

República Bolivariana de Venezuela  
Universidad de Los Andes  
Facultad de Ciencias  
Departamento de Biología  
Laboratorio de Fitobiotecnología

**Catálogo sinóptico ilustrado de las cipselas de los géneros de Asteraceae presentes  
en los páramos de Mérida**

Br. Juliris E. Mata Bonilla.

Trabajo Especial de Grado para optar al título de Biólogo

Tutor:

Prof. Benito Briceño

Tutor Académico:

Prof. Luz Thais Castro

Mérida, 1 de diciembre de 2020

Reconocimiento-No comercial-Compartir igual

## **Dedicatoria**

A Aquel que ha estado, está y estará en cada uno de mis pasos. A Quien es el centro de mi vida, mi Principio y mi Fin, ¡mi Todo!  
A Ti, mi Señor, mi Dios, mi Padre, sea toda la gloria.

## **Agradecimientos**

A todos los que, de una u otra forma, han sido parte de este logro:

A mis padres, quienes tienen gran parte en lo que soy hoy y merecen aún mayor honra.

A mi esposo, quien ha sido apoyo incondicional y aliento en momentos difíciles.

A mi tutor, quien creyó en mí, me dio la oportunidad de alcanzar la meta y me alentó durante todo el recorrido.

Al Prof. Gilberto Morillo, quien realizó un gran aporte en la estructuración del catálogo.

A mi pastora, quien me retó a mostrar en Quien he creído, a esforzarme por cerrar ciclos, y a forjar un carácter firme en medio de las dificultades.

A mi tía y a mis amigos, quienes siempre han estado allí para brindarme su ayuda, su tiempo y sus oraciones.

A todos, ¡muchas gracias!

[www.bdigital.ula.ve](http://www.bdigital.ula.ve)

## Resumen

En el presente trabajo se ilustran las cipselas de los géneros de Asteraceae presentes en los páramos del Estado Mérida. Para los páramos de Venezuela se ha informado que existen, entre 2800 y 5000 msnm, 249 especies, 74 géneros y 15 tribus en la familia Asteraceae, con alrededor de un 29% de endemismo. Las cipselas de 138 especies fueron descritas e ilustradas a partir de datos obtenidos de la bibliografía y del análisis de diversas muestras de herbario. Se elaboró una clave taxonómica para separar las tribus y otra para separar los géneros; considerando la forma, el tamaño, la presencia de indumentos en la superficie de las cipselas y de algunos micro-caracteres del carpodidio y del papus. Las cipselas del 76% de los géneros presentaron mayor uniformidad respecto a la presencia/ausencia de carpodidio y el 81% en la presencia/ausencia de papus, además se encontró una gran diversidad en la forma del fruto y el tipo de indumentos en su superficie. La amplia variedad en la morfología de las cipselas indica que podría ser el resultado de la interacción entre factores como el hábito de la planta, las condiciones ambientales y la estrategia de dispersión.

## Palabras Clave

Asteraceae, aquenio, cipsela, Compuestas, fruto, morfología, páramo, Venezuela.

## Abstract

In the present work, the cypsels of the genera of Asteraceae present in the moors of the Merida State are illustrated. For the Venezuelan moors, between 2,800 and 5,000 masl, it have been reported that it exists 249 species, 74 genera and 15 tribes in the Asteraceae family, with around 29% endemism. Cypsels of 138 species were described and illustrated from data obtained from the bibliography and from the analysis of various herbarium samples. A taxonomic key has developed to separate the tribes and another to separate the genera; considering the shape, size, the presence of surface futures of the cypsels and some micro-characters of the carpodidium and pappus. The cypsels of 76% of the genera showed greater uniformity with respect to the presence / absence of carpodidium and 81% in the presence / absence of pappus, in addition a great diversity has found in the shape of the fruit and the type of features on its surface. The wide variety in cypsela morphology indicates that it could be the result of the interaction between factors such as plant habit, environmental conditions, and dispersal strategy.

## Keywords

Asteraceae, achene, cypsel, Compositae, fruit, moor, morphology, Venezuela.

## Índice General

Dedicatoria.....	II
Agradecimientos.....	II
Resumen.....	III
Palabras clave.....	III
Abstract.....	III
Keywords.....	III
Índice General.....	IV
Índice de Géneros.....	VI
Introducción.....	1
Justificación.....	8
Objetivos.....	8
Metodología.....	9
Área de estudio.....	9
Revisión bibliográfica y recopilación de información.....	10
Elaboración del catálogo.....	10
Resultados.....	11
Clave para las tribus.....	14
Tribu I. Anthemideae Cass. ....	16
1. Cotula L. ....	16
2. Plagiocheilus Arnott. ex DC.....	16
3. Soliva Ruiz y Pavón.....	17
4. Tanacetum L. ....	17
Tribu II. Astereae Cass.....	18
1. Baccharis L. ....	19
2. Blackiella Cuatrec.....	21
3. Conyza L.....	21
4. Diplostephium Kunth.....	23
5. Erigeron L.....	24
6. Hinterhubera Sch. Bip. In Wedd.....	24
7. Laennecia Cass.....	26
8. Laestadia Kunth ex Less.....	27
9. Myriactis Less.....	28
10. Noticastrum DC.....	28
11. Oritrophium (Kunth) Cuatrec.....	29
Tribu III. Bahieae B.G.Baldwin.....	32
1. Schkuhria Reth.....	32
Tribu IV. Cichorieae Lam. Y DC.....	32
1. Hieracium L.....	32
2. Hypochaeris L.....	33
3. Sonchus L.....	35
Tribu V. Coreopsideae (Less.) Lindl.....	36
1. Bidens L.....	36
2. Heterosperma Cav.....	38
Tribu VI. Eupatorieae Cass.....	39
1. Adenostemma Forst.....	39
2. Ageratina Spach.....	40
3. Ageratum L.....	44
4. Austroeupatorium King y Rob.....	44
5. Badilloa King y Rob.....	45
6. Chromolaena DC.....	45
7. Critoniella King y Rob.....	47
8. Fleischmannia Sch.Bip.....	48

9. Hebeclinium DC.....	48
10. Lourteigia King y Rob.....	49
11. Mikannia Willd.....	49
12. Oxylobus (Mociño ex DC.) Gray.....	50
13. Stevia Cav.....	50
14. Trichogonia Gardner.....	53
Tribu VII. Gnaphalieae Cass. ex Lecoq. Y Juillet.....	53
1. Achyrocline Less.....	54
2. Chevreulia Cass.....	55
3. Gnaphalium L.....	55
4. Grupo Lucilia.....	57
4.1 Belloa J.Rémy.....	57
4.2 Gamochaeta Wedd.....	58
4.3 Mniodes (A.Gray) Benth.....	60
Tribu VIII. Heliantheae Cass. ....	61
1. Ambrosia L.....	61
2. Heliopsis Person. ....	62
3. Oyedeia DC. ....	63
4. Steiractinia Blake.....	63
5. Verbesina L.....	64
6. Viguiera Kunth.....	64
Tribu IX. Liabeae (Cass. ex Dumort.) Rydb. ....	65
1. Erato DC. ....	66
2. Munnozia Ruiz y Pavón.....	66
3. Oligactis (Kunth) Cass. ....	67
Tribu X. Millerieae Lindl. ....	67
1. Alepidocline Blake.....	68
2. Alloispermum Willd. ....	68
3. Galinsoga Ruiz y Pavón.....	69
4. Jaegeria Kunth.....	70
5. Sigesbeckia L. ....	70
6. Smallanthus Mackenzie.....	71
7. Complejo Espeletia.....	72
7.1 Carramboa Cuatrec. ....	72
7.2 Coespeletia Cuatrec. ....	73
7.3 Espeletia Mutis ex Humb. Y Bonpl.....	74
7.4 Espeletiopsis Cuatrec.....	75
7.5 Libanothamnus Ernst.....	76
7.6 Ruilopezia Cuatrec. ....	77
Tribu XI. Mutisieae Cass. ....	79
1. Chaptalia Vent. ....	79
2. Jungia L. ....	80
Tribu XII. Perityleae B.G.Baldwin.....	81
1. Villanova Lag. ....	81
Tribu XIII. Senecioneae Cass. ....	82
1. Arbelaezaster Cuatrec. ....	82
2. Gynoxys Cass. ....	82
3. Lasiocephalus Willd. ex Schlecht. ....	84
4. Paragynoxys Cuatrec. ....	85
5. Pentacalia Cass. ....	86
6. Senecio L.....	90
7. Werneria Kunth.....	92
Tribu XIV. Tageteae Cass.....	92
1. Tagetes L.....	92

Tribu XV. Vernonieae Cass.....	93
1. Lepidaploa Cass.....	93
Discusión y Conclusiones.....	95
Referencias Bibliográficas.....	99

## Índice de Géneros

Achyrocline Less.....	54
Adenostemma Forst.....	39
Ageratina Spach.....	40
Ageratum L.....	44
Alepidocline Blake.....	68
Alloispermum Willd.....	68
Ambrosia L.....	61
Arbelaezaster Cuatrec.....	82
Austroeupatorium King y Rob.....	44
Baccharis L.....	19
Badilloa King y Rob.....	45
Belloa J.Rémy.....	57
Bidens L.....	36
Blakiella Cuatrec.....	21
Carramboa Cuatrec.....	72
Chaptalia Vent.....	79
Chevreulia Cass.....	55
Chromolaena DC.....	45
Coespeletia Cuatrec.....	73
Conyza L.....	21
Cotula L.....	16
Critoniella King y Rob.....	47
Diplostephium Kunth.....	23
Erato DC.....	66
Erigeron L.....	24
Espeletia Mutis ex Humb. Y Bonpl.....	74
Espeletiopsis Cuatrec.....	75
Fleischmannia Sch.Bip.....	48
Galinsoga Ruiz y Pavón.....	69
Gamochaeta Wedd.....	58
Gnaphalium L.....	55
Gynoxys Cass.....	82
Hebeclinium DC.....	48
Heliopsis Person.....	62
Heterosperma Cav.....	38
Hieracium L.....	32
Hinterhubera Sch.Bip. in Wedd.....	24
Hypochaeris L.....	33
Jaegeria Kunth.....	70
Jungia L.....	80
Laennecia Cass.....	26
Laestadia Kunth ex Less.....	27
Lasiocephalus Willd. ex Schlecht.....	84
Lepidaploa Cass.....	93
Libanothamnus Ernst.....	76
Lourteigia King y Rob.....	49

Mikannia Willd.....	49
Mniodes (A.Gray) Benth.....	60
Munnozia Ruiz y Pavón.....	66
Myriactis Less.....	28
Noticastrum DC.....	28
Oligactis (Kunth) Cass.....	67
Oritrophium (Kunth) Cuatrec.....	29
Oxylobus (Mociño ex DC.) Gray.....	50
Oyedeia DC.....	63
Paragynoxys Cuatrec.....	85
Pentacalia Cass.....	86
Plagiocheilus Arnott. ex DC.....	16
Ruilopezia Cuatrec.....	77
Schkuhria Reth.....	32
Senecio L.....	90
Sigesbeckia L.....	70
Smallanthus Mackenzic.....	71
Soliva Ruiz y Pavón.....	17
Sonchus L.....	35
Steiractinia Blake.....	63
Stevia Cav.....	50
Tagetes L.....	92
Tanacetum L.....	17
Trichogonia Gardner.....	53
Verbesina L.....	64
Viguiera Kunth.....	64
Villanova Lag.....	81
Werneria Kunth.....	92

www.bdigital.ula.ve

## Introducción

El ecosistema Páramo, según Cuatrecasas (1958), comprende las extensas regiones desarboladas que coronan las sumidades de la cordillera andina, por encima del nivel de bosque y hasta el nivel de nieve permanente. En estas regiones se encuentran paisajes en los que predominan determinadas formas de vida vegetal, tales como plantas arrosietadas cubiertas de pelos, pastizales tipo macolla, plantas almohadilladas, entre otras (Lauer 1979). Formas de vida similares se hallan en Costa Rica, México y Perú, presentando también semejanzas con formaciones de Alta Montaña Tropical Seca como la puna y el piso altitudinal superior en el altiplano mexicano, el cual muestra, a su vez, caracteres más parecidos a la formación Afroalpina de las altas cumbres de África Ecuatorial descritas por Hedberg en 1964 (Azócar 1974).

A nivel mundial, los Páramos se ubican entre las latitudes 11°N y 8°S, y se encuentran localizados en las altas montañas de Costa Rica, Panamá, Venezuela, Colombia, Ecuador y Perú (Luteyn 1999). En cuanto a los límites altitudinales de este ecosistema, resulta difícil definirlos dadas las características geográficas, ecológicas y florísticas tan diversas que posee; autores como Monasterio (1980a) y Flórez (2002) establecen el límite con la zona nival o piso glacial como margen superior, entre los 4500 y 5000 msnm. Por su parte, el límite inferior no está tan claramente demarcado debido a las condiciones microclimáticas, geomorfológicas, edáficas y de intervención antrópica, las cuales influyen notablemente en el ámbito de comunidades (Silva y cols. 2011). Por esta razón, diferentes investigadores han elaborado numerosos patrones de fajas altitudinales y empleado igual número de terminología para nombrar las diferentes zonas vegetales con el fin de establecer un límite inferior para el páramo (fig. 1). Tal es el caso de Cuatrecasas (1958), quien dispone tres subpisos para el páramo colombiano, siendo el más bajo el conocido como subpáramo, ubicado por encima de los 3800 msnm, e incluso 3200 msnm en algunas localidades, y hasta aproximadamente los 4000 msnm, si bien la anchura de este cinturón altitudinal puede ser muy variable. Igualmente, Acosta Solís (1968) demarca el límite inferior de páramo en Ecuador entre los 2800 y 3200 msnm siguiendo un patrón de fajas altitudinales comparable al propuesto por Cuatrecasas para Colombia.

