales	laminares	membranáceos, a veces herbáceos, escariosos en el margen
Bahieae	multiseriado	cilíndrico o turbinado, a veces hemisférico	ausente	libres	imbricados, subiguales	laminares	membranáceos
Calenduleae*	multiseriado	campanulado o hemisférico	ausente	libres	imbricados, subiguales	laminares	herbáceos con margen escarioso
Cardueae	multiseriado	campanulado, a veces urceolado	ausente	libres	imbricados, graduados	laminares	membranáceos, con el ápice modificado en una espina
Chaenactideae	uni o biseriado	campanulado a hemisférico	ausente	libres	imbricados, subiguales	laminares	membranáceos
Cichorieae	uni o multiseriado	cilíndrico o campanulado	presente en algunos géneros	libres	imbricados, subiguales o graduados	laminares	herbáceos o membranáceos, con látex; frecuentemente con el ápice de un color distinto al de la lámina
Coreopsideae	biseriado	cilíndrico, campanulado o hemisférico	ausente	los externos fusionados en la base, los internos libres	graduados	laminares	los externos suculentos, los internos membranáceos o herbáceos
Eupatorieae	multiseriado, a veces uni o biseriado	cilíndrico, turbinado o campanulado	ausente	libres	imbricados, graduados o subiguales	laminares, a veces ligeramente cóncavos	membranáceos
Gnaphalieae	multiseriado	campanulado, cilíndrico o turbinado, a veces urceolado	ausente	libres	imbricados, graduados	laminares o ligeramente cóncavos	papiráceos generalmente con estereoma
Gochnatieae	multiseriado	cilíndrico, turbinado o campanulado	ausente	libres	imbricados, graduados	laminares	membranáceos
Helenieae	biseriado, a veces multiseriado	campanulado a hemisférico	ausente	libres	imbricados, subiguales	laminares	herbáceos

Cuadro 5: Continuación.

Tribus	Involucro				Filarios		
	Número de series	Forma	Calículo	Fusión	Disposición	Forma	Textura y modificaciones
Heliantheae	uniseriado o multiseriado	campanulado a hemisférico	ausente	libres	imbricados, graduados o subiguales	laminares	membranáceos o herbáceos
Inuleae	multiseriado	cilíndrico, campanulado o hemisférico, a veces turbinado	ausente	libres	imbricados, graduados o subiguales	laminares	membranáceos
Liabeae	multiseriado	campanulado, a veces turbinado	ausente	libres	imbricados, graduados	laminares	membranáceos, con látex
Madieae	uni o biseriado, a veces multiseriado	cilíndrico o campanulado, a veces urceolado	ausente	libres	subiguales	laminares	herbáceos o membranáceos, con glándulas estipitadas
Millerieae	multiseriado, a veces uni o biseriado	obcónico, campanulado o hemisférico, a veces cupuliforme	ausente	libres	subiguales, imbricados, a veces graduados	laminares	herbáceos, a veces cartáceos o escariosos
Mutisieae	multiseriado	campanulado, turbinado o hemisférico	ausente	libres	imbricados, graduados	laminares	membranáceos
Nassauvieae	multiseriado	cilíndrico a campanulado	ausente	libres	imbricados, graduados	laminares	herbáceos o membranáceos
Neurolaeneae	multiseriado, a veces uniseriado	cilíndrico, campanulado o hemisférico	ausente	libres	subiguales o graduados, imbricados	laminares	membranáceos, escariosos en el margen
Onoserideae	multiseriado	cilíndrico o turbinado	ausente	libres	imbricados, graduados	laminares	membranáceos
Perityleae	uni o biseriado	cilíndrico a hemisférico	ausente	libres	subiguales, imbricados	naviculares	membranáceos
Senecioneae	uniseriado	cilíndrico, turbinado, campanulado o hemisférico	presente en algunos géneros	libres	iguales, imbricados	laminares o ligeramente cóncavos	membranáceos, a veces con resina
Tageteae	uniseriado	turbinado, cilíndrico, campanulado o hemisférico	presente en algunos géneros	fusionados en toda su extensión, a veces de la parte media hacia la base	iguales	laminares	membranáceos o herbáceos, con glándulas oleíferas, pústulas o cavidades secretoras de aroma anisado
Vernonieae	multiseriado	campanulado o hemisférico, a veces cilíndrico o turbinado	reducido en algunos géneros	libres	imbricados, graduados	laminares	membranáceos



En algunos casos el involucre está rodeado por un conjunto de brácteas que difieren de los filarios en longitud, forma o indumento y se conocen como cálculo (Roque et al., 2009); puede encontrarse en algunas Cichorieae, Senecioneae y Tageteae (Fig. 4I). La forma del involucre suele emplearse para diferenciar géneros y especies, ya que en las tribus es sumamente variable. Las formas más comunes son campanulado (Fig. 4A), hemisférico (Fig. 4B), cilíndrico (Fig. 4C) y tubinado. El grado de fusión de los filarios tiene importancia taxonómica. Por ejemplo, en las Coreopsideae los filarios de la serie externa están fusionados en la base (Fig. 4B), mientras que los involucros connados en toda su extensión, a veces de la parte media hacia la base, son exclusivos de la tribu Tageteae (Fig. 4I), al igual que la presencia de glándulas oleíferas, pústulas o cavidades secretoras de aroma anisado. Algo similar ocurre en Anthemideae, cuyos miembros presentan glándulas sésiles (Fig. 4G) (Cuadro 5).

#### Androceo

Las anteras de Asteraceae fusionadas (estambres sinantéreos) son el principal carácter diagnóstico de la familia. No obstante, presentan variaciones en la forma y longitud de los apéndices apicales y en la base, la coloración de las tecas y la presencia o ausencia de glándulas (Cuadro 6). El ápice de las anteras puede ser apiculado (común en Cardueae y Gochnatieae, Fig. 5A), deltado (p. ej. Coreopsideae, Fig. 5B), lanceolado (p. ej. Vernoniaceae, Fig. 5C), oblongo (p. ej. Anthemideae, Fig. 5D), ovado (p. ej. Helenieae, Fig. 5E), o una combinación entre dos de las formas antes mencionadas. En algunos grupos están reducidos (p. ej. Eupatorieae, Fig. 5F) o ausentes (Cuadro 6). Aun cuando la forma de los apéndices apicales no suele emplearse para separar grupos, su presencia o ausencia ha sido utilizada para diferenciar géneros de una misma tribu, p. ej., *Piqueria* Cav. y *Stevia* Cav., en Eupatorieae (Villaseñor, 1987).

La base puede ser caudada (Fig. 5A), corta (Fig. 5B, D-E) o larga sagitada (Fig. 5C), e incluso estar reducida como los apéndices (Fig. 5F) (Cuadro 6). En claves de identificación recientes la forma de la base de las anteras generalmente es referida como sagitada o caudada (Pruski, 2018; Redonda-Martínez, 2019), sin hacer mayor referencia a la longitud relativa (corta o larga). Ambos términos han sido retomados de Robinson (1983), quien aclaró que

independientemente de la forma y longitud que tenga la base (medida a partir del punto de inserción de las tecas con el filamento), las anteras caudadas carecen de tejido fértil y por lo tanto de polen, mientras que las sagitadas presentan tejido fértil y producen polen en toda la teca. Previo a la publicación de ese trabajo, la base de las anteras era descrita como triangular, aflechada, cordada o hastada, y si su longitud superaba 1 mm, se consideraban caudadas. Por ello, Robinson (1983) propuso emplear el término calcarada o espolonada para referirse a las anteras cuyas bases fueran prominentes, pudiendo ser también caudadas. Esto comúnmente ocurre en varias tribus de las subfamilias Cichorioideae y Gochnatioideae (Funk et al., 2009), en las que incluso algunas especies tienen tricomas eglandulares en la base (p. ej. Gochnatieae (Roque et al., 2009; Redonda-Martínez, 2019)).

El collar de la antera corresponde a una extensión proximal del conectivo ubicado en el extremo distal del filamento (Roque et al., 2009). Esta área se caracteriza por el engrosamiento de las paredes celulares y la forma que adquieren, la cual contrasta con las células del filamento, aunque el collar está ausente en varios grupos (Fig. 5A, C, F). En aquellas tribus que sí presentan, los collares cilíndricos son los más comunes (p. ej. Coreopsideae (Fig. 5B), Eupatorieae, Heliantheae, Senecioneae y Tageteae), también hay balaustiformes (p. ej. Anthemideae (Fig. 5D) y algunas Senecioneae) (Cuadro 2), que se denominan así por tener apariencia similar a los balaustres del barandal de una escalera (Cuadro 6).

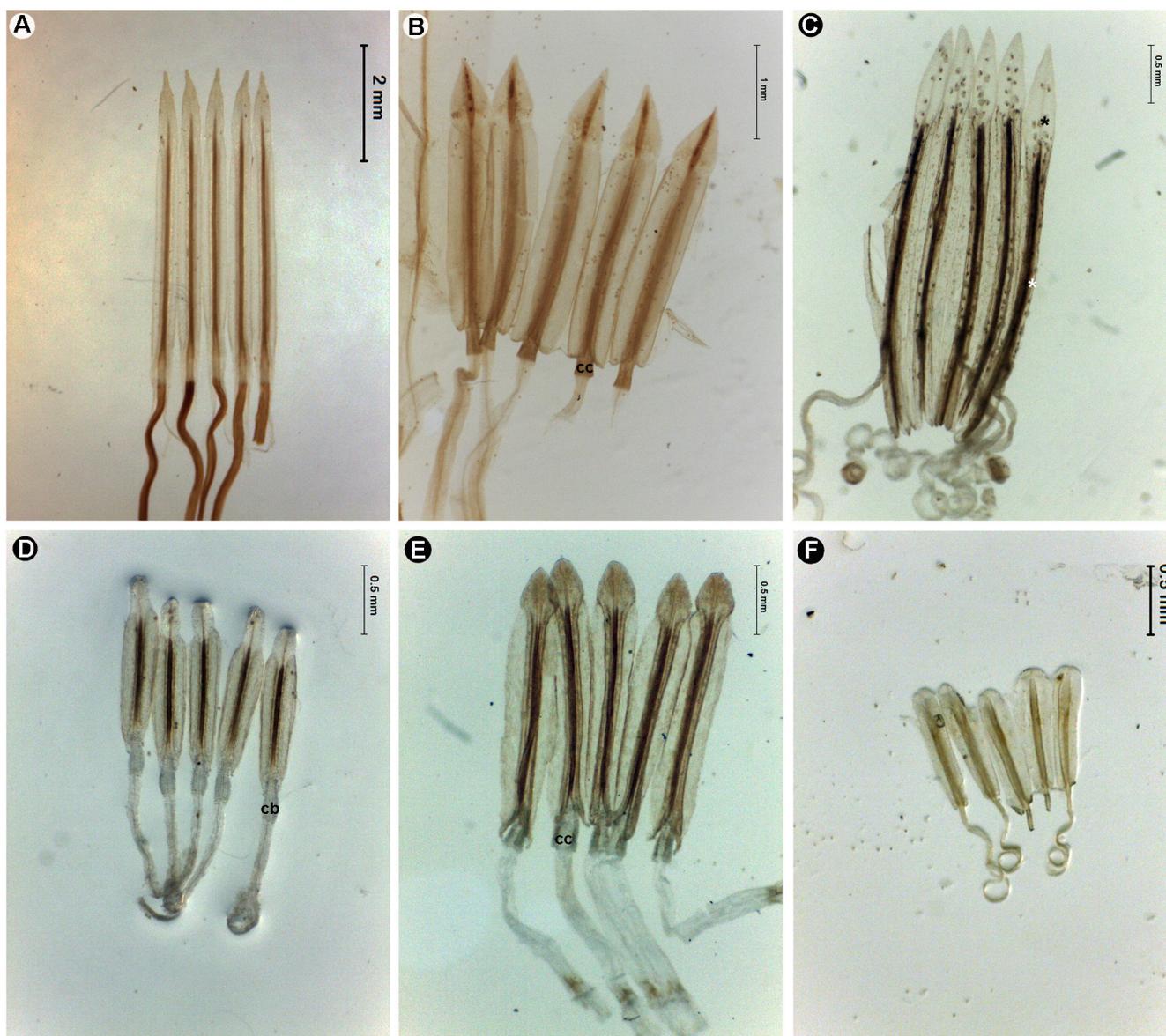
#### Gineceo

Asteraceae presenta ovario ínfero, estilo filiforme con ramas bifidas, las cuales varían en forma, longitud e indumento, características que guardan cierta relación entre sí. Por ejemplo, cuando un estilo presenta ramas largas, suelen ser lanceoladas, agudas y pilosas en toda su extensión (p. ej. Cichorieae, Fig. 6A), ya sea por arriba o debajo del punto de bifurcación. En Cardueae las ramas del estilo son glabras; no obstante, debajo del punto de bifurcación tienen un anillo colector. Los miembros de Eupatorieae presentan ramas clavadas, generalmente aplanadas, glabras o a veces papilosas, en toda su extensión. También es común que se diferencie claramente la región estigmática fértil, la cual

**Cuadro 6:** Características de las anteras en las 26 tribus de Asteraceae con distribución en México. Los asteriscos indican las tribus introducidas.