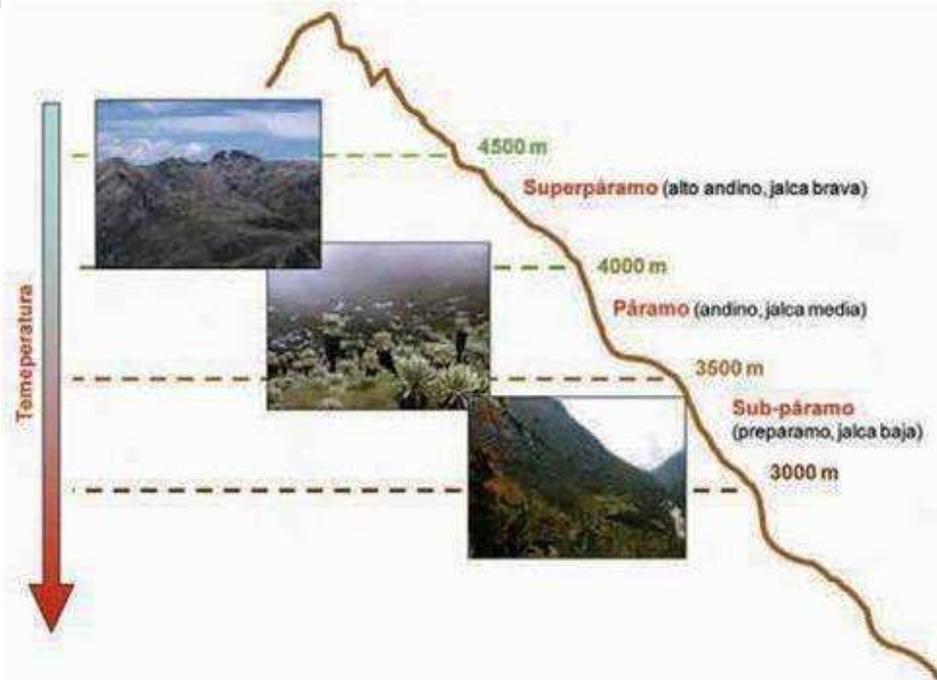


Fig. 1. Ubicación de los pisos o fajas altitudinales de páramo en un gradiente altitudinal. Fuente: Llambí y col. 2012.

Para Venezuela se tienen dos planteamientos de este tipo: uno realizado por Vareschi (1970), quien toma como factor condicionante la temperatura y establece regiones altitudinales delimitadas

usando criterios como las zonas de vegetación, las formas de vida vegetal y las características geofísicas más resaltantes, fijando el margen inferior del ecosistema en 2800 msnm; el otro, realizado por Monasterio (1980a), propone dos pisos altitudinales: un piso inferior Andino y un piso superior Altiandino, basándose en los eventos climáticos glaciales cuaternarios y la intensidad de la morfogénesis periglacial provocada por el clima frío actual, además del grado de cobertura vegetal y el porcentaje de suelo desnudo, definiendo así el borde inferior entre 3000 y 3400 msnm, pudiendo incluso descender hasta 2500 msnm en algunos casos.

Climatológicamente, los páramos se caracterizan por ser lugares fríos y húmedos, generalmente cubiertos con niebla, donde predominan condiciones especiales de alta montaña, estando sujetos a constantes precipitaciones y fuertes vientos y sometidos a bruscos cambios meteorológicos, como el denominado ciclo circadiano de variación térmica. Dichos cambios diarios en los factores climáticos sin duda determinan el lento crecimiento característico de las plantas en el medio ambiente páramo (Mora-Osejo 2002; fig. 2).

En Venezuela, la temperatura promedio anual para el ecosistema páramo es de 10 a 12°C en el límite inferior y de -0,4 a 3°C en el límite superior. El rango hídrico de esta región va desde 650 mm en el extremo seco, a 1800 mm en el húmedo, siguiendo patrones de precipitación que son determinados por la orientación de los flancos de las cordilleras y la posición geográfica en relación a las influencias oceánicas, teniéndose un régimen bimodal para los páramos ubicados en dirección sureste y que son influenciados por la hidrografía de la cuenca del Lago de Maracaibo, y un régimen unimodal para los que se encuentran en dirección sur-oeste y que reciben la influencia de las masas de aire de los Llanos Occidentales (León-Yáñez 2011; Monasterio y Reyes 1980).



Fig. 2. Páramo de Gavidia, Mérida-Venezuela. Se observan las formaciones montañosas y una de las formas de vegetación características de los páramos andinos. Fuente: Llambí y col. 2012.

Otro aspecto importante en la formación, ubicación, límites y composición florística del ecosistema páramo lo constituye su evolución en el tiempo, la cual está intensamente ligada al establecimiento y sucesión de la vegetación andina, sujeta, a su vez, a la dinámica tectónica y climática, así como a los factores genéticos de las poblaciones mismas presentes en la zona (Van Der Hammen y Cleef 1983). Para estos autores, una vez que se presentaron elevaciones por encima del límite altitudinal arbóreo durante el Plioceno, comenzó la fase de formación del protopáramo, en el cual el ecotono con el bosque se hallaba unos centenares de metros más abajo que en la actualidad (en comparación con la temperatura media anual). Este protopáramo cubría superficies relativamente

grandes, facilitando la inmigración de elementos austral-antárticos, holárticos fríos, así como también el intercambio de elementos con la puna (al menos 30% de los géneros en común).

La migración y evolución fueron importantes en el Plioceno, y continuaron durante el Pleistoceno, aunque en los últimos 2 millones de años sucedieron varios ciclos glaciales e interglaciales que tuvieron un efecto considerable en la diferenciación de nuevas especies y en la distribución de las mismas. Durante los ciclos interglaciales la vegetación se restringió a refugios relativamente pequeños, con el consecuente aislamiento de poblaciones, mientras que durante las glaciaciones se extendía considerablemente; de esta manera las áreas pequeñas se fueron uniendo hasta formar otras mucho más grandes, las cuales facilitaron el intercambio de especies (Van Der Hammen 1974). Actualmente, los páramos se desarrollan como islas naturales que presentan una dinámica ecológica propia dentro del complejo mosaico vegetal que se encuentra en la Cordillera Andina (Monasterio 1980a).

La mayor parte de la Cordillera meridiana tiene su asentamiento sobre las formaciones geológicas Sierra Nevada y Mucuchachí. Según Shagam (1969), la formación Sierra Nevada, proveniente del Precámbrico Superior, se extiende por los Estados Táchira, Mérida, Trujillo y Barinas, y presenta una constitución litológica de gneis (migmatíticos y graníticos), esquistos micáceos, anfibolitas y rocas graníticas; por su parte, la formación Mucuchachí corresponde al Paleozoico Superior, se extiende por los Estados Táchira, Mérida y Trujillo, y presenta una constitución litológica de secuencias de pizarras laminadas y pizarras limosas, de color negro a gris verdoso, carbonosas y en parte filíticas, con buen clivaje, intercaladas con franjas de areniscas impuras laminadas y duras. En su aspecto estructural es notable la presencia de abundantes líneas de fallamiento, las cuales son producto de la intensa actividad tectónica de la zona; su susceptibilidad a la erosión va de moderada a alta, debido al fracturamiento de origen tectónico por estar recubierta superficialmente por capas de arcilla producto del avanzado nivel de alteración físico-química.

La variedad de características geográficas, geológicas, climáticas y fisonómicas que se presentan en el páramo lo convierten en una zona rica y diversa en varios aspectos, uno de ellos el componente florístico. Si bien la vegetación del páramo no es uniforme, se pueden encontrar determinadas formas de vida características, adaptadas a las condiciones extremas de este ambiente (León-Yáñez 2011) dentro de las que destacan las rosetas, cojines, arbustos, hierbas, entre otros, todas dentro del rango de 0 a 3 m de altura (Llambí y Cuesta 2014; fig. 3). Los géneros de plantas vasculares con más especies presentes en los páramos de Latinoamérica incluyen *Espeletia* (126 especies), *Pentacalia* (111 especies), *Diplostegium* (73 especies), *Senecio* (67 especies), *Calceolaria* (65 especies), *Valeriana* (58 especies), *Lupinus* (56 especies), *Hypericum* (56 especies), *Miconia* (54 especies) y *Gentianella* (51 especies) (Sklenar y cols. 2005), los cuatro primeros pertenecientes a la familia Asteraceae o Compuestas, que representa el objeto de estudio del presente trabajo.

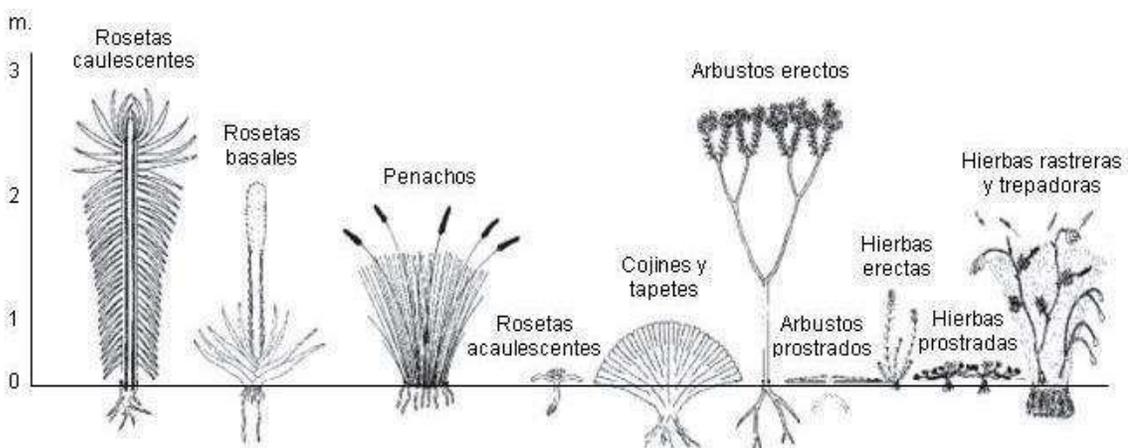


Fig. 3. Principales formas de crecimiento de las plantas vasculares de los páramos. Fuente: Ramsay y Oxley 1996, citado por Llambí y Cuesta 2014, pp. 12,13 (adaptaciones propias).

Las Asteraceae son consideradas por diversos autores como una familia cosmopolita (Judd y col. 2008, citado por Hernández-Rodríguez 2011), con una alta diversidad en los Andes de Suramérica

(Funk y col. 1995), donde muchos de los géneros están restringidos a hábitats de altura como páramos, jalcas y punas, donde hay procesos activos de especiación y diversificación. Si bien no existe un consenso respecto a la edad exacta de aparición de las Asteraceae en el planeta, se han hallado registros palinológicos que las ubican ya desde finales del Oligoceno (alrededor de 25 millones de años), alcanzando un clímax evolutivo y dispersión de especies durante el Mioceno (hace aproximadamente 20 millones de años), cuando los hábitats de alta montaña se encontraban disponibles para su colonización (Morillo y Briceño 2000). Funk y col. (1995) plantean la importancia de las Compuestas debido a su diversidad y distribución geográfica y ecológica a lo largo de la Cordillera Andina, en donde se han registrado 303 géneros y 3424 especies.

El nombre de esta familia proviene del término latín ‘*aster*’ que significa “estrella”, y hace referencia a la forma particular de las inflorescencias (Freire Fierro 2004). Constituyen la familia de plantas con flores más numerosa del mundo, conteniendo más de 1500 géneros con más de 25000 especies distribuidas en 43 tribus. Son plantas de hábito muy diverso: se encuentran en su mayoría como hierbas, bien sea erectas, trepadoras o rastreras, también como arbustos y, menos frecuentemente, como árboles. Sus hojas pueden ser simples, generalmente lobadas o dentadas, y alternas u opuestas. La inflorescencia es siempre el capítulo, donde se hallan las flores directamente insertadas sobre el receptáculo, frecuentemente subtendidas por brácteas denominadas páleas; todo el conjunto de flores y receptáculo se encuentra rodeado por las filarias que constituyen el involucre (fig. 4).

De acuerdo con las características florales, el capítulo puede ser homógamo, cuando todas las flores son de igual sexo (estaminadas o pistiladas), o heterógamo, cuando sus flores son sexualmente diferentes (las centrales son perfectas y las periféricas son pistiladas o estériles) (Mohlenbrock 2015). Según su morfología, los capítulos pueden ser radiados, con flores tubulosas en el centro (disco) y liguladas en el borde, con dos o tres lóbulos apicales; discoideos, cuando todas sus flores son similares (todas tubulosas o todas liguladas); disciformes, cuando las flores periféricas no sobresalen de las del disco (aunque sí son distintas); o ligulados, cuando todas las flores son exclusivamente liguladas y pentalobadas apicalmente (UNNE 2010). La corola es siempre simpétala, raras veces ausente, puede ser lingüiforme y estar unida al comienzo y luego abierta formando la lígula; o bien tubiforme, infundibuliforme o filiforme al estar completamente unida; incluso puede ser bilabiada si presenta lóbulos muy desiguales.

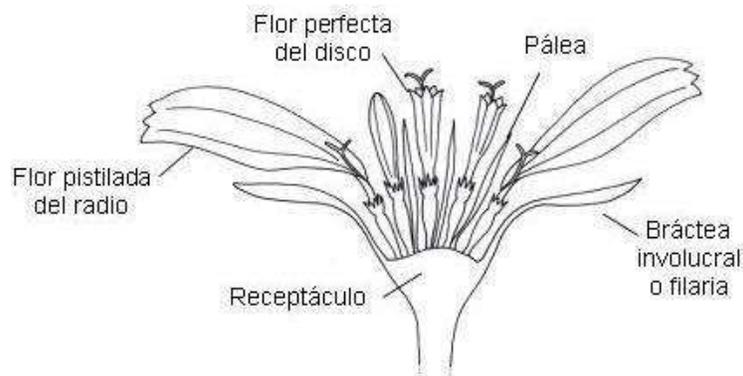


Fig. 4. Corte longitudinal esquemático de un capítulo radiado. Fuente: Roque y Bautista 2008.

El androceo casi siempre está formado por 5 estambres alternipétalos introrsos, con antenas unidas formando un tubo alrededor del estilo (estambres singenésicos); cada estambre se compone del filamento, la antera y el apéndice apical; las anteras pueden ser obtusas, sagitadas o caudiculadas en su base, y se denominan calcaradas si la porción polinífera se prolonga bajo el punto de inserción del filamento, o bien ecalcaradas si no se halla porción polinífera en el punto de inserción.

Por su parte, el gineceo está constituido por un ovario bicarpelar, unilocular e ínfero, con su correspondiente papus, y con un óvulo basal unitegumentado; el estilo, de 2 ramas en varias de las tribus, posee apéndices estériles que van más allá de las áreas estigmáticas (UNNE 2010); la disposición de los pelos barredores que cubren las ramas del estilo le confiere diferentes nombres a este último: se habla de estilo vernonioide cuando los pelos cubren las ramas largas y delgadas hasta

más abajo de la bifurcación; si los pelos se concentran en la porción terminal a modo de brocha, entonces se le denomina estilo senecioides; si los pelos se disponen en anillo debajo de la bifurcación del estilo se le conoce como carduoides. Por otra parte, las áreas estigmáticas pueden cubrir el interior de las ramas estilares, o pueden estar separadas en dos bandas ventro-marginales a lo largo de las ramas estilares (fig. 5).

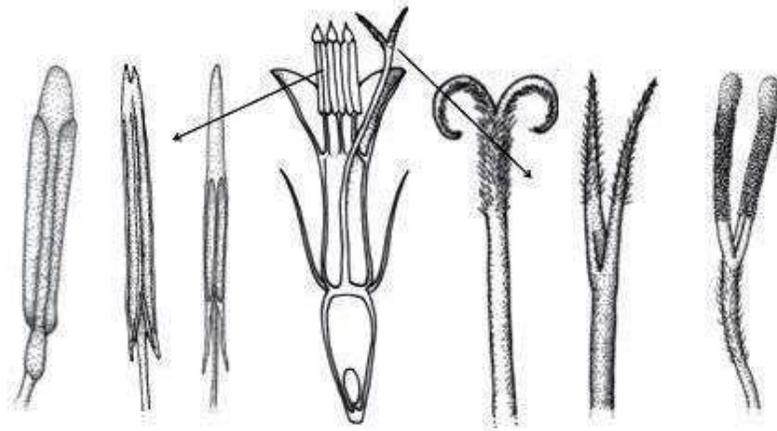


Fig. 5. Representación esquemática del androceo y gineceo. En el centro, corte longitudinal esquemático de una flor tubular bisexual; a la derecha, tipos de anteras según la forma del punto de inserción al filamento (obtusas, sagitadas o caudiculadas); a la izquierda, tipos de estilos según la disposición de los pelos barreadores (veronioide, senecioides o carduoides). Fuente: Roque y Bautista 2008.

En las flores encontramos sucesivamente el vilano o papus, que se sitúa en la posición extrema y está compuesto de elementos muy diversos: escamas, aristas, borde engrosado o cerdas; estas últimas pueden ser flexuosas o rígidas, y el borde puede ser apenas sobresaliente (estas producciones laterales cortas suelen denominarse ciliaciones) o muy prolongado, lo que origina cerdas barbeladas o cerdas plumosas, respectivamente (Mohlenbrock 2015; fig. 6).

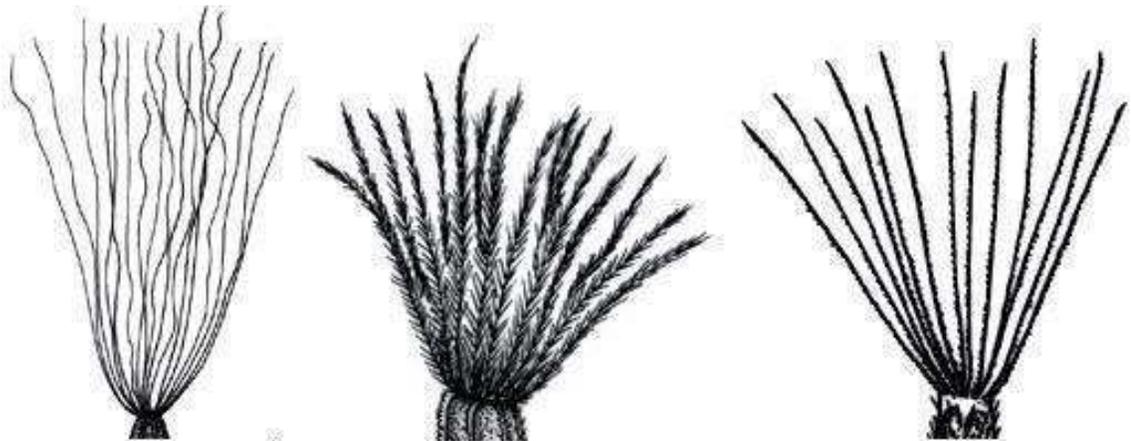


Fig. 6. Tipos de papus según la morfología de las cerdas: capilar, plumoso y barbelado, respectivamente. Fuente: Roque y Bautista 2008.

El fruto de las Asteraceae es muy distinto a los frutos de otras familias, pero conserva gran similitud morfológica entre las especies de la familia. A pesar de su peculiaridad, suele usarse el nombre de aquenio casi indistintamente del de cipsela, empleándose ambos términos como sinónimos.

El aquenio (del griego *a-* no, y *chaino*, abierto) es un fruto seco, simple, indehiscente, con un solo carpelo y una sola semilla, la cual se encuentra unida a éste por el funículo (Font Quer 2000; Jackson 1900; Marzinek y col. 2008; Raven y col. 1992). La palabra **cipsela** proviene del vocablo griego

*kypseli*, que significa vaso hondo o caja (Marzinek y col. 2008), y fue utilizada por primera vez en 1813 por el botánico francés Charles Mirbel para referirse a un fruto unilocular y monospermico con un cáliz adnato en la parte superior, es decir, procedente de un ovario ífero, y con más de un carpelo, característico de las Asteraceae, a pesar de que fue el botánico alemán Günther Beck quien le asignó categóricamente dicho nombre en 1891 (Jackson 1900; Marzinek y col. 2008). No fue hasta un trabajo reciente publicado por Marzinek y col. (2008) cuando se estableció la diferencia entre aquenio y cipsela como frutos definitivamente distintos incluso desde su origen embrionario (tabla 1). Así, el término *cipsela* evolucionó hasta convertirse en la expresión propia para denominar los frutos de las Compuestas.

Tabla 1. Diferencias entre aquenio y cipsela basado en sus principales características morfo-anatómicas y de origen embrionario. Elaborada a partir de información tomada de Marzinek y col. 2008, y Pérez-García 2001.

<b>Carácter morfológico</b>	<b>Aquenio</b>	<b>Cipsela</b>
Procedencia del ovario	Súpero	Ífero
Número de carpelos	Uno	Dos
Tipo de fruto según la composición del pericarpo	Simple (pericarpo entero, coriáceo)	Complejo (pericarpo papiráceo + tejido apendicular)
Tipo de fruto según su contenido de agua	Seco	Seco
Tipo de fruto según la unión de la semilla al pericarpo al momento de su dispersión	Indehiscente	Indehiscente
Número de lóculos	Uno	Uno
Número y posición de la(s) semilla(s)	Una, unida al pericarpo sólo por el funículo	Una, unida al pericarpo sólo por el funículo

Morfológicamente, las cipselas cuentan con una amplia variedad de formas: cilíndricas, angulares, tetraédricas, ovoides, comprimidas lateral o dorsiventralmente; pueden presentar dos o más costillas o carecer de ellas, y su región apical puede estar ennegrecida, atenuada o truncada; además, pueden llevar en su parte superior un vilano o papus de pelos o escamas, de origen calicinal (formados a partir de sépalos modificados), cuya función está relacionada con la protección y la dispersión de la semilla (fig. 7). Todos los frutos originados de un mismo capítulo pueden ser iguales (homomórficos) o diferentes (heteromórficos).

La parte más externa del pericarpo es uniseriada y puede presentar papilas, pelos u otro tipo de apéndices; el mesocarpo consta de una hipodermis dispuesta en capas que pueden o no estar esclerificadas, y ser de tipo parenquimatoso o prosenquimatoso, además de un esclerénquima más o menos extendido formando haces, bandas o anillos; tanto la parte interna del mesocarpo como el endocarpo suelen estar ausentes, aunque, de estar presente, éste último puede incluso estar lignificado (Kadereit y Jeffrey 2007). El tejido tanto de la cubierta seminal como de la pared del fruto se encuentra desorganizado y reducido, originando solo una delgada pared en la epidermis externa y algo de tejido parenquimático esclerificado (Esau 1977).

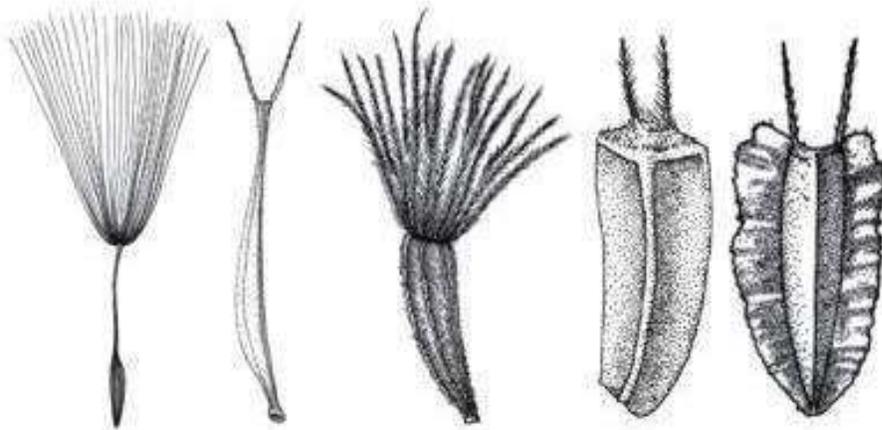


Fig. 7. Diferentes tipos de cipselas; de izquierda a derecha: cipsela rostrada de *Chaptalia integerrima* (Vell.) Burkart, cipsela fusiforme de *Bidens sulphurea* Sch.Bip., cipsela con punta atenuada de *Trichogonia prancii* G.M. Barroso, cipsela prismática de *Blainvillea dichotoma* (Murray) A. Stewart, cipsela alada de *Verbescina diversifolia* DC. Fuente: Roque y Bautista 2008, modificado.

Como se mencionó anteriormente, todas las Asteraceae tienen una cipsela como fruto; pero además de ésta, existen otras dos familias en las que se puede encontrar este tipo de fruto: **Loasaceae** (familia de las “ortigas roca”; ejemplo: género *Gronovia* L.) y **Caprifoliaceae** (familia de las “madreselva”; ejemplos: género *Heptacodium* Rehd.), ambas pertenecientes al grupo de las Astéridas junto con las Asteraceae (Byng 2014). Evolutivamente, podría decirse que las cipselas poseen ciertas ventajas en cuanto a la dispersión y la germinación: en primer lugar, al ser frutos de una sola semilla, disminuye el riesgo de pérdida de óvulos por depredación (Ingrouille 1992); en segundo lugar, ciertas adaptaciones del fruto, como el papus y algunas modificaciones de la testa, facilitan el transporte de las semillas por medio de animales, el viento, entre otros mecanismos, confiriéndoles el éxito como colonizadoras a gran parte de las Asteraceae (Ingrouille y Eddie 2006).

La determinación taxonómica de los individuos en el grupo de las Asteraceae, llevada a cabo principalmente mediante el uso de claves taxonómicas, se basa en información comparativa obtenida a partir de determinados caracteres diagnósticos dentro de los que se encuentran el tipo de inflorescencia (racemosa o cimosa), la sexualidad de la flor (unisexual o hermafrodita, monoica o dioica), su simetría (zigomorfa o actinomorfa), la posición y forma de cada una de las estructuras florales (por ejemplo, presencia o ausencia de apéndices pilosos en los extremos de las ramas estilares), entre otros (Rojas-Morales 2010; Silva-Moure y col. 2013). De la misma manera, ciertos rasgos de las cipselas son tomados en cuenta para la elaboración de claves, tales como la presencia de pelos en su superficie, la presencia de costillas y el número de ellas, el color, la forma del papus que la corona, entre otros (Rejane y Sfoggia 2006).

En Venezuela, los estudios taxonómicos acerca de las Compuestas iniciaron en 1946 con los trabajos de Badillo, seguido por Aristeguieta (1964) y Vareschi (1970). Duno de Stefano y col. reportan un total de 784 especies en el país para el 2009, mientras que Briceño y Morillo (2002) mencionan 261 especies sólo en los páramos y subpáramos venezolanos, de las cuales 145 son endémicas para esa región, haciendo de las Asteraceae la familia de plantas predominante en dichos parajes.