Tribus	Coloración	Indumento	Apéndices apicales	Base	Collar
Anthemideae	blanquecinas	glabras	ovados o deltados	corto sagitada	balaustriforme
Arctotideae*	blanquecinas o amarillentas	glabras	deltados	corto sagitada	ausente
Astereae	blanquecinas	glabras	lanceolados	corto sagitada	ausente
Bahieae	blanquecinas	a veces glandulares en los apéndices apicales	ovados	sagitada	ausente
Calenduleae*	blanquecinas o amarillentas	glabras	deltados	caudada	cilíndrico
Cardueae	blanquecinas, a veces con tintes rosados o morados	glabras	apiculados, a veces lanceolados	caudada	cilíndrico, a veces ausente
Chaenactideae	blanquecinas, a veces con tintes rosados o pardos	glabras	ovados	corto sagitada	ausente
Cichorieae	blanquecinas o amarillentas, a veces azuladas o rosadas	glabras	lanceolados	caudada, a veces sagitada	ausente
Coreopsideae	negras	glabras	deltados u ovados, a veces carinados	corto sagitada	cilíndrico
Eupatorieae	blanquecinas	glabras	reducidos, a veces deltados, lanceolados, ovados u oblongos	reducida, a veces corto sagitada	cilíndrico, a veces inconspicuo
Gnaphalieae	blanquecinas	glabras	ovados o lanceolados	caudada	cilíndrico, a veces reducido o ausente
Gochnatieae	blanquecinas	a veces pilosas en la base	apiculados	caudada	ausente
Helenieae	negras	glabras	deltados u ovados, a veces carinados	corto sagitada	cilíndrico
Heliantheae	negras	glabras	ovados o deltados	sagitada	cilíndrico
Inuleae	blanquecinas	glabras	lanceolados, ovados o deltados	caudada	ausente
Liabeae	blanquecinas o amarillentas	glabras	lanceolados, ovados u oblongos	sagitada, a veces caudada	ausente
Madieae	moradas	glabras	ovados o deltados	sagitada, a veces caudada	cilíndrico o ausente
Millerieae	negras	glabras	lanceolados u ovados	corto sagitada	ausente
Mutisieae	blanquecinas, a veces con tintes rosados	glabras	oblongos o lanceolados	caudada o sagitada, a veces con papilas	ausente
Nassauvieae	blanquecinas	glabras	lanceolados	caudada	ausente
Neurolaeneae	negras	glabras	ovados o deltados	corto sagitada	cilíndrico
Onoserideae	blanquecinas	glabras	lanceolados	caudada	ausente
Perityleae	blanquecinas o amarillentas	glabras	ovados, a veces clavados	sagitada, a veces caudada	cilíndrico, a veces ausente
Senecioneae	blanquecinas	glabras	ovados, lanceolados u oblongos	sagitada, a veces caudada	cilíndrico o balaustriforme
Tageteae	blanquecinas o amarillas, a veces rojizas, moradas o negras	glabras	ovados, deltados o lanceolados	sagitada	cilíndrico
Vernonieae	blanquecinas, a veces con tintes rosados o morados	glandulares, a veces glabras	lanceolados, deltados u ovados	sagitada, a veces caudada	ausente





**Figura 5:** Androceo de Asteraceae. A. Gochnatieae, *Tehuasca magna* (M.C. Johnst. ex Cabrera) Panero, anteras con apéndices apicales apiculados y base caudada; B. Coreopsideae, *Dahlia coccinea* Cav., anteras con apéndices apicales deltados, base corto sagitada y collar cilíndrico; C. Vernonieae, *Vernonia serratulooides* Kunth, anteras con glándulas sésiles (\*), apéndices apicales lanceolados y base sagitada; D. Anthemideae, *Achillea millefolium* L., anteras con apéndices apicales oblongos, base corto sagitada y collar balastriforme; E. Helenieae, *Helenium mexicanum* Kunth, anteras con apéndices apicales ovados, base corto sagitada y collar cilíndrico; F. Eupatorieae, *Koanophyllon longifolium* (B.L. Rob.) R.M. King & H. Rob., anteras con apéndices apicales y base reducidos. cb=collar balastriforme; cc=collar cilíndrico. Fotos: Rosario Redonda-Martínez.

comprende del punto de bifurcación hacia la parte media de las ramas (Fig. 6B), que incluso pueden ser más largas que el estilo (Fig. 6C) (Cuadro 7).

Contrario a lo anterior, en Gochnatieae, Mutisieae, Nassauvieae y Onoserideae, las ramas son cortas, erectas o bifurcadas, obtusas o truncadas, glabras, papilosas o pilosas solo en el ápice (Fig. 6D). En otras tribus son truncadas y el indumento se encuentra únicamente en el área

distal (p. ej. Anthemideae (Fig. 6E)). Los miembros de Astereae tienen ramas subuladas o triangulares en las flores bisexuales (Fig. 6F); otro carácter exclusivo de esta tribu es la orientación, ya que son pronadoras. Es decir, la superficie estigmática de una se ubica frente a la otra y los ápices pueden entrar en contacto o no, de tal manera que el espacio que hay al interior de las ramas forma un rombo o una elipse (Fig. 6F). Las 21 tribus restantes presentan



**Figura 6:** Estilo de Asteraceae. A. Cichorieae, *Taraxacum officinale* F.H. Wigg., ramas del estilo supinadoras, lanceoladas, agudas, pilosas en toda su extensión; B. Eupatorieae, *Ageratina mairetiana* (DC.) R.M. King & H. Rob., ramas del estilo supinadoras, lanceoladas, aplanadas, papilosas, con la superficie estigmática fértil (se) y apéndices apicales estériles (ae); C. Eupatorieae, *Koanophyllon longifolium* (B.L. Rob.) R.M. King & H. Rob., ramas del estilo supinadoras, clavadas, glabras, más largas que el estilo, mostrando el nectario cilíndrico (n) y la base del estilo completamente inmersa en él; D. Gochnatieae, *Nahuatlea smithii* (B.L. Rob. & Greenm.) V.A. Funk, ramas del estilo bifurcadas, cortas, obtusas, glabras; E. Anthemideae, *Achillea millefolium* L., ramas del estilo supinadoras, truncadas, pilosas en el ápice; F. Astereae, *Symphyotrichum subulatum* (Michx.) G.L. Nesom, ramas del estilo pronadoras, subuladas, pilosas por arriba del punto de bifurcación; G. Calenduleae, *Calendula officinalis* L., estilo de una flor central funcionalmente masculina, carente de ramas; H. Cardueae, *Cirsium velatum* (S. Watson) Petr., base del estilo dispuesta por encima del nectario (n). Fotos: Rosario Redonda-Martínez.

ramas supinadoras, tanto en las flores femeninas como en las bisexuales, cuya principal diferencia con respecto a las pronadoras es que la superficie interna está orientada hacia arriba, quedando totalmente expuesta al medio (Fig. 6A, E). En las flores funcionalmente masculinas (p. ej. Calenduleae), las ramas del estilo pueden estar reducidas o ausentes (Fig. 6G; Cuadro 7).

A lo largo de la historia, las características estilares y en particular las diferencias en la forma, longitud e indumento de las ramas y estigmas han sido empleadas para delimitar tribus de Asteraceae (Cassini, 1819; Bentham, 1873; Small, 1919). Estos caracteres continúan vigentes y al incorporar la orientación que tienen las ramas en las flo-

res bisexuales, el reconocimiento de algunos grupos resulta más sencillo.

La base del estilo también muestra diferencias en cuanto a nivel de inserción en el nectario. Cuando está completamente inmersa (p. ej. Eupatorieae (Fig. 6C)), se denomina anular, parcial si solo una parte está inserta en él, y apical cuando se encuentra arriba del nectario (Fig. 6H). El término estilopodio hace referencia a la asociación que ocurre entre la base del estilo y el nectario (Roque et al., 2009). Su uso no es muy común en las descripciones, salvo en Eupatorieae, tribu en la que es de importancia taxonómica para reconocer géneros y especies (King y Robinson, 1987).

**Cuadro 7:** Características del estilo en las 26 tribus de Asteraceae con distribución en México. Los asteriscos indican las tribus introducidas.

<b>Tribus</b>	<b>Orientación de las ramas</b>	<b>Forma</b>	<b>Longitud relativa</b>	<b>Indumento</b>
Anthemideae	supinadoras	truncadas	cortas o largas	pilosas solo en el ápice
Arctotideae*	supinadoras	subuladas	cortas	glabras
Astereae	bifurcadas o supinadoras en flores unisexuales; pronadoras en flores bisexuales	agudas en flores unisexuales; subuladas o triangulares y aplanadas en flores bisexuales	cortas o largas	glabras en flores unisexuales, pilosas por arriba del punto de bifurcación en flores bisexuales
Bahieae	supinadoras	lanceoladas, aplanadas o agudas, a veces truncadas	largas o cortas	papilosas por arriba del punto de bifurcación o solo en el ápice
Calenduleae*	supinadoras en las flores periféricas; ausentes en las flores centrales	aplanadas en las flores periféricas	largas	glabras, ápice del estilo piloso en las flores centrales
Cardueae	supinadoras	lineares o lanceoladas	largas	glabras, a veces papilosas; con un anillo colector por debajo del punto de bifurcación
Chaenactideae	supinadoras	lineares, agudas	cortas	pilosas o papilosas, por arriba del punto de bifurcación
Cichorieae	supinadoras	lanceoladas o agudas	largas	pilosas o papilosas desde antes del punto de bifurcación
Coreopsideae	supinadoras	truncadas o peniciladas	cortas o largas	pilosas o papilosas en el ápice
Eupatorieae	supinadoras	clavadas, obtusas	largas	glabras o papilosas por arriba del punto de bifurcación
Gnaphalieae	supinadoras	lineares, a veces truncadas	cortas o largas	pilosas en el ápice
Gochnatieae	bifurcadas o ligeramente erectas	teretes, obtusas	cortas	glabras
Helenieae	supinadoras	truncadas	cortas	pilosas en el ápice
Heliantheae	supinadoras	lineares, lanceoladas, agudas o redondeadas	largas o cortas	papilosas o pilosas por arriba del punto de bifurcación
Inuleae	supinadoras	filiformes, lanceoladas	largas	pilosas desde antes del punto de bifurcación
Liabeae	supinadoras	lanceoladas, agudas	largas	pilosas o papilosas desde antes del punto de bifurcación
Madieae	supinadoras	subuladas o truncadas	cortas	pilosas o papilosas, por arriba del punto de bifurcación
Millerieae	supinadoras, a veces erectas; reducidas o ausentes en flores funcionalmente masculinas	lanceoladas o peniciladas, agudas	cortas o largas	pilosas por arriba del punto de bifurcación, a veces glabras
Mutisieae	bifurcadas	ovadas, rómbicas, lanceoladas o truladas	cortas o largas	papilosas por arriba de la bifurcación, rara vez glabras
Nassauvieae	bifurcadas o supinadoras	obtusas o truncadas	cortas o largas	pilosas en el ápice
Neurolaeneae	supinadoras	lanceoladas, agudas	cortas o largas	glabras o papilosas por arriba del punto de bifurcación, a veces solo en el ápice
Onoserideae	erectas o ligeramente supinadoras	obtusas	cortas	papilosas en el ápice



Cuadro 7: Continuación.