## Justificación

Las Asteraceae tienen gran importancia económica debido a sus múltiples usos: algunas poseen compuestos químicos que les confieren propiedades medicinales e insecticidas que pueden ser explotadas comercialmente; otras producen sustancias como el látex o ciertos pigmentos igualmente útiles a nivel industrial; y muchas otras son de interés para actividades agrícolas y ecológicas dado el carácter de malezas y colonizadoras (Freire 2008). Por esta razón se considera que la ilustración de los frutos permitiría el reconocimiento de los géneros y facilitaría la identificación de las especies sin que las mismas estuviesen en estado de floración, ya que las cipselas constituyen un rasgo esencial para la determinación taxonómica. De allí la importancia de realizar un catálogo ilustrado donde se pudiera compilar la información referente a las características de los frutos de las especies de Compuestas presentes en los páramos merideños.

En base a lo anteriormente descrito, se establece la siguiente hipótesis de trabajo:

Si las Asteraceae crecen bajo las mismas condiciones ambientales de páramo, se esperaría que la estructura de dispersión (cipsela) de los diferentes géneros presentara características morfológicas externas similares.

## Objetivos

Con el fin de poner a prueba dicha hipótesis, se establecen como objetivos del presente trabajo los siguientes:

### General:

Caracterizar la morfología de las cipselas de especies pertenecientes a géneros representativos de la familia Asteraceae.

### Específicos:

- Ilustrar las cipselas de los géneros en estudio.
- Realizar una descripción de las cipselas por género, destacando los caracteres morfológicos más importantes que pudieran contribuir a la elaboración de claves.

## Metodología

### Área de estudio

La Cordillera de Mérida constituye “el Núcleo Central de Páramos” en Venezuela (Monasterio 1980a); con una extensión aproximada de 400 km en dirección SO-NE (1998 Km<sup>2</sup>), representa cerca del 82% del área total de páramo en el país (2420 Km<sup>2</sup>; Azócar y Fariñas 2003; Cuello y col. 2010; Monasterio y Molinillo 2003). Altitudinalmente, se encuentra ubicada entre los 2500 y 5000 msnm, e incluye la Sierra de La Culata, la Sierra Nevada y la Sierra de Santo Domingo (fig. 8). Se caracteriza por un amplio rango hídrico que va desde 650 hasta 3000 mm de lluvia al año (Cuello y col. 2010), y una temperatura promedio anual de entre -0,3 y 10°C (Monasterio 1980b).

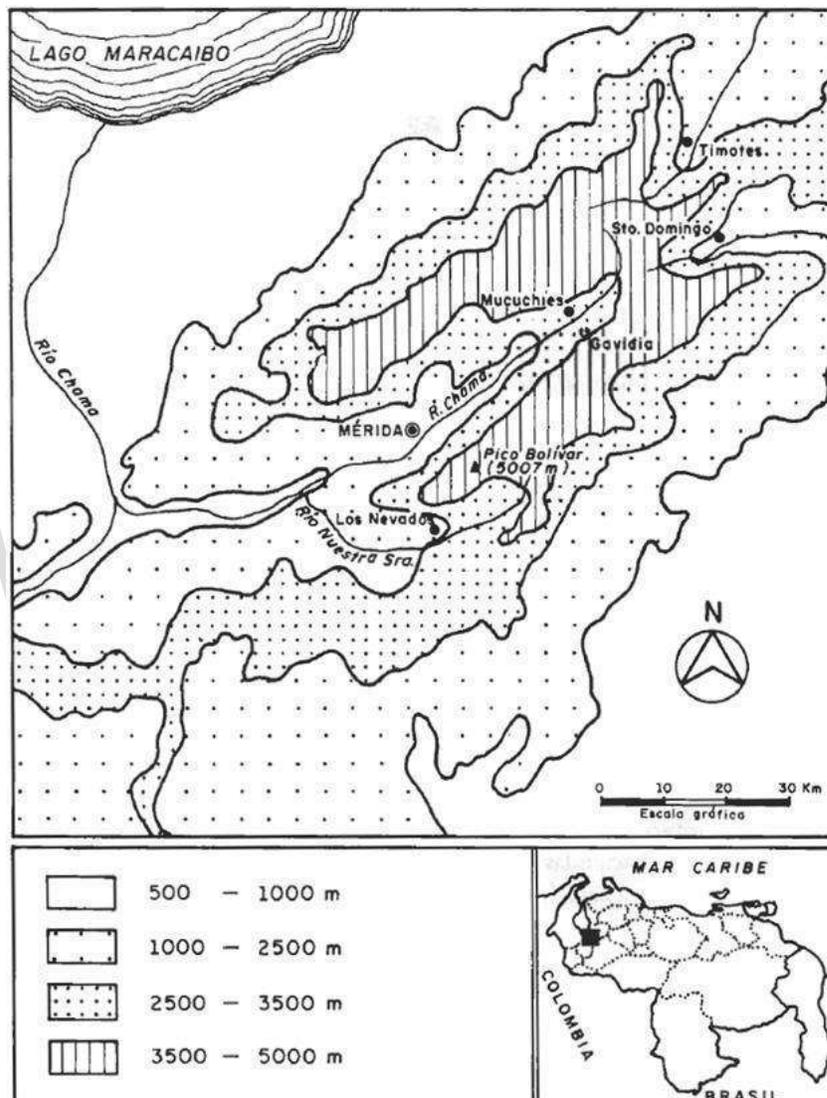


Fig. 8. Mapa de ubicación del área de estudio, mostrando el sistema de la Cordillera Andina de Mérida (páramo entre 2500-5000 msnm.). Fuente: De Robert y Monasterio 1995.

Dentro de la vegetación destacan determinadas formaciones como el desierto periglacial, donde pueden encontrarse especies del género *Oritrophium*; el páramo desértico y el páramo andino, caracterizados por rosetales de los géneros *Espeletia*, *Coespeletia* y *Mniodes*; el bosque altiandino, donde se presentan plantas arbóreas como *Polylepis* en conjunto con especies de los géneros *Diplostephium*, *Gynoxys*, *Espeletia* y *Libanothamnus*; el bosque paramero, con presencia de los géneros *Carramboa*, *Diplostephium*, *Gynoxys*, *Libanothamnus*, *Pentacalia* y *Paragynoxys*; el pajonal paramero, con asociaciones de *Espeletia* y *Ruilopezia* junto con algunas gramíneas en macolla; y el

pastizal paramero, similar en composición florística al pajonal paramero, aunque con mayor predominancia de gramíneas de hoja ancha; dentro de éste último se incluyen también los humedales, donde se encuentra gran diversidad de compuestas como *Espeletia*, *Hypochaeris*, *Oritrophium*, *Ruilopezia* y *Werneria* (Monasterio 1980b; Silva y col. 2011).

### **Revisión bibliográfica y recopilación de información**

La información incluida en este proyecto está basada fundamentalmente en datos tomados de la literatura y muestras de herbarios. Se realizó una revisión de la bibliografía referente a los géneros y especies de Asteraceae presentes en los páramos merideños, cuyos nombres fueron consultados y actualizados en la base de datos de The Plant List y Global Compositae Database. Posteriormente, se procedió a examinar las colecciones de muestras botánicas de Compuestas de los herbarios de la Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales, U.L.A. (MER) y de la Facultad de Farmacia, U.L.A. (MERF), al igual que de la colección personal del Laboratorio de Fitobiotecnología U.L.A. (LF) y cipselas del herbario "Víctor Manuel Badillo" (MY) de la Facultad de Agronomía y del Instituto de Botánica (VEN), ambos de la Universidad Central de Venezuela, que no se hallaban en la bibliografía, completándose la descripción e ilustración según el caso, a modo de abarcar la mayor cantidad posible de especies por género.

### **Elaboración del catálogo.**

A partir de los datos recopilados se realizó una matriz de caracteres morfológicos de las cipselas con el fin de elaborar una clave taxonómica que permitiera determinar, en primer lugar, las tribus de Asteraceae, y dentro de cada tribu los respectivos géneros en base a sus frutos. Igualmente, se ilustraron las cipselas por medio de dibujos a escala realizados con lápiz de grafito, y de fotografías tomadas en el Laboratorio de Fitobiotecnología de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Los Andes, utilizando para ello: una cámara OMAX A35100U de 10MP con lente OMAX A3RDF50 0.50x, y una cámara digital Olympus Stylus 1030SW, además del uso de una lupa Carl Zeiss Stemi 2000-C para observar las muestras. Igualmente, se incluyeron ilustraciones tomadas de las páginas web del Smithsonian National Museum of Natural History (NMNH), Revista Tropicós, Biodiversity Heritage Library (BHL) y Encyclopedia of Life (EoL). Fuentes diferentes a las mencionadas se indican al pie de cada ilustración.

El rango altitudinal del área de estudio se estableció entre 2800 y 5000 msnm, a excepción de unas cuantas especies que se encuentran registradas en diferentes páramos ubicados incluso a 2500 msnm. Algunas especies registradas en los límites inferiores del páramo, específicamente en el ecotono prepáramo-páramo, fueron consideradas e incluidas dentro de este trabajo debido a sus características invasivas y resistentes, y a la dinámica climática y de intervención que presenta dicha región (Llambí y col. 2013). Ciertas especies presentan una localidad distinta al Estado Mérida debido a la procedencia de la muestra que corresponde a la ilustración; sin embargo, todas las especies contenidas en este catálogo se encuentran informadas para los páramos merideños.

Igualmente, cabe destacar que, para uniformizar los términos morfológicos utilizados en las descripciones, se tomó como referencia Lindley (1951), Font Quer (2000) y Radford y col. (1974) para las definiciones botánicas. Todos los datos se presentan en la sección de resultados.

## Resultados

Luego de una cuidadosa revisión bibliográfica, se obtuvo un total de 249 especies repartidas entre 74 géneros pertenecientes a 15 tribus, de las cuales 72 especies son endémicas. Los géneros fueron agrupados en tribus, tal como se presentan en la tabla 2.

Esta distribución por tribu marca el orden de presentación tanto de las claves taxonómicas como de las ilustraciones de las cipselas. En primer lugar, se estableció una clave para las tribus, seguida por la presentación de los géneros que representan a cada una de esas tribus, separadas en secciones para facilitar la lectura. Cada sección incluye: una clave para determinar los géneros, una breve descripción de los mismos, ordenados alfabéticamente, y la respectiva descripción e ilustración de la o las especies que componen cada género. Al final de cada género se indican las especies excluidas, las cuales si bien están informadas dentro de los páramos de Mérida, no se hallaron ilustraciones o muestras con frutos maduros en los herbarios visitados.

Tabla 2. Géneros de Asteráceas y sus respectivas especies presentes en los páramos de Mérida. Las especies en negrita corresponden a las ilustradas en este catálogo.

Tribu	Género	Especies
ANTHEMIDEAE	COTULA	<b><i>C. mexicana</i></b>
	PLAGIOCHEILUS	<b><i>P. solivaeformis</i></b>
	SOLIVA	<b><i>S. anthemifolia</i></b>
	TANACETUM	<b><i>T. parthenium</i></b>
ASTEREAE	BACCHARIS	<b><i>B. latifolia</i></b> , <i>B. nitida</i> , <b><i>B. oblongifolia</i></b> , <i>B. pedunculata</i> , <b><i>B. prunifolia</i></b> , <i>B. tricuneata</i>
	BLAKIELLA	<b><i>B. bartsiiifolia</i></b>
	CONYZA	<i>C. laevigata</i> , <b><i>C. lasseriana</i></b> , <i>C. mima</i> , <b><i>C. uliginosa</i></b>
	DIPLOSTEPHIUM	<i>D. obtusum</i> , <b><i>D. venezuelense</i></b>
	ERIGERON	<b><i>E. bonariensis</i></b>
	HINTERHUBERA	<b><i>H. adenopetala</i></b> , <b><i>H. columbica</i></b> , <i>H. ericoides</i> , <b><i>H. imbricata</i></b> , <b><i>H. lanuginosa</i></b> , <i>H. laseguei</i>
	LAENNECIA	<b><i>L. filaginoides</i></b> , <b><i>L. sophiiifolia</i></b>
	LAESTADIA	<b><i>L. muscicola</i></b>
	MYRIACTIS	<b><i>M. andina</i></b>
	NOTICASTRUM	<b><i>N. marginatum</i></b>
	ORITROPHIUM	<b><i>O. blepharophyllum</i></b> , <i>O. figueirasii</i> , <i>O. granatum</i> , <b><i>O. limnophilum</i></b> , <b><i>O. nevadense</i></b> , <b><i>O. paramense</i></b> , <b><i>O. peruvianum</i></b> , <i>O. venezuelense</i>
	BAHIEAE	SCHKUHRIA