Tribus	Orientación de las ramas	Forma	Longitud relativa	Indumento
Perityleae	supinadoras	ahusadas u obtusas	cortas	pilosas o papilosas por arriba del punto de bifurcación, a veces solo en el ápice
Senecioneae	supinadoras	lineares, agudas, truncadas o peniciladas	cortas o largas	papilosas por arriba del punto de bifurcación, a veces solo en el ápice o glabras
Tageteae	supinadoras	lineares o lanceoladas, agudas	cortas o largas	papilosas o pilosas por arriba del punto de bifurcación, a veces glabras
Vernonieae	supinadoras	lanceoladas, filiformes o agudas	largas	pilosas desde antes del punto de bifurcación

### Cipselas

Las cipselas son potencialmente útiles para delimitar grupos al igual que el vilano, por ello han sido empleadas desde las primeras clasificaciones tribales de Asteraceae (Cassini, 1819; Bentham, 1873; Small, 1919). Si bien no es común encontrar el término cipsela en las claves de identificación (p. ej. McVaugh, 1984; Villaseñor, 1987; Rzedowski y Calderón de Rzedowski, 2008; Bonifacino y Funk, 2018) o literatura especializada en Compositae (Funk et al., 2009; Roque et al., 2009), su empleo para referirse a los frutos de las asteráceas (p. ej. Pruski, 2018; Redonda-Martínez, 2018, 2019, 2020, 2022) ha ido ganando terreno. Aunque en algunos casos aquenio y cipsela se usan indistintamente (p. ej. Funk et al., 2009; Roque et al., 2009), lo ideal es utilizar el nombre correcto, pues, aunque ambos son frutos secos, tienen origen distinto, el aquenio deriva de un ovario súpero, mientras que la cipsela de un ovario ínfero (Marzinek et al., 2008). Los caracteres de las cipselas con mayor utilidad taxonómica para delimitar o identificar tribus, géneros y especies son la forma, el número de costillas, la presencia de estrías o pliegues, presencia o ausencia de vilano, fitomelánina, carpopodio e indumento (Cuadro 8).

La forma suele describirse con base en figuras planas y tridimensionales. Así las cipselas pueden ser lineares (Fig. 7A-C), fusiformes (Fig. 7D, E), clavadas (Fig. 7F-H), uncinadas (Fig. 7I), obovoides (Figs. 7J; 8A-C), elipsoides (Fig. 8D), teretes (Fig. 8E) o esféricas (Fig. 8F). Considerando el número de costillas pueden ser triquetas (Figs. 7F; 8G) o prismáticas, cuando tienen más de cuatro (Fig. 8H-J). En este último caso a veces es necesario hacer cortes transversales para cuantificarlas correctamente y corroborar que sean costillas, ya que en ocasiones tienen estrías (Fig. 8A) o pliegues (Fig. 8D).

En las Asteraceae que tienen cabezuelas homógamas las cipselas son homomórficas, es decir que todos los frutos son similares (Cuadro 8). Mientras que en aquellas que presentan cabezuelas heterógamas suele haber dimorfismo; de tal manera que las cipselas producidas por las flores periféricas son diferentes de las que se originan de las flores centrales (p. ej. Mutisieae). Además, existe heteromorfia o heterocarpia; es decir, la producción de frutos completamente distintos en una misma cabezuela, como ocurre en Calenduleae (Fig. 7I) y en menor proporción en algunas Coreopsideae (p. ej. *Heterosperma pinnatum* Cav. (Fig. 7I) y *Cosmos caudatus* Kunth (Fig. 8L) (Cuadro 8)).

En algunos grupos, las cipselas están fusionadas con el involucro constituyendo una estructura periptera (p. ej. *Delillia biflora* (L.) Kuntze, Fig. 8C), o bien, con las páleas y los filarios (como en algunas Millerieae (Fig. 8F) y Heliantheae), formando un fruto complejo ("complejo cipsela", Roque et al., 2009). Su función principal es contribuir con su dispersión, ya que por lo general este tipo de cipselas carecen de vilano y su ausencia se compensa de otra manera. A veces, el ápice de la cipsela está alargado generando una estructura rígida y linear, el rostro (Fig. 8K, L), aunque en ocasiones es corto o inconspicuo (Fig. 7D).

El carpopodio es la zona de abscisión de la cipsela y está formado por uno o varios estratos celulares que difieren en forma de las células de la pared del fruto (Roque et al., 2009). Es simétrico cuando forma un anillo completo y asimétrico si está incompleto o dicha estructura es similar a una letra U. En ocasiones la simetría del carpopodio puede estar relacionada con la orientación; es decir, si es plano (Figs. 7C, E, F; 8E, I) u oblicuo (Figs. 7B, D, G; 8J). A veces puede proyectarse sobre las costillas o tener otras

**Cuadro 8:** Características de las cipselas en las 26 tribus de Asteraceae con distribución en México. Los asteriscos indican las tribus introducidas.

Tribus	Morfismo	Fitomelanina	Forma	Número de costillas	Carpopodio	Rostro	Indumento
Anthemideae	homomórficas, a veces dimórficas	ausente	obovoides, columnares, elipsoides o prismáticas	3-10 costilladas; a veces 3-5 anguladas o aladas	anular, a veces reducido	ausente	glándulas sésiles
Arctotideae*	homomórficas	ausente	elipsoides u obovoides	3-5 costilladas; a veces 4-5 anguladas	ausente	ausente	seríceas
Astereae	homomórficas, a veces dimórficas	ausente	teretes o prismáticas; a veces obovoides, fusiformes, aplanadas u obcompresas	3-5 costilladas; a veces 2-4 anguladas	anular, simétrico, a veces reducido	rara vez presente	glabras, a veces pilosas o glandulares
Bahieae	homomórficas	presente	clavadas, obpiramidales o triquetras	3-5 anguladas, estriadas	anular, simétrico, reducido cuando presente	ausente	pilosas o seríceas en las costillas
Calenduleae*	heteromórficas	ausente	uncinadas, a veces naviculares, arqueadas, incurvadas, columnares, comprimidas obcompresas o aplanadas	2-4 costilladas, aladas	ausente	reducido o ausente	glabras, superficie fenestrada; a veces tuberculada, estriada, o rugulada
Cardueae	homomórficas	a veces presente	elipsoides o teretes	ausentes, a veces estriadas	anular, simétrico; a veces reducido o ausente	ausente	glabras
Chaenactideae	homomórficas	presente	fusiformes, a veces cilíndricas o compresas	8-20 anguladas, a veces estriadas	ausente	ausente	setulosas o seríceas
Cichorieae	homomórficas	ausente	clavadas, columnares, elipsoides, fusiformes o prismáticas	3-15 costilladas, a veces 4-5 anguladas; en ocasiones estriadas	anular, simétrico o asimétrico; a veces reducido o ausente	presente, a veces reducido o ausente	glabras; superficie tuberculada, muricada o espinulosa
Coreopsideae	homomórficas, a veces dimórficas o heteromórficas	presente	obcompresas, fusiformes o cilíndrico claviformes; a veces aplanadas, triquetras, aladas o suberificadas en las costillas	2-5 costilladas o anguladas; a veces estriadas	anular, simétrico; a veces reducido, asimétrico o ausente	presente, a veces reducido o ausente	glabras, pulverulentas o esparcidamente pilosas o setosas; a veces solo en las costillas; en ocasiones la superficie tuberculada

Cuadro 8: Continuación.

Tribus	Morfismo	Fitomelanina	Forma	Número de costillas	Carpopodio	Rostro	Indumento
Eupatorieae	homomórficas	presente	fusiformes o prismáticas, rara vez comprimidas	2-10 costilladas; a veces 4-5 anguladas	anular, simétrico; a veces reducido, cuadrangular o asimétrico	ausente	pilosas, setosas o glandulares, a veces glabras
Gnaphalieae	homomórficas	ausente	elipsoidales, obovoides u ovoides	2-5 costilladas	ausente	ausente	glabras, a veces papilosas, setosas, pilosas o glandulares
Gochnatieae	homomórficas	ausente	teretes o prismáticas	4-5 costilladas	ausente	ausente	pilosas o seríceas
Helenieae	homomórficas	presente	prismáticas o claviformes	4-5 costilladas, a veces 4 anguladas	ausente	ausente	seríceas, en ocasiones solo en las costillas
Heliantheae	homomórficas, a veces dimórficas	presente	obovoides, aplanadas o triquetras	3-5 costilladas, a veces 8-10 costillas	anular, simétrico; a veces reducido o ausente	ausente	glabras; superficie estriada
Inuleae	homomórficas	ausente	elipsoides, cilíndricas, fusiformes o claviformes	6-8 costilladas, a veces 4 anguladas	anular, simétrico	ausente	pilosas o glandulares
Liabeae	homomórficas	ausente	teretes o prismáticas	2-10 costilladas, a veces anguladas o estriadas	anular, simétrico o asimétrico; a veces reducido o ausente	ausente	pilosas o glabrescentes
Madieae	homomórficas	presente	compresas, obcompresas, teretes, obpiramidales, claviformes o fusiformes	3 anguladas	ausente	ausente	glabras o pilosas
Millerieae	homomórficas	presente	prismáticas, obcónicas, obovoides u obpiramidales; a veces esféricas	3-4 anguladas	anular, simétrico; a veces ausente	ausente	glabras, superficie estriada o tuberculada
Mutisieae	dimórficas, a veces heteromórficas	ausente	elipsoides o prismáticas, a veces subteretes o aplanadas	4-10 costilladas	anular, simétrico; a veces reducido o ausente	presente, a veces reducido o ausente	pilosas o glabrescentes, a veces seríceas o glandulares



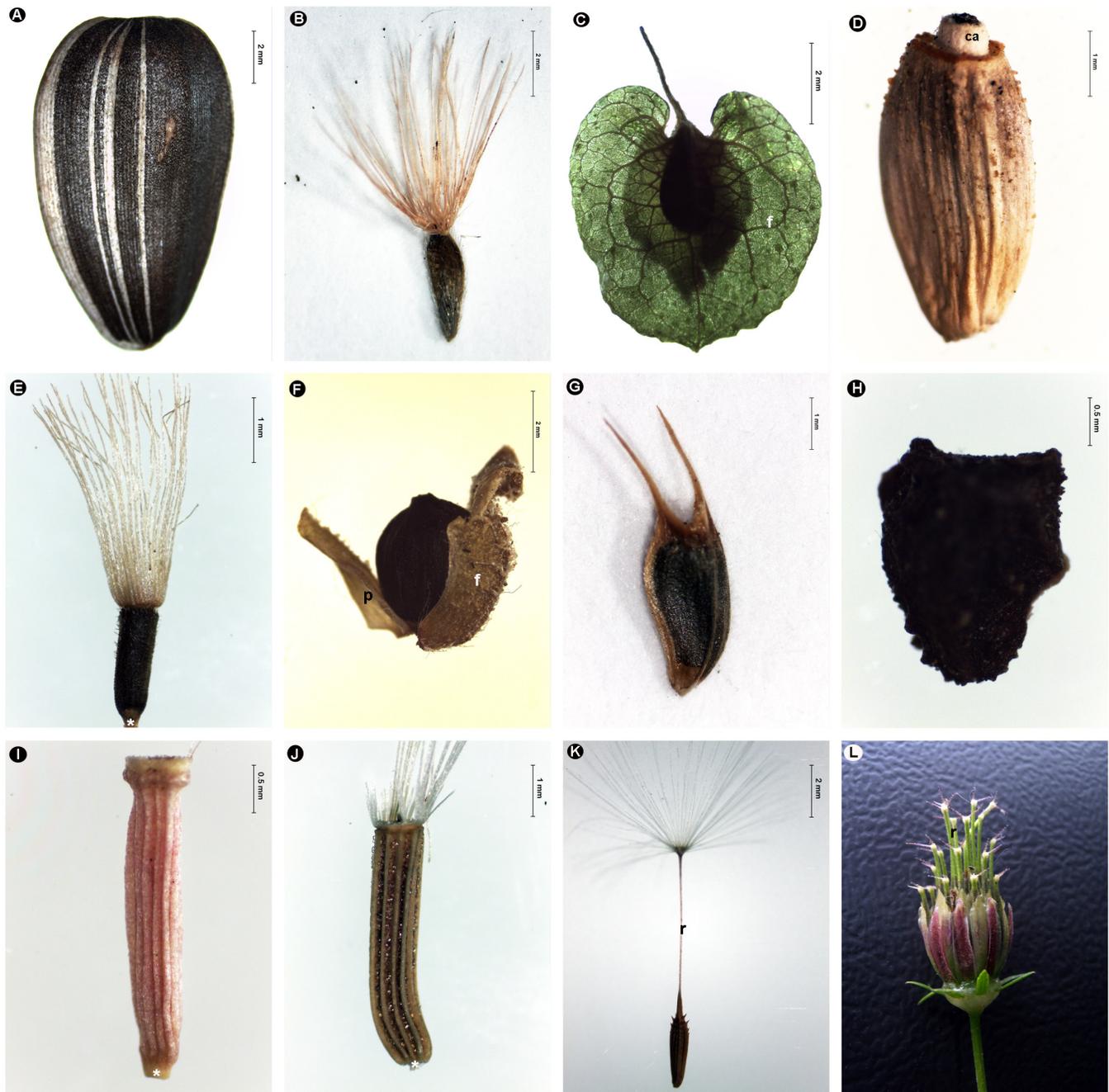


Cuadro 8: Continuación.

Tribus	Morfismo	Fitomelanina	Forma	Número de costillas	Carpopodio	Rostro	Indumento
Nassauvieae	homomórficas	a veces presente	elipsoides, fusiformes o teretes	ausentes, generalmente estriadas	anular, simétrico	ausente, a veces reducido en <i>Trixis</i> P. Browne	pilosas o glabrescentes
Neurolaeneae	homomórficas, rara vez dimórficas	presente	teretes o prismáticas	5 costilladas	anular, simétrico cuando presente	ausente	pilosas o glabrescentes
Onoserideae	homomórficas	ausente	elipsoides o fusiformes	4-6 costilladas	ausente	ausente	esparcidamente pilosas o glabrescentes
Perityleae	homomórficas	presente	teretes, biconvexas u obpiramidales; a veces aladas	2-4 anguladas, en ocasiones los ángulos suberificados ( <i>Galeana</i> La Llave)	ausente	ausente	pilosas o seríceas; a veces solo en las costillas; superficie estriada
Senecioneae	homomórficas	ausente	oblongas, ovoides o claviformes, ocasionalmente aplanadas	4-12 costilladas	ausente	ausente	glabras o pilosas; a veces seríceas o glandulares; superficie lisa o estriada
Tageteae	homomórficas	presente	claviformes o fusiformes; a veces prismáticas o aplanadas	5-10 costilladas	anular, simétrico; a veces asimétrico o reducido	ausente	glabras o esparcidamente pilosas
Vernonieae	homomórficas	presente en <i>Stramentopappus</i> H. Rob. & V.A. Funk	prismáticas o teretes	8-10 costilladas, a veces 4-5 anguladas	anular, simétrico o asimétrico; a veces reducido o ausente	ausente	pilosas, glandulares o seríceas, a veces glabras



**Figura 7:** Cipselas y vilano de Asteraceae. A. Tageteae, *Tagetes lunulata* Ortega, cipsela linear clavada glabrescente, con fitomelanina, vilano radial de escamas y una arista; B. Eupatorieae, *Brickellia leonis* Rzed. & Calderón, cipsela linear fusiforme pilosa, con fitomelanina, vilano radial de cerdas plumosas; C. Gochnatieae, *Nahuatlea smithii* (B.L. Rob. & Greenm.) V.A. Funk, cipsela linear fusiforme pilosa, sin fitomelanina, vilano radial multiseriado de cerdas capilares; D. Coreopsideae, *Bidens* L., cipselas fusiformes setulosas en el ápice, con fitomelanina; vilano radial de aristas retrorsamente barbeladas; E. Eupatorieae, *Oxylobus arbutifolius* (Kunth) A. Gray, cipsela prismática fusiforme setulosa, con fitomelanina, vilano radial de escamas laciniadas; F. Bahieae, *Achyropappus anthemoides* Kunth, cipsela clavada esparcidamente pilosa, con fitomelanina; vilano radial de escamas con una costilla media conspicua; G. Bahieae, *Schkuhria pinnata* (Lam.) Kuntze ex Thell., cipsela clavada sericea, con fitomelanina; vilano radial de escamas erosas y escamas aristadas; H. Anthemideae, *Matricaria chamomilla* L., cipsela prismática claviforme glabra, sin fitomelanina; vilano radial coroniforme; I. Calenduleae, *Calendula officinalis* L., cipselas uncinadas fenestradas, glabras, sin fitomelanina; vilano ausente; J. Coreopsideae, Coreopsideae, *Heterosperma pinnatum* Cav., cipselas obovoides aplanadas, a veces biconvexas, suberificadas en las costillas, con fitomelanina; vilano bilateral de aristas retrorsamente barbeladas. Los asteriscos (\*) señalan el carpopodio y el signo más (+), la presencia de una costilla media en los elementos del vilano. Fotos: Rosario Redonda-Martínez.



**Figura 8:** Cipselas y vilano de Asteraceae. A. Heliantheae, *Helianthus annuus* L., cipsela obovoide estriada, con fitomelanina; vilano bilateral deciduo; B. Astereae, *Heterotheca inuloides* Cass., cipsela fusiforme obovoide, pilosa, con fitomelanina; vilano radial persistente, de cerdas capilares; C. Heliantheae, *Delilia biflora* (L.) Kuntze, cipsela obovoide formando un complejo con el involucre, vilano ausente; D. Cardueae, *Cirsium velatum* (S. Watson) Petr., cipsela elipsoide con pliegues, glabra, sin fitomelanina, con callo apical (ca); vilano ausente; E. Neurolaeneae, *Neurolaena lobata* (L.) Cass., cipsela terete esparcidamente pilosa, con fitomelanina; vilano radial persistente, de cerdas capilares; F. Millerieae, *Smilacanthus maculatus* (Cav.) H. Rob., cipsela esférica glabra, estriada, con fitomelanina, formando un complejo con un filario y una pálea navicular; vilano ausente; G. Heliantheae, *Lasiantha fruticosa* (L.) K.M. Becker var. *michoacana* (S.F. Blake) K.M. Becker, cipsela triquetra glabra, con fitomelanina; vilano bilateral persistente, de aristas glabras; H. Millerieae, *Melampodium divaricatum* (Rich.) DC., cipsela prismática tuberculada, con fitomelanina, vilano ausente; I. Senecioneae, *Roldana hederifolia* (Hemsl.) H. Rob. & Brettell, cipsela fusiforme prismática, costillada, sin fitomelanina; vilano radial deciduo, de cerdas capilares; J. Vernonieae, *Vernonia alamanii* DC., cipsela prismática costillada, con glándulas, sin fitomelanina; vilano radial persistente, biseriado de cerdas ensanchadas reducidas y cerdas capilares; K. Cichorieae, *Taraxacum officinale* F.H. Wigg., cipsela fusiforme, costillada, tuberculada en el ápice, sin fitomelanina, rostrada; vilano radial de cerdas capilares; L. Coreopsidaeae, *Cosmos caudatus* Kunth, cabezuela con cipselas heteromórficas fusiformes, rostradas; vilano radial de aristas retrorsamente barbeladas. Los asteriscos (\*) señalan el carpópodo, ca=callo apical, f=filario, p=pálea, r=rostró. Fotos: Rosario Redonda-Martínez.

modificaciones que son de importancia taxonómica a nivel genérico (Roque et al., 2009).

### Vilano

El cáliz modificado de las flores de Asteraceae recibe el nombre de vilano; dependiendo de su posición simétrica se reconocen dos tipos: radial cuando los elementos que lo integran están dispuestos alrededor de la flor o el ápice de la cipsela (Figs. 7A-H; 8B, E, I-K) y bilateral, que se caracteriza por tener un par de elementos ubicados en lados opuestos de la corola o el ápice de la cipsela (Figs. 7J; 8G), según sea el caso (Cuadro 9). Generalmente, las estructuras que for-

man el vilano están dispuestas en una sola serie, ya sea de igual o distinta longitud (Figs. 7A, B, D-H; 8A, E, K), pero en ocasiones es biseriado. En este caso, la serie externa está reducida y llega a ser inconspicua, mientras que la interna suele ser 10-12 veces más larga, característica común en Liabeae y Vernoniaeae (Fig. 8J). También existe el vilano multiseriado, el cual presenta tres o más series de elementos que varían principalmente en longitud, como ocurre en Gochnatieae (Fig. 7C) y algunas Senecioneae. Con respecto a su duración, puede ser persistente (Figs. 7A-H; 8B, E, G, J-L) o deciduo (Fig. 8I) y en ocasiones está ausente (Fig. 8C, D, F, H) (Cuadro 9).

**Cuadro 9:** Características del vilano en las 26 tribus de Asteraceae con distribución en México. Los asteriscos indican las tribus introducidas, NA=No Aplica.

Tribus	Número de series	Simetría	Persistencia	Tipo de elementos
Anthemideae	uniseriado, cuando presente	radial, cuando presente	persistente, cuando presente	escuámulas o coroniforme, cuando presente
Arctotideae*	uni o biseriado	radial	persistente	escamas
Astereae	uni o multiseriado	radial	persistente	cerdas capilares barbeladas o plumosas; a veces escamas, escamas aristadas, aristas o una mezcla de dos tipos elementos diferentes; rara vez ausente
Bahieae	uniseriado	radial	persistente	escamas con una vena media engrosada a veces proyectándose en una arista; rara vez de aristas o ausente
Calenduleae*	ausente	NA	NA	NA
Cardueae	uni o multiseriado	radial	persistente, a veces deciduo	cerdas capilares barbeladas o plumosas; a veces de escamas o ausente
Chaenactideae	uni o multiseriado	radial	persistente, a veces deciduo como unidad	escamas erosas, libres o fusionadas formando una corona
Cichorieae	uni o multiseriado	radial	persistente, a veces deciduo	cerdas capilares glabras, barbeladas o plumosas; a veces escamas, aristas o escuámulas
Coreopsideae	uniseriado	radial, rara vez bilateral	persistente, a veces deciduo	aristas barbeladas o escuámulas, a veces coroniforme o ausente
Eupatorieae	uniseriado	radial	persistente, a veces algunos elementos deciduos en grupos o como unidad	cerdas capilares barbeladas o plumosas, escamas, aristas o escamas aristadas; a veces una combinación de elementos diferentes
Gnaphalieae	uniseriado	radial	persistente	cerdas capilares barbeladas, a veces plumosas; en ocasiones escamas o una mezcla de cerdas capilares y escamas; rara vez ausente
Gochnatieae	uni o multiseriado	radial	persistente	cerdas capilares barbeladas
Helenieae	uniseriado	radial	persistente	escamas o escamas aristadas
Heliantheae	uniseriado, rara vez multiseriado	bilateral	persistente, rara vez deciduo	escamas o aristas glabras; a veces escuámulas o ausente

Cuadro 9: Continuación.