CICHORIEAE	HIERACIUM	<i>H. avilae</i> , <i>H. erianthum</i> , <i>H. frigidum</i> , <i>H. venezuelanum</i>
	HYPOCHAERIS	<i>H. chillensis</i> , <i>H. echegarayi</i> , <i>H. sessiliflora</i>
	SONCHUS	<i>S. oleraceus</i>
COREOPSIDEAE	BIDENS	<i>B. pilosa</i> , <i>B. prunifolia</i> , <i>B. reptans</i> , <i>B. rubifolia</i> , <i>B. tener</i> , <i>B. triplinervia</i>
	HETEROSPERMA	<i>H. pinnatum</i>
EUPATORIEAE	ADENOSTEMMA	<i>A. platyphyllum</i> , <i>A. verbesina</i>
	AGERATINA	<i>A. aracaensis</i> , <i>A. aristeguetii</i> , <i>A. dorri</i> , <i>A. gracilis</i> , <i>A. jahnii</i> , <i>A. neriifolia</i> , <i>A. paramensis</i> , <i>A. pichinchensis</i> , <i>A. theaeifolia</i>
	AGERATUM	<i>A. conyzoides</i>
	AUSTROEUPATORIUM	<i>A. inulifolium</i>
	BADILLOA	<i>B. venezuelensis</i>
	CHROMOLAENA	<i>C. laevigata</i> , <i>C. meridensis</i> , <i>C. molina</i> , <i>C. moritziana</i> , <i>C. persericea</i> , <i>C. ponsae</i> , <i>C. voglii</i>
	CRITONIELLA	<i>C. vargasiana</i>
	FLEISCHMANNIA	<i>F. acuminata</i>
	HEBECLINIUM	<i>H. jajoense</i> , <i>H. torondoyense</i>
	LOURTEIGIA	<i>L. fimbriata</i> , <i>L. stoechadifolia</i>
	MIKANIA	<i>M. hastata</i> , <i>M. hookeriana</i> , <i>M. nigropunctulata</i> , <i>M. stuebeli</i>
	OXYLOBUS	<i>O. glanduliferus</i>
	STEVIA	<i>S. caracasana</i> , <i>S. elatior</i> , <i>S. incognita</i> , <i>S. lehmannii</i> , <i>S. lucida</i> , <i>S. ovata</i> , <i>S. serrata</i> , <i>S. triflora</i>
TRICHOGONIA	<i>T. salviifolia</i>	
GNAPHALIEAE	ACHYROCLINE	<i>A. celosioides</i> , <i>A. crassiceps</i> , <i>A. flaccida</i> , <i>A. gaudens</i> , <i>A. lehmannii</i> , <i>A. ramosissima</i> , <i>A. satureioides</i> , <i>A. scandens</i>
	BELLOA	<i>B. kunthiana</i> , <i>B. wurdackiana</i>
	CHEVREULIA	<i>C. acuminata</i>
	GAMOCHAETA	<i>G. americana</i> , <i>G. badillana</i> , <i>G. meridensis</i> , <i>G. paramora</i> , <i>G. simplicicaulis</i> , <i>G. stagnalis</i>
	GNAPHALIUM	<i>G. antennarioides</i> , <i>G. caeruleocanum</i> , <i>G. dombeyanum</i> , <i>G. domingense</i> , <i>G.</i>

		<b>gaudichaudianum</b> , <i>G. meridanum</i> , <i>G. moritzianum</i> , <b>G. pensylvanicum</b>
	MNIODES	<b>M. longifolia</b> , <i>M. pickeringii</i> , <b>M. piptolepis</b> , <i>M. radians</i>
HELIANTHEAE	AMBROSIA	<b>A. peruviana</b>
	HELIOPSIS	<b>H. helianthoides</b>
	OYEDAEA	<b>O. verbessinoides</b>
	STEIRACTINIA	<b>S. meridensis</b>
	VERBESINA	<i>V. acuminata</i> , <i>V. negrensis</i> , <i>V. simulans</i> , <b>V. turbacensis</b>
	VIGUIERA	<i>V. goebelii</i> , <b>V. leptodonta</b> , <i>V. meridensis</i> , <b>V. viridis</b>
LIABEAE	ERATO	<b>E. vulcanica</b>
	MUNNOZIA	<b>M. senecionidis</b>
	OLIGACTIS	<b>O. volubilis</b>
MILLERIEAE	ALEPIDOCLINE	<b>A. annua</b>
	ALLOISPERMUM	<b>A. caracasenum</b> , <b>A. steyermarkii</b>
	CARRAMBOA	<i>C. badilloi</i> , <b>C. badilloi var. pittieri</b> , <i>C. rodriguezii</i> , <i>C. tachirensis</i>
	COESPELETIA	<i>C. albarregensis</i> , <i>C. elongata</i> , <b>C. moritziana</b> , <b>C. palustris</b> , <i>C. spicata</i> , <i>C. thyrsiformis</i> , <b>C. timotensis</b>
	ESPELETIA	<i>E. algodonosa</i> , <i>E. aurantia</i> , <b>E. batata</b> , <i>E. cuniculorum</i> , <i>E. jajoensis</i> , <i>E. marthae</i> , <i>E. nana</i> , <i>E. rufescens</i> , <b>E. schultzii</b> , <i>E. semiglobulata</i> , <i>E. weddellii</i>
	ESPELETIOPSIS	<b>E. angustifolia</b> , <i>E. cristalinesis</i> , <i>E. meridensis</i> , <b>E. pannosa</b> , <b>E. pozoensis</b>
	GALINSOGA	<b>G. quadriradiata</b>
	JAEGERIA	<b>J. hirta</b>
	LIBANOTHAMNUS	<i>L. arboreus var. lancifolius</i> , <i>L. banksiaefolius</i> , <i>L. banksiaefolius var. granatesianus</i> , <b>L. lucidus</b> , <b>L. neriifolius</b> , <b>L. occultus</b> , <i>L. occultus var. humbertii</i> , <i>L. spectabilis</i>
	RUILOPEZIA	<b>R. atropurpurea</b> , <i>R. bromelioides</i> , <i>R. coloradarum</i> , <i>R. cuatrecasasii</i> , <i>R. figueirasii</i> , <b>R. floccosa</b> , <i>R. grisea</i> , <i>R. hanburiana</i> , <i>R. jahnii</i> , <b>R. josephensis</b> , <b>R. lindenii</b> , <b>R. marcescens</b> , <i>R. margarita</i> , <i>R. ruizii</i> , <i>R. usubillagae</i> , <i>R. viridis</i>

	SIGESBECKIA	<i>S. jorullensis</i>
	SMALLANTHUS	<i>S. meridensis, S. pyramidalis, S. riparius</i>
MUTISIEAE	CHAPTALIA	<i>C. anisobasis, C. meridensis, C. nutans</i>
	JUNGIA	<i>J. ferruginea</i>
PERITYLEAE	VILLANOVA	<i>V. oppositifolia</i>
SENECIONEAE	ARBELAEZASTER	<i>A. ellsworthii</i>
	GYNOXYS	<i>G. meridana, G. moritziana, G. violacea</i>
	LASIOCEPHALUS	<i>L. cuencanus, L. longepenicillatus, L. patens</i>
	PARAGYNOXYS	<i>P. magnifolia, P. meridana, P. venezuelae</i>
	PENTACALIA	<i>P. abientina, P. andicola, P. apiculata, P. cachacoensis, P. colombiana, P. decomposita, P. flocculidens, P. greenmaniana, P. imbricatifolia, P. involuta, P. libertatis, P. magnicaliculata, P. mason-halei, P. micropachyphylla, P. nigrostagnosa, P. pachypus, P. quiroana, P. reflexa, P. rex, P. ruiternii, P. sclerosa, P. scortifolia, P. tatuyorum, P. theifolia, P. tunamensis, P. venezuelensis, P. vicelliptica, P. vulpinaris</i>
	SENECIO	<i>S. aristeguietae, S. funckii, S. vulgaris, S. wedgicalis</i>
	WERNERIA	<i>W. pygmaea</i>
TAGETEAE	TAGETES	<i>T. filifolia, T. terniflora</i>
VERNONIEAE	LEPIDAPLOA	<i>L. ruizteranii</i>

#### CLAVE PARA LAS TRIBUS

1. Papus presente o ausente. .... 2
2. Papus uniseriado. .... 3
3. Cipselas planas longitudinalmente. .... 4
  4. Cipselas a veces aladas, con o sin costillas, con pelos glandulosos; papus coroniforme, de escamas, con una aurícula, o ausente. .... **ANTHEMIDEAE** (Pág. 16)
  - 4'. Cipselas rostradas o no, con o sin costillas, generalmente glabras o puberulentas; papus de cerdas, de escamas, o ausente. .... **CICHORIEAE** (Pág. 32)
- 3'. Cipselas no aplanadas. .... 5
  5. Cipselas costadas, glabras a pilosas. .... 6

6. Cipselas rostradas o truncadas en el ápice, obcónicas o turbinadas; papus persistente, capilar, cerdoso, paleáceo, o ausente. . . . .	<b>MUTISIEAE</b> (Pág. 79)
6'. Cipselas obovoides a fusiformes; papus persistente o caedizo, capilar, de cerdas, de aristas, o ausente. . . . .	<b>EUPATORIEAE</b> (Pág. 39)
5'. Cipselas usualmente estriadas, más o menos teretes; papus ausente, o de escamas o cerdas. . . . .	<b>MILLERIEAE</b> (Pág. 67)
2'. Papus de más de 1 serie. . . . .	7
7. Papus 1-2-seriado, de cerdas y/o escamas, persistente. . . . .	8
8. Cipselas planas longitudinalmente, negras. . . . .	9
9. Cipselas lisas o estriadas, a veces con expansiones aliformes o bien rostradas, glabras, pubescentes o tuberculadas; papus de cerdas o escamas combinadas o no, o ausente. . . . .	<b>HELIANTHEAE</b> (Pág. 61)
9'. Cipselas lisas; papus de cerdas y una corona de escamas, o ausente. . . . .	<b>PERITYLEAE</b> (Pág. 81)
8'. Cipselas costadas o no. . . . .	10
10. Cipselas glandulosas, o si no, fuertemente costadas; papus de cerdas y/o escamas, raramente ausente. . . . .	<b>TAGETEAE</b> (Pág. 92)
10'. Cipselas glabras a pilosas o glandulosas, raras veces costadas; papus usualmente cerdoso, ocasionalmente con escamas solas o combinadas, o ausente. . . . .	<b>GNAPHALIEAE</b> (Pág. 53)
7'. Papus 1-multi-seriado. . . . .	11
11. Papus persistente, de cerdas capilares en las series interiores, y de escamas o cerdas cortas hacia el exterior, o ausente; cipselas costadas, ocasionalmente planas longitudinalmente, glabras a pilosas o glandulares. . . . .	<b>LIABEAE</b> (Pág. 65)
11'. Sin el conjunto de estos caracteres; papus persistente o caedizo. . . . .	12
12. Cipselas lisas o con pocas costillas, frecuentemente planas longitudinalmente, algunas veces rostradas, glabras a pilosas; papus capilar y/o paleáceo o ausente. . . . .	<b>ASTEREAE</b> (Pág. 18)
12'. Cipselas frecuentemente estriadas o costadas, raras veces lisas o planas longitudinalmente, algunas veces aladas, glabras a pubescentes o glandulares; papus cerdoso u ocasionalmente escamoso o ausente. . . . .	<b>SENECIONEAE</b> (Pág. 82)
1'. Papus siempre presente. . . . .	13
13. Papus uniseriado, persistente. . . . .	14
14. Cipselas usualmente no aplanadas y estriadas; papus de escamas o cerdas. . . . .	<b>BAHIEAE</b> (Pág. 32)
14'. Cipselas planas longitudinalmente, lisas o estriadas; papus de cerdas o de aristas cortas. . . . .	<b>COREOPSIDEAE</b> (Pág. 36)

13'. Pappus uni-multiseriado, persistente o caedizo. Cipselas algunas veces planas longitudinalmente, costadas. . . . . **VERNONIEAE** (Pág. 93)

**TRIBU I. ANTHEMIDEAE Cass.  
CLAVE PARA LOS GÉNEROS**

- 1. Cipselas costadas, glandulosas intercostalmente. . . . . **TANACETUM** (Pág. 17)
- 1'. Cipselas no costadas. . . . . 2
  - 2. Cipselas lateralmente aladas. . . . . 3
    - 3. Cipselas glabras, ligeramente aladas o con márgenes engrosados que se prolongan en el ápice semejando a un pappus. . . . . **COTULA** (Pág. 16)
    - 3'. Cipselas apicalmente pilosas, levemente bialadas. Pappus ausente, estilo persistente. . . . . **SOLIVA** (Pág. 17)
  - 2'. Cipselas dimorfas; las externas glandulosas, las internas poco desarrolladas. . . . . **PLAGIOCHEILUS** (Pág. 16)

**1. COTULA L.**

Cipselas isomorfas o dimorfas, oblongas, obcónicas u obovoides, teretes o planas longitudinalmente, convexas, aladas o con márgenes engrosados, glabras o papilosas, generalmente glandulosas; carpópodo ausente. Pappus ausente.

***Cotula mexicana*** (DC.) Cabrera.

*Soliva mexicana* DC.

*Cotula cabreræ* Caro

Cipselas obovadas, 1,3 x 0,7 mm, glabras, papilosas en el ápice, con márgenes engrosados; carpópodo ausente. Pappus ausente, si bien los márgenes se prolongan unos 0,4 mm por encima de la cipsela.



Fig. 9 *Cotula mexicana*. La Venta, Chachopo. 2800-4000 msnm. Endémica. Morillo G. 26805 (MER). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

**2. PLAGIOCHEILUS Arnott. ex DC.**

Cipselas dimorfas, glandulosas, puberulentas o glabras; las del radio algo planas longitudinalmente; las del disco vacías y mal desarrolladas; carpópodo ausente. Pappus ausente en las flores femeninas.

***Plagiocheilus solivaeformis*** DC.

Cipselas dimorfas; las cipselas del radio corresponden a las de las flores femeninas, glandulosas, 0,5-1,5 x 0,3 mm. No se encontraron cipselas maduras en las muestras examinadas.



Fig. 10 *Plagiocheilus solivaeformis*, cipsela inmadura. Páramo de Santo Domingo. 2700-4300 msnm. Endémica. *Aristeguieta L. 899 (MER)*. Foto: Mata-Bonilla Juliris.

### 3. SOLIVA Ruiz & Pavón

Cipselas isomorfas, más o menos oblanceoladas a obovadas u oblongo-cuneadas, planas longitudinalmente, 1,5-3,5 mm, con dos alas anchas y rígidas, glabras a hirsutas, apicalmente pilosas, con pelos o tricomas aracnoides; carpopodio ausente. Papus ausente; estilo persistente espiniforme, 2 mm de largo.