Tribus	Número de series	Simetría	Persistencia	Tipo de elementos
Inuleae	uniseriado	radial	persistente	cerdas capilares lisas o barbeladas; a veces escamas o ausente
Liabeae	biseriado	radial	persistente	escamas o cerdas reducidas en la serie externa; cerdas capilares barbeladas en la serie interna
Madieae	uniseriado, a veces biseriado	radial	persistente	escamas o aristas; a veces ausente
Millerieae	uniseriado	radial	persistente, a veces deciduo	escamas o cerdas capilares barbeladas; a veces ausente
Mutisieae	uniseriado	radial	persistente, a veces algunos elementos deciduos	cerdas capilares barbeladas o plumosas, iguales o subiguales, libres, a veces fusionadas en la base
Nassauvieae	uni o multiseriado	radial	persistente	cerdas capilares barbeladas, a veces plumosas; rara vez ausente
Neurolaeneae	uniseriado	radial	persistente	escamas, aristas, cerdas capilares o coroniforme; a veces ausente
Onoserideae	multiseriado	radial	persistente	cerdas capilares
Perityleae	uniseriado	radial	persistente	2 (1 o 4) cerdas y una corona de escamas cortas; rara vez escuámulas vestigiales o ausente
Senecioneae	uni o multiseriado	radial	persistente o deciduo	cerdas capilares glabras o barbeladas
Tageteae	uniseriado	radial	persistente	escamas, aristas, escamas aristadas o escamas divididas en cerdas; a veces dos tipos de elementos combinados, rara vez ausente
Vernonieae	biseriado, a veces multiseriado	radial	persistente, a veces deciduo	escamas o cerdas reducidas en la serie externa; cerdas capilares barbeladas en la serie interna; a veces aristas ( <i>Trichospira</i> Kunth) o coroniforme ( <i>Struchium</i> P. Browne)

Independientemente de la simetría del vilano (radial o bilateral), los elementos que lo integran son variables. Los más comunes son las cerdas, que son estructuras filiformes, flexibles, barbeladas o glabras. Las diferencias en la longitud de las barbas permiten distinguir entre cerdas plumosas (Fig. 7B) y capilares (Figs. 7C; 8B, E, J, K). A veces los elementos del vilano son aciculares rígidos o un tanto flexibles y se denominan aristas (Figs. 7A, D, J; 8G, L). Pueden ser barbeladas (Figs. 7D, J; 8L) o glabras (Fig. 8G). En el primer caso, la orientación de las barbas, ya sea antrorsa (hacia arriba) o retrorsa (hacia abajo), así como su disposición en la arista (toda la superficie o solo en el ápice), suele emplearse como carácter taxonómico para identificar géneros y especies en algunas tribus.

El vilano también puede estar conformado por escamas (Fig. 7A, E-G), estructuras aplanadas cortas, triangulares, ovadas u oblongas, libres o parcialmente fusionadas y a veces laciniadas en el ápice (Fig. 7E) o con el margen eroso (Fig. 7G). En ocasiones, las escamas tienen una proyección apical de la vena media similar a un mucrón, costilla o arista. Cuando esto ocurre, se conocen como escamas aristadas (Fig. 7G), las cuales son comunes en algunas Bahieae (Fig. 7F, G) y Helenieae. También llega a ocurrir que las escamas estén reducidas o sean vestigiales; se denominan escuámulas y pueden encontrarse esporádicamente en algunas Perityleae. Por último, el vilano también puede estar reducido a una estructura anular de apariencia cartilaginosa o en ocasiones papirácea, similar

a una corona; razón por la cual se denomina coroniforme (Fig. 7H); este se encuentra en algunos miembros de Anthemideae, Coreopsidae, Neurolaeneae y Vernonieae (Cuadro 9).

Con base en el análisis morfológico de los caracteres antes descritos se generó una clave de identificación para las 26 tribus presentes en México, la cual se presenta a continuación, las introducidas están señalizadas con asteriscos.

### Clave artificial para identificar tribus de Asteraceae presentes en México

- 1a Cabezuelas homógamas, con todas las flores iguales, tanto en la periferia como el centro, bisexuales, en ocasiones unisexuales ..... 2
- 1b Cabezuelas heterógamas, con dos o tres tipos de flores diferentes; las periféricas femeninas o neutras; las centrales, bisexuales, a veces funcionalmente masculinas ..... 10
- 2a Filarios con látex; flores bisexuales con corolas liguladas, 5 dentadas en el ápice ..... **Cichorieae**
- 2b Filarios sin látex; flores bisexuales, a veces unisexuales, con corolas tubulares (4-)5 lobuladas en el ápice, a veces filiformes o bilabiadas ..... 3
- 3a Plantas dioicas o poligamodioicas; cabezuelas con flores unisexuales, femeninas o masculinas, en ocasiones algunas flores bisexuales en el centro ..... **Astereae**
- 3b Plantas monoicas; cabezuelas con flores bisexuales ..... 4
- 4a Flores con corolas bilabiadas; anteras con base caudada ..... 5
- 4b Flores con corolas tubulares, tubiformes o infundibuliformes; anteras con base sagitada, rara vez caudada o reducida ..... 6
- 5a Flores rojizas o rosadas; ramas del estilo obtusas y papilosas en el ápice ..... **Onoserideae**
- 5b Flores amarillas, a veces blanquecinas, rosadas o moradas; ramas del estilo truncadas y pilosas en el ápice ..... **Nassauvieae**
- 6a Corolas con lóbulos profundamente partidos,  $\geq \frac{1}{2}$  de su longitud; anteras con apéndices apicales apiculados, base caudada ..... 7
- 6b Corolas con lóbulos ligeramente partidos,  $\leq \frac{1}{3}$  de su longitud; anteras con apéndices apicales lanceolados, deltados u ovados, a veces reducidas; base sagitada o reducida, rara vez caudada ..... 8
- 7a Filarios con el ápice modificado en una espina, a veces dividido en apéndices subulados o filiformes; receptáculo plano, con cerdas; lóbulos de la corola erectos; estilo con un anillo colector por debajo del punto de bifurcación; ramas largas, lineares o lanceoladas, agudas, glabras a veces papilosas ..... **Cardueae**
- 7b Filarios con el ápice agudo o mucronado; receptáculo plano, glabro, alveolado; lóbulos de la corola reflexos y enrollados; estilo sin anillo colector por debajo del punto de bifurcación; ramas cortas, obtusas, glabras ..... **Gochnatieae**
- 8a Cipselas con fitomelanina; vilano uniseriado, persistente o deciduo como unidad, a veces con dos tipos de elementos distintos en la misma serie; ramas del estilo glabras desde el punto de bifurcación, en ocasiones papilosas; anteras glabras, con apéndices apicales ovados o reducidos, base reducida o corto sagitada ..... 9
- 8b Cipselas generalmente sin fitomelanina; vilano biseriado, a veces triseriado, persistente, en ocasiones los elementos deciduos individualmente; la serie externa de escamas o cerdas ensanchadas, la interna de cerdas capilares, rara vez de aristas o coroniforme; ramas del estilo pilosas desde antes del punto de bifurcación; anteras glandulares, a veces glabras, con apéndices apicales lanceolados, ovados o deltados, base sagitada, rara vez caudada ..... **Vernonieae**
- 9a Involucro uni o biseriado, campanulado o hemisférico; ramas del estilo lineares, agudas, área estigmática fértil indiferenciada; anteras con apéndices apicales ovados, base corto-sagitada; cipselas estriadas, sin carpopodio; vilano persistente o deciduo como unidad ..... **Chaenactideae**
- 9b Involucro multiseriado, a veces uni o biseriado; cilíndrico, turbinado o campanulado; ramas del estilo clavadas; glabras o papilosas, área estigmática fértil diferenciada; anteras con apéndices apicales y base generalmente reducidos; cipselas costilladas o anguladas, con carpopodio; vilano persistente ..... **Eupatorieae**



- 10a Cabezuelas disciformes, flores periféricas femeninas, con corolas filiformes; flores centrales bisexuales, en ocasiones funcionalmente masculinas ..... 11
- 10b Cabezuelas radiadas, flores periféricas femeninas o neutras, rara vez reducidas o ausentes, con corolas radiadas, a veces radiado-bilabiadas; flores centrales bisexuales, a veces funcionalmente masculinas ..... 13
- 11a Involucro con filarios herbáceos o membranáceos, sin estereoma ..... 12
- 11b Involucro con filarios papiráceos, generalmente con estereoma ..... **Gnaphalieae**
- 12a Arbustos, a veces arborescentes, rara vez hierbas perennes o anuales; flores rosadas o moradas; ramas del estilo de las flores centrales lanceoladas, supinadoras, pilosas desde antes del punto de bifurcación ..... **Inuleae**
- 12b Hierbas anuales o perennes, a veces arbustos; flores blanquecinas o verdosas, ramas del estilo de las flores centrales subuladas o triangulares, pronadoras, pilosas por arriba del punto de bifurcación ..... **Astereae**
- 13a Cabezuelas solitarias; flores periféricas femeninas, multiseriadas, isomórficas o dimórficas; flores centrales funcionalmente masculinas, a veces bisexuales; cipselas dimórficas o heteromórficas ..... 14
- 13b Cabezuelas agrupadas en inflorescencias, a veces solitarias; flores periféricas femeninas o neutras, uniseriadas, isomórficas, a veces reducidas o ausentes; flores centrales bisexuales, en ocasiones funcionalmente masculinas; cipselas homomórficas, a veces dimórficas ..... 15
- 14a Flores blanquecinas o rosadas; las periféricas dispuestas en dos series, la externa con corolas radiadas o radiado-bilabiadas, la interna con corolas radiado-bilabiadas, a veces reducidas o filiformes; flores centrales con corolas bilabiadas, rara vez tubulares, pentámeras; cipselas fusiformes, elipsoides o prismáticas; vilano de cerdas capilares ..... **Mutisieae**
- 14b Flores anaranjadas, a veces amarillas; las periféricas dispuestas en tres o más series, isomórficas, con corolas radiadas; flores centrales con corolas tubulares, pentámeras; cipselas uncinadas, fenestradas; vilano ausente ..... **Calenduleae**
- 15a Estilo de las flores centrales con ramas subuladas o triangulares, pronadoras ..... **Astereae**
- 15b Estilo de las flores centrales con ramas, lanceoladas, agudas, truncadas, ahusadas o lineares, supinadoras ..... 16
- 16a Cipselas con vilano bilateral, rara vez radial, con un reducido número de elementos, de escamas o aristas; a veces fusionadas con las costillas, reminiscentes o deciduas, rara vez ausente ..... 17
- 16b Cipselas con vilano radial, de cerdas capilares, escamas, aristas, escamas aristadas, o una combinación de dos tipos de elementos, libres, rara vez fusionados formando una corona, o ausente ..... 18
- 17a Involucro multiseriado, a veces uniseriado; filarios libres, similares en todas las series; receptáculo con páleas conduplicadas, persistentes, a veces acrescentes, coloridas o esclerificadas en el ápice; cipselas dimórficas u homomórficas, aplanadas, obovoides o triquetras; vilano bilateral, de escamas o aristas glabras, a veces deciduo o ausente ..... **Heliantheae**
- 17b Involucro biseriado, filarios diferenciados en ambas series; los externos fusionados en la base, verdosos, generalmente crasos; los internos, coloridos, a veces verdosos, herbáceos; receptáculo con páleas laminares, deciduas, no acrescentes, con estrías paralelas pardo-anaranjadas; cipselas homomórficas o heteromórficas, obcompresas o fusiformes, a veces aplanadas, en ocasiones rostradas; vilano radial, rara vez bilateral, de aristas barbeladas, a veces escamas reminiscentes o deciduas, ocasionalmente ausente ..... **Coreopsideae**
- 18a Involucro connado en toda su extensión, a veces de la parte media hacia la base; filarios con glándulas, pústulas o cavidades secretoras de aroma anisado ..... **Tageteae**
- 18b Involucro libre en toda su extensión, ocasionalmente connado solo en la base; filarios glabros o con indumento constituido por tricomas, glándulas o una combinación de ambos, sin aroma anisado ..... 19
- 19a Receptáculo epaleáceo ..... 20
- 19b Receptáculo paleáceo ..... 26
- 20a Pedúnculos y filarios con látex; vilano biseriado, la serie externa reducida, de escamas; la serie interna de cerdas capilares ..... **Liabeae**

- 20b Pedúnculos y filarios sin látex, a veces con resina; vilano uniseriado, con uno o en ocasiones dos tipos de elementos, rara vez biseriado o multiseriado, pero con un solo tipo de elementos, a veces ausente ..... 21
- 21a Cipselas sin fitomelanina, generalmente pardas o pajizas ..... 22
- 21b Cipselas con fitomelanina, negras ..... 23
- 22a Cabezuelas agrupadas en inflorescencias; involucre uniseriado, con o sin cálculo; filarios iguales; anteras con collar cilíndrico o balaustiforme; vilano uni o multiseriado, persistente o deciduo, de cerdas capilares barbeladas o glabras ..... **Senecioneae**
- 22b Cabezuelas solitarias; involucre multiseriado, sin cálculo; filarios graduados; anteras sin collar; vilano uni o biseriado, persistente, de escamas ..... **Arctotideae**
- 23a Filarios naviculares; flores centrales con corolas 4(-5) lobuladas en el ápice; vilano de 2(1 o 4) cerdas, y una corona de escamas fusionadas, rara vez de escámulas vestigiales o ausente ..... **Perityleae**
- 23b Filarios laminares; flores centrales con corolas 5 lobuladas; vilano de escamas con o sin una vena media engrosada, a veces proyectándose en una arista, o escamas aristadas, libres.
- 25a Involucre campanulado a hemisférico; filarios herbáceos; receptáculo globoso, a veces plano; flores radiadas trilobuladas en el ápice; ramas del estilo truncadas, pilosas en el ápice; anteras con collar cilíndrico ..... **Helenieae**
- 25b Involucre cilíndrico o turbinado, a veces hemisférico; filarios membranáceos, receptáculo plano o ligeramente convexo; flores radiadas unilobuladas en el ápice; ramas del estilo lanceoladas, agudas, papilosas por arriba del punto de bifurcación; anteras sin collar ..... **Bahieae**
- 26a Involucre uni o biseriado; filarios con glándulas estipitadas; páleas asociadas solo con las flores periféricas; anteras moradas ..... **Madieae**
- 26b Involucre multiseriado, rara vez uni o biseriado; filarios pilosos o con glándulas sésiles; páleas dispuestas en todo el receptáculo, a veces ausentes en las flores periféricas, anteras negras o blanquecinas ..... 27
- 27a Filarios escariosos, excepto en la parte media, con glándulas sésiles; ramas del estilo truncadas, pilosas solo en el ápice; anteras blanquecinas con collar balaustiforme; cipselas con glándulas sésiles ..... **Anthemideae**
- 27b Filarios herbáceos o membranáceos, a veces escariosos en el margen, pilosos o glabros, rara vez con glándulas sésiles; ramas del estilo lanceoladas o peniciladas, agudas, pilosas o papilosas por arriba del punto de bifurcación, a veces glabras; anteras negras con collar cilíndrico o ausente; cipselas glabrescentes o pilosas ..... 28
- 28a Filarios herbáceos, no escariosos; páleas laminares o naviculares, a veces deciduas como unidad o formando un complejo con las cipselas y los filarios; flores centrales bisexuales o funcionalmente masculinas, lóbulos papilosos; anteras sin collar; cipselas obcónicas, obpiramidales u obovoides, a veces esféricas, glabras, estriadas o tuberculadas ..... **Millerieae**
- 28b Filarios membranáceos, escariosos en el margen; páleas conduplicadas, persistentes, sin formar complejos con las cipselas, rara vez ausentes; flores centrales bisexuales, lóbulos glabros o glandulares; anteras con collar cilíndrico; cipselas teretes o prismáticas, costilladas, pilosas o glabrescentes, a veces estriadas ..... **Neurolaeneae**

## Conclusiones

Por primera vez se presentan las características de las cabezuelas para las 26 tribus de Asteraceae que se distribuyen en México, además de los órganos asociados a ellas, como son: involucre, filarios, receptáculo, páleas, flores periféricas, flores centrales, androceo, estilo, cipselas y vilano. Dichas estructuras están descritas de manera sencilla e ilustradas con fotografías de material *in vivo*, herborizado o conservado en espíritu, destacando los caracteres diagnósticos de cada tribu, la morfología más común, así como las excepciones que ocurren en algunos de sus miembros. Esto, con la finalidad de brindar al lector un panorama general de la morfología de las asteráceas y facilitar el uso de la clave de identificación de las tribus nativas e introducidas presentes en el país. Aunque Asteraceae es uno de los grupos más fáciles de identificar a nivel familia, en categorías taxonómicas inferiores la situación cambia completamente, ya sea porque las claves son antiguas y solo están dispo-

nibles en literatura especializada de difícil acceso; son poco conocidas o las personas que las consultas no están familiarizadas con las características morfológicas y terminología empleadas en ellas.

Adicionalmente, se incluye una actualización del número de especies y cambios nomenclaturales ocurridos después de la publicación del catálogo de plantas vasculares nativas de México (Villaseñor, 2016) y la estimación de la diversidad de asteráceas mexicanas (Villaseñor, 2018). A pesar de que Asteraceae es una de las familias más estudiadas en el mundo y México, uno de los principales centros de diversidad y endemismo, aún es necesario realizar mucho trabajo florístico y taxonómico relacionado con este grupo de angiospermas. Por lo anterior, esta contribución servirá de referencia a taxónomos, estudiantes de biología y áreas afines que requieran conocer y aprender la morfología básica de las compuestas e identificar especímenes a nivel tribal.

## Contribución de autores

RRM planteó y ejecutó el estudio, tomó fotografías y editó las láminas, escribió, corrigió y aprobó la versión final del manuscrito.

## Financiamiento

En las distintas etapas del trabajo se utilizaron fondos de diversas instituciones, las cuales se citan en orden cronológico: Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM); Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM, Beca de Posgrado del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (263523), del Sistema Nacional de Investigadores (75186) y recursos propios.

## Agradecimientos

A Esteban Manuel Martínez Salas por todo el apoyo logístico y entusiasmo compartido durante el trabajo de campo en varias regiones del país, y por su ayuda para conseguir y compartir material herborizado de algunas tribus. Asimismo, se agradecen las invitaciones a uno o varios viajes encabezados por José Luis Villaseñor Ríos, Rosalinda Medina Lemos, María Silvia Ferrucci (con financiamiento de Myndel Botanical Foundation y el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Argentina), Clara Hilda

Ramos Álvarez y Marcelo Pace, durante las cuales se recolectaron y fotografiaron diversas asteráceas. Miriam Reyes Cornejo, Itzi Fragoso Martínez y Mauricio Mora Jarvio ayudaron y colaboraron en algunas salidas de campo realizadas durante el posgrado. Fernando Araujo Mondragón brindó su apoyo en algunas salidas de campo, proporcionó fotografías y material de varias especies poco conocidas. Mi más sincero agradecimiento a los árbitros del manuscrito y a Marie-Stéphanie Samain, Patricia Mayoral Loera e Ivonne Zavala García, núcleo editorial de Acta Botanica Mexicana, así como a Ricardo Rivera García e Itzi Fragoso Martínez, cuyos comentarios y sugerencias contribuyeron a enriquecer y mejorar considerablemente la redacción y presentación final del manuscrito. Por último, agradezco a los alumnos que han tomado el curso de posgrado del Instituto de Ecología, A.C. (INECOL) "Sistemática de Asteraceae", ya que sus múltiples quejas por la falta de literatura especializada en Asteraceae de México sirvieron de motivación para concluir este manuscrito.

## Literatura citada

- APG IV. Angiosperm Phylogeny Group. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. Botanical Journal of the Linnean Society 181: 1-20. DOI: <https://doi.org/10.1111/boj.12385>
- Baldwin, B. G. y K. R. Wood. 2016. Origin of the Rapa endemic genus *Apostates*: Revisiting major disjunctions and evolutionary conservatism in the *Bahia* alliance (Compositae: Bahieae). Taxon 65(5): 1064-1080. DOI: <https://doi.org/10.12705/655.8>
- Baldwin, B. G., B. L. Wessa y J. L. Panero. 2002. Nuclear rDNA evidence for the major lineages of Helenioid Heliantheae (Compositae). Systematic Botany 27(1): 162-198. DOI: <https://doi.org/10.1043/0363-6445-27.1.16>
- Bentham, G. 1873. Ordo LXXXVIII: Compositae. In: Bentham, G. y J. D. Hooker (eds.). Genera Plantarum 2(1): 163-533. L. Reeve and Co. London, UK.
- Blake, S. F. 1915. *Trichospira verticillata*. Torreyana 15(5): 106.
- Bonifacino, J. M. y V. A. Funk. 2018. Key to Compositae tribes worldwide (beta version). [http://www.thecompositaehut.com/www\\_tch/webinvestigacion/KEYS2/compositae\\_tribes.html](http://www.thecompositaehut.com/www_tch/webinvestigacion/KEYS2/compositae_tribes.html) (consultado mayo de 2022).