***Soliva anthemifolia*** (Juss.) Sweet.

*Gymnostyles anthemifolia* Juss.

*Gymnostyles mutisii* Spreng.

Cipselas planas longitudinalmente, ligeramente aladas, 1,7-2,5 x 1,0-1,5 mm, glabras, con pelos o tricomas aracnoides en el ápice; carpopodio ausente. Papus ausente, con estilo persistente, piloso, de unos 2 mm de largo.



Fig. 11 *Soliva anthemifolia*. Páramo Los Conejos. 2285-4000 msnm. *Briceño B., Adamo G. 844 (LF)*. Fotos: Mata-Bonilla Juliris (izq.); Mujahid y Shabbir 2017, modificada (der.)

### 4. TANACETUM L.

Cipselas isomorfas, cilíndricas, subredondeadas hasta 3 angulosas, 5-12-costadas, 1-2 mm de largo, glandulosas, ocasionalmente glabras; las de las flores femeninas a menudo triquetras o trialadas; carpopodio asimétrico. Papus ausente o reducido a una pequeña corona lobulada o de escamas.

**Tanacetum parthenium** (L.) Sch.Bip.

*Matricaria parthenium* L.

*Chrysanthemum parthenium* (L.) Pers.

Cipselas cilíndrico-obovoides, 5-10-costadas, 1-2 x 0,3-0,5 mm, intercostalmente minutamente glandulosa; carpopodio asimétrico, lobulado. Papus uniseriado, coroniforme, 0,3-0,5 mm de largo.

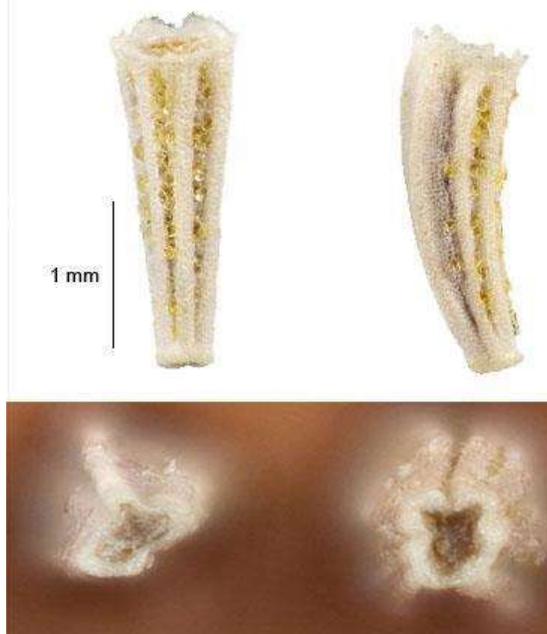


Fig. 12 *Tanacetum parthenium*, cipsela y detalle del carpopodio. Páramo de Timotes. 1000-4000 msnm. Foto: Walters 2011, modificada.

www.bdigital.ula.ve

**TRIBU II. ASTEREAЕ Cass.  
CLAVE PARA LOS GÉNEROS**

1. Cipselas isomorfas. . . . . 2
2. Papus ausente. Cipselas planas longitudinalmente, 2-costadas y rostradas, glabras, glandulosas; carpopodio ausente. . . . . **MYRIACTIS** (Pág. 28)
- 2'. Papus presente. . . . . 3
3. Papus uni o biseriado, isomorfo. . . . . 4
4. Papus de cerdas escábridas. . . . . 5
5. Cipselas planas longitudinalmente, 2-5-costadas, glabras a pubescentes; carpopodio anuliforme, simétrico, completo. . . . . **ORITROPHIUM** (Pág. 29)
- 5'. Cipselas multi costadas, seríceo-vilosas; carpopodio anuliforme, completo. . . . . **NOTICASTRUM** (Pág. 28)
- 4'. Sin el conjunto de estos caracteres. . . . . 6
6. Papus uniseriado, de abundantes cerdas largas, apicalmente clavadas. Cipselas planas longitudinalmente, 4-costadas, rostradas, glabras; carpopodio anuliforme, completo. . . . . **BLAKIELLA** (Pág. 21)
- 6'. Papus uni o biseriado, de abundantes cerdas filiformes del mismo largo de la corola. Cipselas planas longitudinalmente, 2-costadas, pubescentes a glabras; carpopodio anuliforme . . . . . **CONYZA** (Pág. 21)
- 3'. Papus isomorfo o heteromorfo, uni o biseriado. . . . . 7
7. Papus con la serie externa de setas o escamas cortas y la serie interna de cerdas delgadas, barbeladas. Cipselas planas longitudinalmente, con márgenes engrosados, glabras a seríceas, no glandulares; carpopodio anuliforme, completo. . . . . **ERIGERON** (Pág. 24)
- 7'. Papus con la serie externa de cerdas cortas o escamas y la serie interna de cerdas largas plumosas, con pelos retrorsos, deciduas. Cipselas planas

- longitudinalmente, lisas, densamente seríceas a estrigosas, generalmente glandulosas; carpopodio ausente. . . . . **LAENNECIA** (Pág. 26)
- 1'. Cipselas heteromorfas. . . . . 8
8. Papus ausente. Cipselas oblongas, rostradas, glabras; las de las flores femeninas ligeramente planas longitudinalmente y marcadamente costadas; carpopodio en forma de copa. . . . . **LAESTADIA** (Pág. 27)
- 8'. Papus presente. . . . . 9
9. Papus uniseriado, de cerdas escábridas largas, especialmente en las flores femeninas. Cipselas cilíndricas, glabras a pubescentes, glandulosas o verrucosas; las de las flores femeninas ligeramente planas longitudinalmente, costadas; carpopodio anuliforme, completo. . . . . **BACCHARIS** (Pág. 19)
- 9'. Papus biseriado, heteromorfo. . . . . 10
10. Papus con la serie externa de escamas y la serie interna de cerdas. Cipselas del disco obovoide-oblongas, 2-4-anguladas; las del radio más aplanadas; carpopodio simétrico, completo. . . . . **HINTERHUBERA** (Pág. 24)
- 10'. Papus con la serie externa de cerdas cortas o escamas y el de la serie interna de cerdas alargadas. Cipselas obovoide-oblongas, glabras a pilosas, glandulosas o híspidas; las del disco angostas, 3-5-costadas; las del radio más planas longitudinalmente, con nervios en las costillas; carpopodio inconspicuo. . . . . **DIPLOSTEPHIUM** (Pág. 23)

### 1. BACCHARIS L.

Cipselas de las de las flores femeninas cilíndricas, elipsoides, oblongas a obovoides, en ocasiones planas longitudinalmente, 3-10-costadas, glabras a pubescentes, glandulosas o verrucosas; carpopodio asimétrico. Papus uni o biseriado, de numerosas cerdas escábridas o capilares; en las flores femeninas con frecuencia acrescentes, y en las masculinas por lo general encrespadas, ensanchadas o no en el ápice; blanquecinas, marrón o violáceas, persistentes.

**Baccharis latifolia** (Ruiz & Pav.) Pers.

*Molina latifolia* Ruiz & Pav.

*Baccharis floribunda* Kunth

Cipselas obovoide-oblongas, 4-10-costadas, 1 x 0,2 mm, glabras a pubescentes; carpopodio asimétrico, ligeramente incurvado. Papus 1-2-seriado, de cerdas blancas rectas, escábridas, delgadas y agudas, o bien estrigosas, dilatadas en el ápice, persistentes.

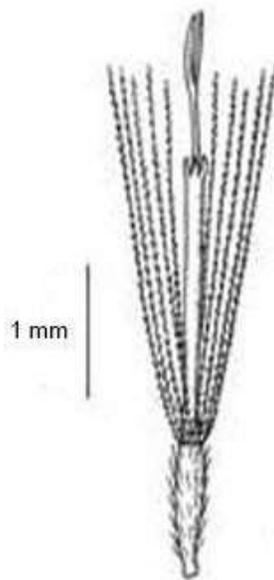


Fig. 13 *Baccharis latifolia*, cipsela inmadura. Páramo Santo Domingo. 1000-3600 msnm. Dibujo: BHL; modificado.

***Baccharis oblongifolia*** (Ruiz & Pav.) Pers.

*Baccharis brachylaenoides* DC.

*Psila brachylaenoides* (DC.) Aristeg.

Cipselas 5-costadas, subcilíndricas a fusiformes, 1,5 x 0,5 mm, glabras; carpodidio asimétrico, ligeramente incurvado. Pappus uniseriado, de cerdas de 3,5-4,5 mm de largo.

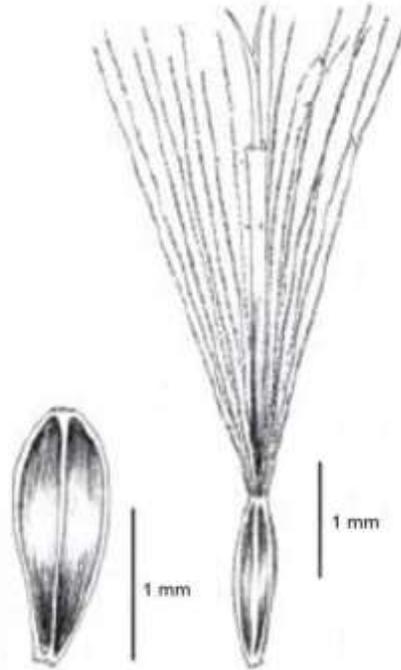


Fig. 14 *Baccharis oblongifolia*, cipsela inmadura y detalle. Páramo Las Coloradas. 750-3450 msnm. Dibujo: Giuliano y Plos 2014; modificado.

***Baccharis prunifolia*** Kunth

*Baccharis densifolia* Rusby

Cipselas de las flores femeninas 1-1,5 x 0,3-0,5 mm, oblongas a elipsoides, glabras; carpodidio corto, ligeramente incurvado. Pappus uniseriado, de numerosas cerdas rizadas, unidas en la base, de 4,5-5 mm de largo.



Fig. 15 *Baccharis prunifolia*. Páramo Santo Domingo, 2200-4500 msnm. Dibujo: Aristeguieta 1964, modificado.

Especies excluidas:

**Baccharis nitida** (Ruiz & Pav.) Pers., *Molina nitida* Ruiz & Pav.; Páramo Piñango, 1100-3950 msnm.

**Baccharis pedunculata** (Mill.) Cabrera; *Conyza pedunculata* Mill.; Valle del Río Chama, 950-3500 msnm. **Baccharis tricuneata** (L.f.) Pers.; *Erigeron tricuneatus* L.f.; Páramo La Sal, 1800-4600 msnm.

## 2. BLAKIELLA Cuatrec.

Cipselas obovoide-fusiformes, de 4 mm, ligeramente planas longitudinalmente, 4-costadas, rostradas, glabras; carpopodio anuliforme, completo. Papus uniseriado, de numerosas cerdas barbeladas, largas y finas, ensanchadas o clavadas en el ápice, unidas en la base, pajizas, persistentes.

**Blakiella bartsiiifolia** (S.F.Blake) Cuatrec.

*Podocoma bartsiiifolia* S.F.Blake

Cipselas fusiformes, 4-costadas, 4 x 0,8 mm, con un rostro de 1,5 mm de largo; glabras; carpopodio anuliforme, completo, bien desarrollado. Papus uniseriado, de cerdas cremosas, barbeladas, de unos 4 mm de largo.



Fig. 16 *Blakiella bartsiiifolia*. Páramo Piedras Blancas. 3000-4500 msnm. *Badillo* (VEN). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

## 3. CONYZA L.

Cipselas obovoides a elipsoides, de 1-2 mm de largo, planas longitudinalmente, 2-costadas, esparcidamente pubescentes o hirsutas a glabras; carpopodio anuliforme. Papus uni o biseriado, de numerosas cerdas capilares hialinas del mismo largo de la corola, 3-4 mm de largo; la serie externa, cuando presente, constituida por escamas mucho más cortas que las cerdas internas.

**Conyza lasseriana** Aristeg.

*Laennecia lasseriana* (Aristeg.) G.L.Nesom

Cipselas obovoides, planas longitudinalmente, 1-1,5 x 1 mm; estrigosas a seríceas; carpopodio anuliforme. Papus uniseriado, de cerdas blancuzcas delgadas, de 3 mm de largo.



Fig. 17 *Conyza lasseriana*. Páramo Mucuchíes. 2000-4100 msnm. Endémica. Briceño B., Morillo G. 3671 (LF). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

***Conyza mima*** S.F.Blake

*Laennecia mima* (S.F.Blake) G.L.Nesom.

Cipselas elipsoides, planas longitudinalmente, 0,7-1 x 0,2-0,4 mm, pardas, puberulentas; carpopodio alargado, simétrico, completo. Pappus uniseriado, de numerosas cerdas barbeladas a estrigosas, de 2,5 mm de largo, cremosas, basalmente unidas, caedizas.

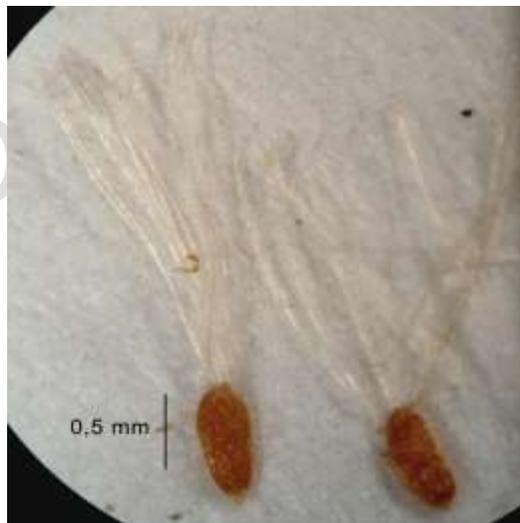


Fig. 18 *Conyza mima*. Páramo Mucuchíes, 3500-4300 msnm. Badillo 5177 (MY). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

***Conyza uliginosa*** (Benth.) Cuatrec.

*Erigeron uliginosus* Benth.

Cipselas obovoides a elipsoides, planas longitudinalmente, 1-1,5 x 0,5 mm; espaciadamente pilosas; carpopodio anuliforme, completo. Pappus uniseriado, de numerosas cerdas finas de 3-4 mm de largo, cremosas, frágiles.



Fig. 19 *Conyza uliginosa*. Páramo de Mucuchíes. 1800-4500 msnm. Briceño B., Balza H. 2990 (LF). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

Especie excluida:

***Conyza laevigata*** (Rich.) Pruski.; *Erigeron laevigatus* Rich.; Mérida, 50-3100 msnm.

#### 4. DIPLOSTEPHIUM Kunth

Cipselas obovoide-oblongas, 1,5-2,5 mm de largo; las del disco angostas, 3-5-costadas; las del radio más planas longitudinalmente; glabras, glandulares o híspidas; carpopodio inconspicuo. Pappus biseriado o subseriado, la serie externa de cerdas cortas o escamas, la serie interna setosa, de cerdas más largas, escábridas o barbeladas, algunas veces ensanchadas hacia el ápice.

***Diplostephium venezuelense*** Cuatrec.

Cipselas obovoides, 1,5-2,2 x 0,6 mm; glandulosas, débilmente pilosas a glabras, estriadas; carpopodio inconspicuo. Pappus biseriado, de cerdas barbeladas, con tricomas antrorsos dispersos, roseo-ocráceas, de 4-4,5 mm de largo; la serie externa más corta.



Fig. 20 *Diplostephium venezuelense*. Páramo La Aguada. 2000-3800 msnm. Briceño B., Adamo G. 1401 (LF). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

Especie excluida:

***Diplostephium obtusum*** S.F.Blake; cipselas del radio de 2 mm de largo, glabras; las del disco 2,8-3 mm de largo, esparcidamente hispídulosas. Pápus biseriado, la serie externa de cerdas de 1 mm largo; la serie interna escamosa, de 3,5 mm largo; Páramo La Negra, 2800-3400 msnm.

## 5. ERIGERON L.

Cipselas oblongo-elípticas a cilíndricas o fusiformes, más o menos planas longitudinalmente, a menudo engrosadas en el margen, con 2-4 venas de color naranja; glabras a estrigosas o seríceas; carpopodio anuliforme, completo. Pápus isomorfo o heteromorfo, uni o biseriado, con la serie externa de setas o escamas cortas y la serie interna de cerdas delgadas, barbeladas, de 2-4 mm de largo.

***Erigeron bonariensis*** L.

*Conyza bonariensis* (L.) Cronquist.

Cipselas cilíndricas a fusiformes, ligeramente planas longitudinalmente, con márgenes ligeramente engrosados por 2 venas prominentes, 1-2 x 0,5 mm; escasamente estrigosas, hirsutas hacia la base; carpopodio anuliforme, de color más claro. Pápus uniseriado, de cerdas finas estrigosas, cremosas-rosadas, de 1,5-4 mm de largo.



Fig. 21 *Erigeron bonariensis*. Sierra Nevada entre El Paramito y valle Los Calderones. 100-3400 msnm. Foto: Lucid Key Server 2019; modificada.

## 6. HINTERHUBERA Sch.Bip. in Wedd.

Cipselas dimorfas, más o menos planas longitudinalmente; las del disco obovoide-oblongas, 2-4-anguladas, hispídas a glabras; las del radio pilosas y frecuentemente glandulosas; carpopodio simétrico, completo. Pápus biseriado, heteromorfo; la serie externa de escamas cortas; la interna de cerdas capilares finas y largas, estrigosas, persistentes.

***Hinterhubera adenopetala*** Cuatrec. & Aristeg.

Cipselas obovoides, planas longitudinalmente, 1,5-2 x 0,5 mm, estrigosas; carpopodio anuliforme, simétrico, completo. Pápus de numerosas cerdas cremosas, barbeladas, de 2,5 mm de largo, persistentes.



Fig. 22 *Hinterhubera adenopetala*. Páramo Acequias. 2185-4280 msnm. Briceño B., Bencomo E., Quevedo J. 4717 (LF). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

***Hinterhubera columbica*** Sch.Bip. in Wedd.

Cipselas obovoides, planas longitudinalmente, 2-2,2 x 0,7-0,8 mm, marrón-ocráceas, glandulosas a estrigosas; carpopodio simétrico, completo, truncado, en forma de copa. Pappus de numerosas cerdas cremosas, barbeladas, de 3,5 mm de largo, persistentes.



Fig. 23 *Hinterhubera columbica*. Páramo Piedras Blancas. 3100-4900 msnm. Endémica. Briceño B., Quevedo J., Bencomo E., Hernández R. 5100 (LF). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

***Hinterhubera imbricata*** Cuatrec. & Aristeg.

Cipselas obovoides, planas longitudinalmente, ligeramente 2-costadas, 1,6 x 0,4 mm, estrigosas; carpopodio simétrico, completo, truncado, en forma de copa. Pappus de numerosas cerdas rosado-cremosas, barbeladas, de 2,5 mm de largo, persistentes.



Fig. 24 *Hinterhubera imbricata*. Páramo Piedras Blancas. 3100-4500 msnm. Briceño B., Albarrán F. 5397 (LF). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

***Hinterhubera lanuginosa*** Cuatrec. & Aristeg.

Cipselas obovoides, 1,7-2 x 0,5 mm, de color marrón, estrigosas, glandulosas en el ápice; carpopodio simétrico, completo, truncado, anuliforme alargado. Pappus de numerosas cerdas cremosas, barbeladas, de 3,5 mm de largo, persistentes.



Fig. 25 *Hinterhubera lanuginosa*, cipsela inmadura. Páramo Piedras Blancas. 3000-4300 msnm. Endémica. Briceño B., Molinillo M., Hernández M. 3406 (LF). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

Especies excluidas:

***Hinterhubera ericoides*** Wedd.; Páramo El Águila, 3124-4300 msnm. ***Hinterhubera laseguei*** Wedd.; Páramo Piedras Blancas, 3100-4800 msnm. Endémica.

**7. LAENNECIA Cass.**

Cipselas angostamente oblanceolado-elípticas a obovoides, de 1-2 mm de largo, planas longitudinalmente, lisas, densamente seríceas a estrigosas, generalmente glandulosas, con glándulas resinosas sésiles o cortas y esparcidas; carpopodio ausente. Pappus isomorfo o heteromorfo, uni o

biseriado, con la serie externa de cerdas cortas o escamas y la serie interna de cerdas largas plumosas, con tricomas retrorsos, deciduas.

***Laennecia filaginoides* DC.**

*Conyza filaginoides* (DC.) Hieron.

*Laennecia pinnatifida* Turcz.

Cipselas obovadas, 1,5-2 x 0,3-0,8 mm, densamente seríceo-pubescentes; carpodidio anuliforme, simétrico, completo. Pappus biseriado, cremoso; la serie externa de cerdas cortas aristiformes, ensanchadas en la base, de 1-1,2 mm de largo; la serie interna de numerosas cerdas escábridas alargadas, de 3-3,5 mm de largo.

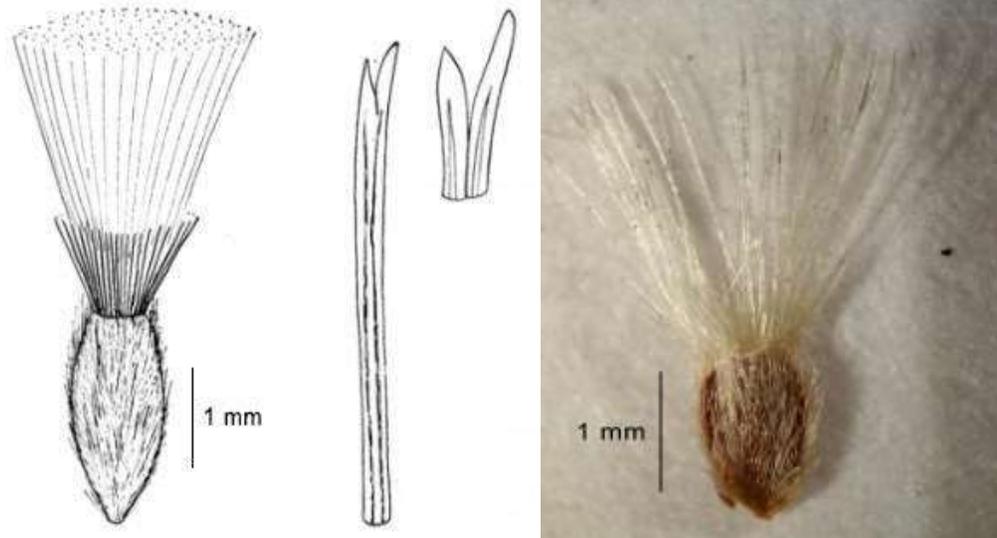


Fig. 26 *Laennecia filaginoides*, cipselas y detalle de un tricoma. Páramo El Banco. 2000-3200 msnm. Badillo 4418 (MY). Dibujo: Zardini 1981; modificado. Foto: Mata-Bonilla Juliris.

***Laennecia sopherifolia* (Kunth) G.L.Nesom**

*Conyza sopherifolia* (ex H.B.K.) Kunth

*Conyza pulchella* Kunth

Cipselas obovadas a fusiformes, 0,8-1 x 0,4 mm, seríceas, con tricomas glandulares. Pappus uniseriado, cremoso, de pocas cerdas delgadas, barbeladas, de 3 mm de largo, caducas.

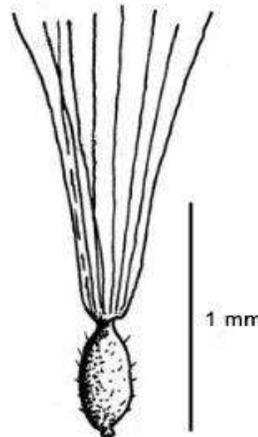


Fig. 27 *Laennecia sopherifolia*. Páramo Apartaderos. 2000-3700 msnm. Dibujo: Instituto de Botánica Darwinion 2018; modificado.

**8. LAESTADIA Kunth ex Less.**

Cipselas de 1,5-2 mm, oblongas a fusiformes, rostradas, glabras; las de las flores femeninas un poco planas longitudinalmente y marcadamente 7-10-costadas, brevemente rostradas; carpodidio en forma de copa. Pappus ausente.

***Laestadia muscicola* Wedd.**

*Lagenophora muscicola* Sch.Bip. ex Hohen.

Cipselas fusiformes, 6-costadas, 1,5-1,7 x 0,5 mm, pilosas principalmente hacia la base; carpopodio en forma de copa, completo, bien desarrollado. Papus ausente.



Fig. 28 *Laestadia muscicola*. Laguna Negra. 2480-4050 msnm. *Badillo* (VEN). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

**9. MYRIACTIS Less.**

Cipselas oblicuas, oblongo-obovoides a fusiformes, de 2-2,5 mm de largo, planas longitudinalmente, 2-costadas, rostradas, negras, glabras, glandulosas; carpopodio ausente. Papus ausente, o reducido a un pequeño anillo.

***Myriactis andina*** (Badillo) M.C.Vélez.

*Lagenophora andina* V.M.Badillo.

Cipselas obovadas a fusiformes, planas longitudinalmente, con bordes engrosados, 2,2-2,5 x 0,8-1,0 mm; glabras; carpopodio ausente. Papus anuliforme, de 0,4 mm de largo, con algunos tricomas engrosados.



Fig. 29 *Myriactis andina*. Mucubají. 3100-3655 msnm. *Briceño B., Adamo G. 819* (LF). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

**10. NOTICASTRUM DC.**

Cipselas elipsoide-oblongas o fusiformes, de 4-7 mm de largo, multi-costadas, seríceo-vilosas; carpopodio anuliforme, completo. Papus uni o biseriado, isomorfo, de cerdas escábridas o estrigosas, desiguales, basalmente adheridas.

***Noticastrum marginatum*** (Kunth) Cuatrec.

*Aster marginatus* Kunth

Cipselas fusiformes, 4-6 x 1-1,5 mm, finamente estriadas, setosas a pubescentes; carpopodio simétrico, anuliforme, incurvado hacia uno de los lados de la cipsela. Pappus uniseriado, de numerosas cerdas escábridas, blancas, desiguales, de 4 mm de largo, caedizas.

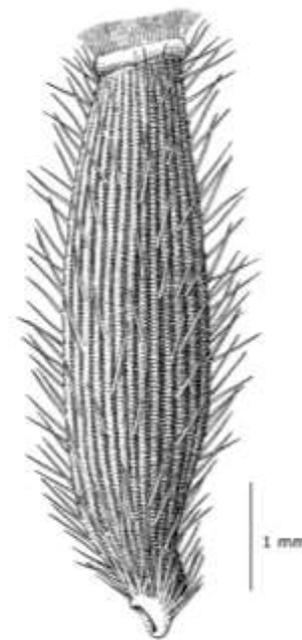


Fig. 30 *Noticastrum marginatum*, cabezuela con cipselas maduras y detalle de la cipsela. Páramo Mucuchíes. 300-4200 msnm. Foto: EoL. Dibujo: EoL; modificado.