- Bonifacino, J. M., H. Robinson, V. A. Funk, H. W. Lack, G. Wagenitz, C. Feuillet y D. J. Hind. 2009. A history of research in Compositae: early beginnings to the Reading Meeting (1975). In: Funk, V. A., A. Sussana, T. F. Stuessy y R. J. Bayer (eds.). Systematics, Evolution and Biogeography of the Compositae. International Association for Plant Taxonomy. Ann Arbor, Michigan, USA. Pp. 3-38.
- Bremer, K. 1987. Tribal interrelationships of the Asteraceae. *Cladistics* 3: 210-253. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.1987.tb00509.x>
- Bremer, K. 1996. Major clades and grades of the Asteraceae. In: Hind, D. J. N. y H. J. Beentje (eds.). Compositae: Systematics. Proceedings of the International Compositae Conference, Kew 1994. Royal Botanical Gardens, Kew. Kew, UK. Pp. 1-7.
- Bremer, K. y R. K. Jansen. 1992. A new subfamily of Asteraceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 79(2): 414-415. DOI: <https://doi.org/10.2307/2399777>
- Bremer, K., R. K. Jansen, P. O. Karis, M. Källersjö, S. C. Keeley, K. J. Kim, H. J. Michaels, J. D. Palmer y R. S. Wallace. 1992. A review of the phylogeny and classification of the Asteraceae. *Nordic Journal of Botany* 12(2): 141-148. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1992.tb01281.x>
- Carlquist, S. 1976. Tribal interrelationships and phylogeny of the Asteraceae. *Aliso* 8(4): 465-492.
- Cassini, A. H. G. 1816. Troisième mémoire sur les Synanthérées. *Journal de Physique, de Chimie, d'Histoire Naturelle et des Arts* 76: 249-275.
- Cassini, A. H. G. 1819. Suite de Sixième mémoire sur la famille des Synanthérées, contenant les caractères des tribus. *Journal de Physique, de Chimie, d'Histoire Naturelle et des Arts* 88: 189-204.
- Cronquist, A. J. 1955. Phylogeny and taxonomy of the Compositae. *The American Midland Naturalist* 53(2): 478-511. DOI: <http://doi.org/10.2307/2422084>
- Cronquist, A. J. 1977. The Compositae revisited. *Brittonia* 29: 137-153. DOI: <http://doi.org/10.2307/2805847>
- Cronquist, A. J. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press. New York, USA. 1262 pp.
- Freire, S. E., J. L. Villaseñor, C. Monti, N. D. Bayón y M. A. Migoya. 2022. Taxonomic revision of *Pseudognaphalium* (Asteraceae, Gnaphalieae) from North America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 107: 314-404. DOI: <https://doi.org/10.3417/2022695>
- Funk, V. A., A. Susanna, T. F. Stuessy y H. Robinson. 2009. Classification of Compositae. In: Funk, V. A., A. Susanna, T. F. Stuessy y R. J. Bayer (eds.). Systematics, Evolution and Biogeography of the Compositae. International Association for Plant Taxonomy. Ann Arbor, USA. Pp. 171-189.
- García-Mendoza, A. J., D. Sandoval-Gutiérrez y R. Redonda-Martínez. 2020. *Mixtecalia*, a new monotypic genus of the subtribe Tussilaginatae (Senecioneae, Asteraceae) from the state of Oaxaca, Mexico. *Phytotaxa* 438(2): 119-132. DOI: <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.438.2.5>
- Heiden, G. y J. M. Bonifacino. 2021. *Baccharis* L. (Asteraceae): from Nova Scotia to Cape Horn. *Capitulum* 1(1): 12-35. DOI: <https://doi.org/10.53875/capitulum.01.1.02>
- Hinojosa-Espinosa, O., D. Potter, M. Ishiki, E. Ortiz y J. L. Villaseñor. 2021. *Dicrocephala integrifolia* (Astereae, Asteraceae), a new exotic genus and species for Mexico and second record for the New World. *Botanical Sciences* 99(3): 706-716. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.2754>
- Jansen, R. K. y J. D. Palmer. 1987. A chloroplast DNA inversion marks an ancient evolutionary split in the sunflower family (Asteraceae). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 84: 5818-5822.
- Karis, P. O. 1993a. Morphological phylogenetics of the Asteraceae-Asteroidae, with notes on character evolution. *Plant Systematics and Evolution* 186: 69-93. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00937714>
- Karis, P. O. 1993b. Heliantheae sensu lato (Asteraceae), clades and classification. *Plant Systematics and Evolution* 188: 139-195. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00937727>
- Karis, P. O. 1996. Phylogeny of the Asteraceae-Asteroidae revisited. In: Hind, D. J. N. y H. J. Beentje (eds.). Compositae: Systematics. Proceedings of the International Compositae Conference, Kew 1994. Royal Botanical Gardens, Kew. Kew, UK. Pp. 41-47.
- Karis, P. O., M. Källersjö y K. Bremer. 1992. Phylogenetic analysis of the Cichorieae (Asteraceae) with emphasis on the Mutisieae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 79(2): 416-427. DOI: <https://doi.org/10.2307/2399778>
- King, R. M. y H. Robinson. 1987. The genera of the Eupatorieae (Asteraceae). *Monographs in Systematic Botany from the*



- Missouri Botanical Garden 22: 1-581. DOI: <https://doi.org/10.5662/bhl.title.156613>
- Knoll, T., S. Narayanan, A. Coven, R. Williams, S. Byer, D. Howe, J. Lincoln-Owyang, M. Yap, M. Bice, J. Ault, B. Aygun, V. Balakrishnan, F. Brereton, S. Chen, J. Chien, J. Clauson, J. Cohen, C. Cox, A. Erickson, P. Falco, P. Ferguson, T. Georgiev, J. Hanson, J. Harris, K. Hopps, B. Houston, C. Intwala, S. Kong, X. Li, T. Luxon, M. Maguire, C. Moskalonek, J. Ojanen, D. Parent, J. Peterson, D. Polaschek, T. Ruark, Y. Song, N. Svakhin, J. Worthington, T. Wright, D. Hackel, M. Keogh, W. Leung, P. Merrill, Y. Takahashi, B. Young, N. Lu, S. Misra, K. Davis, S.E. Snyder, L. Holleran, J. Nack, B. O'Neil Hughes, Z. Gee, P. Clark, B. W. Hendrickson, K. Connor, B. Young, I. Tchernouosko, Z. Yao, I. Mak, L. Wen, C. Mittha, K. Itoda, N. Boyomo, S. Guilhamet y K. Mikawa. 2010. Adobe Photoshop CS5 Extended version 12.0. Adobe Systems Incorporated. California, USA.
- Leica Microsystems. 2021. Leica Application Suite EZ 3.4.0 version. Wetzlar, Germany. <https://www.leica-microsystems.com/es/compania/leica-microsystems/> (consultado octubre de 2021).
- Lichter-Marck, I. H. y B. G. Baldwin. 2022. A phylogenetically informed reclassification of the rock daisies (Perityleae, Compositae). *Systematic Botany* 47(3): 802-816. DOI: <https://doi.org/10.1600/036364422X16573019348328>
- Mandel, J. R., R. B. Dikow, C. M. Siniscalchi, R. Thapa, L. E. Watson y V. A. Funk. 2019. A fully resolved backbone phylogeny reveals numerous dispersals and explosive diversifications throughout the history of Asteraceae. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 116(28): 14083-14088. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.1903871116>
- Marzinek, J., O. Cavalari de Paula y D. M. Trombert Oliveira. 2008. Cypsela or achene? Refining terminology by considering anatomical and historical factors. *Revista Brasileira de Botânica* 31(3): 549-553. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0100-84042008000300018>
- McVaugh, R. 1984. Compositae. *Flora Novo-Galiciana* 12: 1-1157.
- Panero, J. L. 2019. Generic relationships in Gochnatioideae (Asteraceae) including *Tehuasca*, a new genus from Northeastern Mexico. *Lundellia* 22(1): 1-10. DOI: <https://doi.org/10.25224/1097-993X-22.1.1>
- Panero, J. L. y V. A. Funk. 2002. Toward a phylogenetic subfamilial classification for the Compositae (Asteraceae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 115(4): 909-922.
- Panero, J. L. y V. A. Funk. 2008. The value of sampling anomalous taxa in phylogenetic studies: Major clades of the Asteraceae revealed. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 47: 757-782. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2008.02.011>
- Pruski, J. 2018. Asteraceae. *Flora Mesoamericana* 5(2): 1-608.
- Redonda-Martínez, R. 2018. Tratamiento taxonómico de la tribu Mutisieae (Asteraceae) en México. *Acta Botanica Mexicana* 123: 121-166. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm123.2018.1277>
- Redonda-Martínez, R. 2019. Asteraceae, Tribu Gochnatioideae. *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*. 155: 1-16. DOI: <https://doi.org/10.22201/ib.9786073018005e.2019>
- Redonda-Martínez, R. 2020. La subtribu Plucheinae (Inuleae, Asteraceae) en México, taxonomía, diversidad y distribución. *Acta Botanica Mexicana* 127: e1718. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm127.2020.1718>
- Redonda-Martínez, R. 2022. Familia Compositae, Tribu Mutisieae. *Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes* 230: 1-34. DOI: <https://doi.org/10.21829/fb.560.2020.230>
- Redonda-Martínez, R. y E. M. Martínez Salas. 2019. A new species of *Oxylobus* (Eupatorieae, Asteraceae) and updated taxonomic treatment of the genus. *Systematic Botany* 44(3): 719-735. DOI: <https://doi.org/10.1600/036364419X15620114943873>
- Reyes-Santiago, J., M. A. Islas-Luna, J. G. Macías-Flores y A. Castro-Castro. 2018. *Dahlia tamaulipana* (Asteraceae, Coreopsidae), a new species from the Sierra Madre Oriental biogeographic province in Mexico. *Phytotaxa* 349(3): 214-224. DOI: <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.349.3.2>
- Reyes-Santiago, J., M. A. Islas-Luna, G. Munguía-Lino y A. Castro-Castro. 2019. *Dahlia mixtecana* (Asteraceae, Coreopsidae), a striking new species from Oaxaca, Mexico. *Phytotaxa* 394(3): 211-215. DOI: <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.394.3.2>
- Robinson, H. 1983. A generic review of the tribe Liabeae (Asteraceae). *Smithsonian Contributions to Botany* 54: 1-59. DOI: <https://doi.org/10.5962/bhl.title.131664>
- Roque, N. y V. A. Funk. 2013. Morphological characters add support for some members of the basal grade of Asteraceae.

- Botanical Journal of the Linnean Society 171: 568-586. DOI: <https://doi.org/10.1111/boj.12000>
- Roque, N., D. J. Keil y A. Susanna. 2009. Illustrated glossary of Compositae. In: Funk, V. A., A. Susanna, T. F. Stuessy y R. J. Bayer (eds.). Systematics, Evolution and Biogeography of Compositae. International Association for Plant Taxonomy. Abb Arbor, Michigan, USA. Pp. 781-806.
- Rzedowski, J. 2018a. Dos nuevas especies de *Ageratina* (Compositae, Eupatorieae) del Centro-Este de México. *Phytoneuron* 2018-30: 1-6.
- Rzedowski, J. 2018b. Una nueva especie de *Roldana* (Compositae, Senecioneae) de la Sierra Madre Oriental de Querétaro (México). *Phytoneuron* 2018-47: 1-5.
- Rzedowski, J. 2018c. Tres compuestas nuevas (Asteraceae) de la Sierra Madre Oriental (México). *Phytoneuron* 2018-71: 1-10.
- Rzedowski, J. 2019a. Una nueva especie de *Jaegeria* (Compositae-Millierieae) del centro de México. *Phytoneuron* 2019-18: 1-5.
- Rzedowski, J. 2019b. Una especie nueva de *Perymenium* (Compositae) del cerro Tancítaro, Michoacán, México. *Phytoneuron* 2019-54: 1-5.
- Rzedowski, J. 2020. Una nueva especie de *Critonia* (Compositae-Eupatorieae) de la Sierra Madre del Sur de Guerrero, México. *Phytoneuron* 2020-20: 1-4.
- Rzedowski, J. 2022. Una nueva especie de *Eupatoriastrum* (Compositae, Eupatorieae) de la Sierra Madre Oriental de México. *Phytoneuron* 2022-4: 1-4.
- Rzedowski, J. y G. Calderón de Rzedowski. 2008. Compositae, Tribu Heliantheae I. Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes. 157: 1-166. DOI: <https://doi.org/10.21829/fb.91.2008.157>
- Small, J. 1919. The origin and development of the Compositae. Chapter II. The pollen-presentation mechanism. *New Phytologist* 18: 198-221.
- Susanna, A., B. G. Baldwin, R. J. Bayer, J. M. Bonifacino, N. García-Jacas, S. C. Keeley, J. R. Mandel, S. Ortiz, H. Robinson y T. F. Stuessy. 2020. The classification of the Compositae: a tribute to Vicki Ann Funk (1947-2019). *Taxon* 69: 800-807. DOI: <https://doi.org/10.1002/tax.12235>
- Turner, B. L. 1989. Revisionary treatment of the genus *Sinclairia*, including *Liabellum* (Asteraceae, Liabeae). *Phytologia* 67: 168-206.
- Villaseñor, J. L. 1987. Clave genérica para las compuestas de la cuenca del río Balsas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 47: 65-86. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.1332>
- Villaseñor, J. L. 2016. Checklist of the native vascular plants of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 87: 559-902. DOI: <http://doi.org/10.1016/j.rbm.2016.06.017>
- Villaseñor, J. L. 2018. Diversidad y distribución de la familia Asteraceae en México. *Botanical Sciences* 96(2): 332-358. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.1872>



**Apéndice:** Cambios nomenclaturales y nuevos registros de Asteraceae de México no documentados en el catálogo de plantas vasculares nativas de México (Villaseñor, 2016), ni en la estimación de la diversidad de asteráceas mexicanas (Villaseñor, 2018), publicados entre junio de 2018 y septiembre de 2022. Los asteriscos indican los taxones introducidos.

Tribus	Taxones y registros nuevos	Cambios de circunscripción
Astereae	<i>Baccharis zamudiorum</i> Rzed. (Redowski, 2018c) <i>Dicrocephala integrifolia</i> (L.) Kuntze* (Hinojosa-Espinosa et al., 2021)	
Bahieae		<i>Bahia absinthifolia</i> Benth. = <i>Picradeniopsis absinthifolia</i> (Benth.) B.G. Baldwin <i>Bahia pringlei</i> Greenm. = <i>Picradeniopsis pringlei</i> (Greenm.) B.G. Baldwin <i>Bahia schaffneri</i> S.Watson = <i>Picradeniopsis schaffneri</i> (S.Watson) B.G. Baldwin (Baldwin y Wood, 2016)
Cichorieae		<i>Lactuca intybacea</i> Jacq. = <i>Launaea intybacea</i> (Jacq.) Beauverd. (Pruski, 2018)
Coreopsidae	<i>Dahlia mixtecana</i> J. Reyes, Islas & Art. Castr. (Reyes- Santiago et al., 2019) <i>Dahlia tamaulipana</i> J. Reyes, Islas & Art. Castr. (Reyes- Santiago et al., 2018)	
Eupatorieae	<i>Ageratina crassimonticola</i> Rzed. (Rzedowski, 2018a) <i>Ageratina eleazari</i> Rzed. (Rzedowski, 2018a) <i>Ageratum grosodentatum</i> Rzed. (Rzedowski, 2018c) <i>Critonia guerrerensis</i> Rzed. (Rzedowski, 2020) <i>Eupatoriastrium pubiflorum</i> Rzed. (Rzedowski, 2022) <i>Koanophyllon potosinum</i> Rzed. (Rzedowski, 2018c) <i>Nesomia chiapensis</i> B.L. Turner (Pruski, 2018) <i>Oxylobus coyulensis</i> Redonda- Mart. & E. Martínez (Redonda-Martínez y Martínez Salas, 2019)	<i>Eupatoriastrium corvii</i> (McVaugh) B.L. Turner = <i>Matudina corvii</i> (McVaugh) R.M. King & H. Rob. (Pruski, 2018) <i>Ageratina areolaris</i> (DC.) Gage ex B.L. Turner = <i>Piptothrix areolaris</i> (DC.) R.M. King & H. Rob. (Pruski, 2018) <i>Ageratina crassiramea</i> (B.L. Rob.) R.M. King & H. Rob. = <i>Pachythamnus crassirameus</i> (B.L. Rob.) R.M. King & H. Rob. (Pruski, 2018) <i>Kysteniopsis chiapasana</i> B.L. Turner = <i>Pseudokyrsteniopsis perpetiolata</i> R.M. King & H. Rob. (Pruski, 2018) <i>K. perpetiolata</i> (R.M. King & H. Rob.) B.L. Turner = <i>P. perpetiolata</i> . (Pruski, 2018) <i>Oxylobus juarezensis</i> Rzed. & Calderón = <i>O. subglabrus</i> R.M. King & H. Rob. (Redonda-Martínez y Martínez Salas, 2019)
Gnaphalieae		<i>Pseudognaphalium altamiranum</i> (Greenm.) Anderb. = <i>P. roseum</i> (Kunth) Anderb. <i>Pseudognaphalium oaxacanum</i> (Greenm.) G.L. Nesom = <i>P. semiamplexicaule</i> (DC.) Anderb. (Freire et al., 2022)
Gochnatieae		<i>Nahuatlea magna</i> (M.C. Johnst. ex Cabrera) V.A. Funk = <i>Tehuasca magna</i> (M.C. Johnst. ex Cabrera) Panero (Panero, 2019)
Helenieae		<i>Villanova</i> Lag., pertenece a Perityleae (Lichter-Marck y Baldwin, 2022)
Heliantheae	<i>Perymenium garciaruzii</i> Rzed. (Rzedowski, 2019b)	<i>Rumfordia</i> DC., pertenece a Millerieae (Pruski, 2018) <i>Zyzyxia lundelli</i> (H. Rob.) Strother = <i>Oyedaea lundelli</i> H. Rob. (Pruski, 2018)
Inuleae		<i>Blumea viscosa</i> (Mill.) V.M. Badillo = <i>Pseudoconyza viscosa</i> (Mill.) D'Arcy (Pruski, 2018; Redonda-Martínez, 2020) <i>Pluchea foetida</i> (L.) DC., nombre erróneamente asignado a ejemplares de <i>P. baccharis</i> (Mill.) Pruski (Redonda-Martínez, 2020)
Liabeae		<i>Liabellum</i> Rydb. = <i>Sinclairia</i> Hook. & Arn. (Turner, 1989; Pruski, 2018) <i>Megaliabum</i> Rydb. = <i>Sinclairia</i> (Turner, 1989; Pruski, 2018)



## Apéndice: Continuación.

Tribus	Taxones y registros nuevos	Cambios de circunscripción
Millerieae	<i>Jaegeria robustior</i> Rzed. (Rzedowski, 2019a) <i>Rumfordia</i> DC. (Pruski, 2018)	
Mutisieae		<i>Chaptalia hintonii</i> Bullock = <i>Gerbera hintonii</i> (Bullock) Katinas (Redonda-Martínez, 2018) <i>Chaptalia madrensis</i> G.L. Nesom, confundida con <i>C. nutans</i> (L.) Pol. o <i>C. texana</i> Greene (Redonda-Martínez, 2018; 2022) <i>Chaptalia mexicana</i> Burkart, considerada erróneamente sinónimo de <i>Leibnitzia lyrata</i> (D. Don) G.L. Nesom (Redonda-Martínez, 2018) <i>Chaptalia texana</i> , asignada erróneamente como sinónimo de <i>C. nutans</i> (Redonda-Martínez, 2018)
Perityleae	<i>Laphamia lloydii</i> (B.L. Rob. & Fernald) I.H. Lichter-Marck <i>Villanova achilleoides</i> (Less.) Less. <i>Galinsogeopsis pseudociliata</i> (A.M. Powell & Yarborough) I.H. Lichter-Marck (Lichter-Marck y Baldwin, 2022)	<i>Amauria brandegeana</i> (Rose) Rydb. = <i>Perityle brandegeana</i> Rose <i>Amauria carterae</i> A.M. Powell = <i>Perityle carterae</i> (A.M. Powell) I.H. Lichter-Marck <i>Amauria rotundifolia</i> Benth. = <i>Perityle rotundifolia</i> (Benth.) Brandegee <i>Perityle aglossa</i> A. Gray = <i>Laphamia aglossa</i> (A. Gray) Benth. & Hook. f. ex Hemsl. <i>Perityle batopilensis</i> A.M. Powell = <i>Laphamia batopilensis</i> (A.M. Powell) I.H. Lichter-Marck <i>Perityle bisetosa</i> (Torr. ex A. Gray) Shinners = <i>Laphamia bisetosa</i> Torr. ex A. Gray <i>Perityle canescens</i> Everly = <i>Galinsogeopsis canescens</i> (Everly) I.H. Lichter-Marck <i>Perityle carmenensis</i> A.M. Powell = <i>Laphamia carmenensis</i> (A.M. Powell) I.H. Lichter-Marck <i>Perityle castillonii</i> I.M. Johnst. = <i>Laphamia castillonii</i> (I.M. Johnst.) Everly <i>Perityle coahuilensis</i> A.M. Powell = <i>Laphamia coahuilensis</i> (A.M. Powell) I.H. Lichter-Marck <i>Perityle cordifolia</i> (Rydb.) S.F. Blake = <i>Laphamia cordifolia</i> (Rydb.) I.H. Lichter-Marck <i>Perityle coronopifolia</i> A. Gray = <i>Galinsogeopsis coronopifolia</i> (A. Gray) I.H. Lichter-Marck <i>Perityle dissecta</i> (Torr. ex A. Gray) A. Gray = <i>Laphamia dissecta</i> Torr. ex A. Gray <i>Perityle feddemaiae</i> McVaugh = <i>Galinsogeopsis feddemaiae</i> (McVaugh) I.H. Lichter-Marck <i>Perityle gentryi</i> A.M. Powell = <i>Laphamia gentryi</i> (A.M. Powell) I.H. Lichter-Marck <i>Perityle glaucescens</i> B.L. Turner = <i>Galinsogeopsis glaucescens</i> (B.L. Turner) I.H. Lichter-Marck <i>Perityle grandiflora</i> Brandegee = <i>Laphamia grandiflora</i> (Brandegee) Everly <i>Perityle harkeriae</i> P. Carrillo = <i>Galinsogeopsis harkeriae</i> (P. Carrillo) I.H. Lichter-Marck <i>Perityle hofmeisteria</i> Rydb. = <i>Galinsogeopsis hofmeisteria</i> (Rydb.) I.H. Lichter-Marck <i>Perityle huecoensis</i> A.M. Powell = <i>Laphamia huecoensis</i> (A.M. Powell) I.H. Lichter-Marck <i>Perityle incana</i> A. Gray = <i>Nesothamnus incanus</i> (A. Gray) Rydb. <i>Perityle jaliscana</i> A. Gray = <i>Galinsogeopsis jaliscana</i> (A. Gray) I.H. Lichter-Marck <i>Perityle leptoglossa</i> Harv. & A. Gray ex A. Gray = <i>Laphamia leptoglossa</i> (Harv. & A. Gray ex A. Gray) I.H. Lichter-Marck <i>Perityle lineariloba</i> Rydb. = <i>Galinsogeopsis lineariloba</i> (Rydb.) I.H. Lichter-Marck <i>Perityle lobata</i> (Rydb.) I.M. Johnst. = <i>Laphamia lobata</i> (Rydb.) I.H. Lichter-Marck <i>Perityle microcephala</i> A. Gray = <i>Galinsogeopsis microcephala</i> (A. Gray) I.H. Lichter-Marck <i>Perityle microglossa</i> Benth. = <i>Galinsogeopsis spilanthisoides</i> Sch. Bip. <i>Perityle montana</i> (A.M. Powell) B.G. Baldwin = <i>Galinsogeopsis montana</i> (A.M. Powell) I.H. Lichter-Marck <i>Perityle palmeri</i> S. Watson = <i>Laphamia sanchezii</i> I.H. Lichter-Marck <i>Perityle parryi</i> A. Gray = <i>Laphamia parryi</i> (A. Gray) Benth. & Hook. f. ex Hemsl. <i>Perityle pennellii</i> B.L. Turner = <i>Galinsogeopsis pennellii</i> (B.L. Turner) I.H. Lichter-Marck <i>Perityle reinana</i> B.L. Turner = <i>Laphamia reinana</i> (B.L. Turner) I.H. Lichter-Marck <i>Perityle scopulorum</i> (E.M. Jones) A.M. Powell & B.L. Turner = <i>Galinsogeopsis scopulorum</i> (E.M. Jones) I.H. Lichter-Marck <i>Perityle stevensii</i> B.L. Turner = <i>Galinsogeopsis stevensii</i> (B.L. Turner) I.H. Lichter-Marck <i>Perityle turneri</i> A.M. Powell = <i>Galinsogeopsis turneri</i> (A.M. Powell) I.H. Lichter-Marck <i>Perityle vandevenderi</i> B.L. Turner = <i>Laphamia vandevenderi</i> (B.L. Turner) I.H. Lichter-Marck <i>Perityle vaseyi</i> J.M. Coult. = <i>Laphamia vaseyi</i> (J.M. Coult.) I.H. Lichter-Marck <i>Perityle vigilans</i> Spellensb. & A.M. Powell = <i>Galinsogeopsis vigilans</i> (Spellensb. & A.M. Powell) I.H. Lichter-Marck (Lichter-Marck y Baldwin, 2022)



## Apéndice: Continuación.

Tribus	Taxones y registros nuevos	Cambios de circunscripción
Senecioneae	<i>Roldana elizondoarum</i> Rzed. (Rzedowski, 2018b) <i>Mixtecalia teitaensis</i> Redonda- Mart., García-Mend. & D. Sandoval (García-Mendoza et al., 2020)	
Vernonieae	<i>Trichospira verticillata</i> (L.) S.F. Blake	