### 11. ORITROPHIUM (Kunth) Cuatrec.

Cipselas elipsoides, de 2,5-3 mm de largo, algo planas longitudinalmente, 2-5-costadas o angulosas, glabras a pilosas; carpopodio anuliforme, simétrico, completo. Pappus uni o subseriado, isomorfo, de cerdas escábridas a estrigosas, agudas, desiguales, blancas o pajizas.

***Oritrophium blepharophyllum*** (S.F.Blake) Cuatrec.

*Erigeron blepharophyllum* S.F.Blake

Cipselas oblongo-obovoides a elipsoides, 5-6-costadas, 2,5-2,7 x 0,7-0,8 mm, pubescentes; carpopodio anuliforme, simétrico, completo, bien desarrollado. Pappus uniseriado, de numerosas cerdas pardo-cremosas, de unos 3,5 mm de largo.

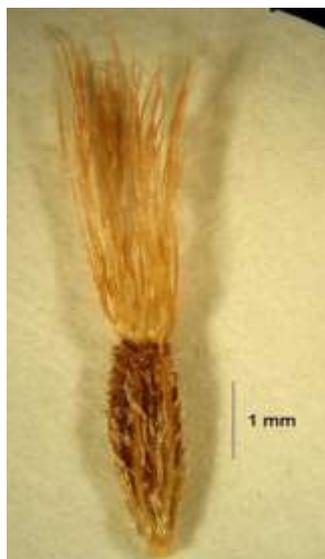


Fig. 31 *Oritrophium blepharophyllum*. Páramo San José. 2185-3400 msnm. Briceño B., Adamo G. 1656 (LF). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

***Oritrophium limnophilum*** (Sch.Bip.) Cuatrec.

*Aster mutisianus* Cuatrec.

*Erigeron limnophilus* Sch.Bip.

Cipselas elipsoides, planas longitudinalmente, 3 x 0,7-1 mm, glabras, estriadas; carpopodio reducido. Papus uniseriado, de numerosas cerdas cremosas, de 5 mm de largo.



Fig. 32 *Oritrophium limnophilum*. Páramo Piedras Blancas. 3450-4500 msnm. Endémica. Dibujo: Mata-Bonilla Juliris, basado en Aranguren y col. 2008.

***Oritrophium nevadense*** (Wedd.) Cuatrec.

*Erigeron nevadensis* Wedd.

Cipselas elipsoides, 3-4-costadas, algo planas longitudinalmente, 2-2,5 x 0,7-1 mm, escasamente pilosas a estrigosas principalmente en las costillas; carpopodio reducido. Papus uniseriado, de numerosas cerdas cremosas, ligeramente desiguales, de 4 mm largo.



Fig. 33 *Oritrophium nevadense*. Páramo Santo Domingo. 3500-4250 msnm. Dibujo: Mata-Bonilla Juliris, basado en Aranguren y col. 2008.

***Oritrophium paramense*** (Aristeg. & Cuatrec.) Aristeg.

*Erigeron paramensis* Aristeg. & Cuatrec.

Cipselas obovado-oblongas, planas longitudinalmente, con márgenes engrosados, 2-2,5 x 0,5 mm; glabras a escasamente pilosas; carpopodio anuliforme, asimétrico, completo. Pappus uniseriado, de cerdas cremosas, barbadas o cortamente estrigosas, rígidas, de unos 5 mm largo.



Fig. 34 *Oritrophium paramense*. Páramo Piedras Blancas. 1950-4800 msnm. Endémica. Briceño B., Bodson T., Molinillo M. 3503 (LF). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

***Oritrophium peruvianum*** (Lam.) Cuatrec.

*Doronicum peruvianum* Lam.

*Erigeron peruvianus* (Lam.) Cuatrec.

Cipselas obovado-oblongas, 4-costadas, 3 x 0,5-0,7 mm, pubescentes; carpopodio anuliforme, simétrico, completo, bien desarrollado. Pappus uniseriado, de numerosas cerdas pardo-cremosas, de unos 4 mm largo.



Fig. 35 *Oritrophium peruvianum*. Páramo Santo Domingo. 2600-4500 msnm. Briceño B., Balza H. 3327 (LF). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

Especies excluidas:

***Oritrophium figueirasii*** Cuatrec.; Llano Corredor, 3300 msnm. Endémica. ***Oritrophium granatum*** Cuatrec.; Los Granates, 3370-3750 msnm. Endémica. ***Oritrophium venezuelense*** (Steyerm.) Cuatrec.; *Erigeron venezuelensis* Steyerm.; Páramo Mucubají, 3250-4150 msnm.

### TRIBU III. BAHIEAE B.G.Baldwin

#### 1. SCHKUHRIA Reth.

Cipselas cuadrangulares a obpiramidales, cuneadas, planas longitudinalmente, 4-5-costadas; glabras o pubescentes, hirsutas sobre las aristas; carpopodio engrosado, corto o prominente. Papus uniseriado, coroniforme, de 8-10 escamas elípticas, místicas, escariosas o aristadas.

***Schkuhria pinnata*** (Lam.) Kuntze ex Thell.

*Schkuhria abrotanoides* Roth

*Pectis pinnata* Lam.

Cipselas obpiramidales, 4-costadas, 3-4 x 1,4 mm; híspidas principalmente en la base y en las costillas; carpopodio cilíndrico. Papus coroniforme, de 8 escamas aristadas, amarillentas, barbadas, desiguales, erosas, de 0,5-2,5 mm de largo.

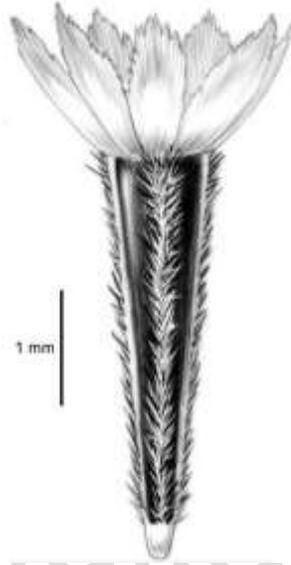


Fig. 36 *Schkuhria pinnata*. San Rafael de Mucuchíes. 2500-4000 msnm. Dibujo: Smithsonian National Museum of Natural History 2017; modificado.

### TRIBU IV. CICHORIEAE Lam. & DC. CLAVE PARA LOS GÉNEROS

1. Cipselas con carpopodio. . . . . 2
2. Cipselas glabras, truncadas en el ápice; carpopodio asimétrico. Papus uni o biseriado. . . . . **HIERACIUM** (Pág. 32)
- 2'. Cipselas glabras o más o menos hirsutas, rostradas o no; carpopodio anuliforme, asimétrico. Papus uniseriado. . . . . **HYPOCHAERIS** (Pág. 33)
- 1'. Cipselas sin carpopodio, algo planas longitudinalmente, glabras, rostradas o no. Papus uniseriado. . . . . **SONCHUS** (Pág. 35)

#### 1. HIERACIUM L.

Cipselas cilíndricas o fusiformes, marrón-rojizas o negras, con 5-15 costillas iguales y apicalmente confluentes en un anillo oscuro, de 1,5-3 mm de largo, glabras a tuberculadas, truncadas en el ápice; carpopodio asimétrico. Papus 1-3-seriado, de numerosas cerdas escábridas, blanco-amarillentas o marrones.

***Hieracium erianthum*** Kunth

Cipselas cilíndricas, estriadas, 1,8 x 0,4 mm; tuberculadas, minutamente puberulentas; carpopodio asimétrico. Papus uniseriado, de numerosas cerdas cremoso-amarillentas, barbadas, de unos 3,5 mm de largo.

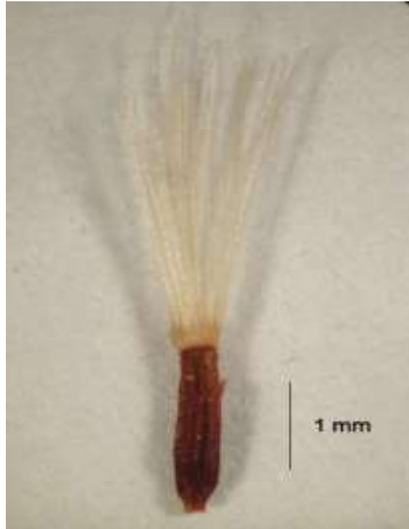


Fig. 37 *Hieracium erianthum*. Páramo Santo Domingo. 3100-4207 msnm. Briceño B., Vielma R.; Gamez L., Llambí L., Schwarzkopf T., Ramírez L., Márquez J. 1178 (MER). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

***Hieracium frigidum* Wedd.**

Cipselas oblanceoladas a cilíndricas, estriadas, 3 x 0,3-0,5 mm; glabras; carpopodio asimétrico. Pappus uniseriado, de numerosas cerdas cremoso-amarillentas, libres entre sí, barbadadas, de unos 5 mm de largo.

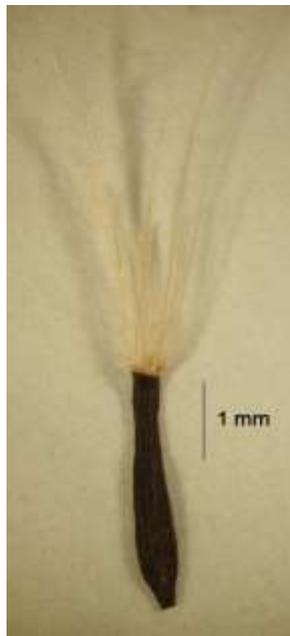


Fig. 38 *Hieracium frigidum*. Páramo Mucubají. 2500-4250 msnm. Ricardi M. 5683 (MER). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

Especies excluidas:

***Hieracium avilae*** Kunth; Páramo Quirorá, 1300-4060 msnm. ***Hieracium venezuelanum*** Arvet-Touvet; Páramo Timotes, 1500-4350 msnm.

**.2. HYPOCHAERIS L.**

Cipselas cilíndricas a fusiformes, marrón-doradas, con 5 costillas principales y 5 alternas, glabras o hispídas a tuberculadas, rostradas o no; carpopodio anuliforme, asimétrico. Pappus uniseriado, de numerosas cerdas blancas, estrigosas o fimbriadamente plumosas, a veces acompañadas por una serie exterior de tricomas sencillos.

***Hypochaeris chillensis*** (Kunth) Britton

*Apargia chillensis* Kunth

*Hypochaeris sellowii* (Sch.Bip.) Cabrera

Cipselas cilíndricas a fusiformes, estriadas, 4 x 0,8 mm, con un pico largo de unos 2 mm; glabras; carpodidio anuliforme. Papus uniseriado, de numerosas cerdas estrigosas a plumosas, de 7-8 mm de largo.

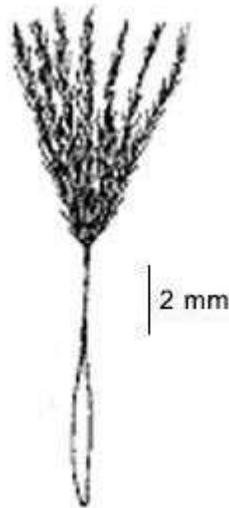


Fig. 39 *Hypochaeris chillensis*. Bailadores-La Encrucijada. 1800-3360 msnm. Dibujo: Novara y Urtubey 2012; modificado.

***Hypochaeris echegarayi*** Hieron

*Achyrophorus setosus* Wedd.

*Hypochaeris setosa* (Wedd.) Rusby

Cipselas cilíndricas a fusiformes, estriadas, 10,2 x 0,8 mm, con un pico largo de unos 4 mm; glabras; carpodidio anuliforme, asimétrico, incompleto, lobulado. Papus comoso, de numerosas cerdas estrigosas, cremoso-amarillentas, de unos 12 mm de largo.

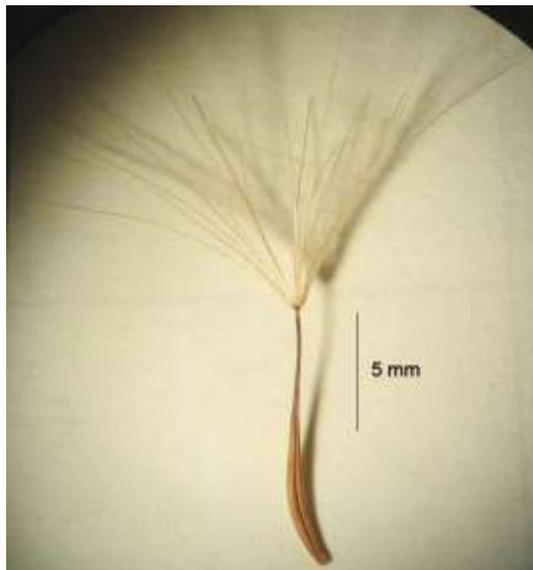


Fig. 40 *Hypochaeris echegarayi*. Páramo Piedras Blancas. 2300-4250 msnm. Ricardi M., Carroz R. 5941 (MER). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

***Hypochaeris sessiliflora*** Kunth

*Achyrophorus albiflorus* Sch.Bip.

*Hypochoeris stuebelii* Hieron

No se encontraron cipselas maduras en las muestras examinadas. Cipselas (inmaduras) cilíndricas, 2-3 mm de largo, glabras; carpopodio anuliforme, asimétrico, incompleto, lobulado. Pappus plumoso, de unos 10 mm de largo.



Fig. 41 *Hypochoeris sessiliflora*, cipsela inmadura. Páramo Piedras Blancas. 2700-4900 msnm. *Benardi* 272 (MER). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

### 3. SONCHUS L.

Cipselas obovado-oblongas o lineales, algo planas longitudinalmente, atenuadas en la base y en el ápice, rojizas a marrón oscuras, transversalmente rugosas o tuberculadas, con 10-20 costillas, 3-3,5 mm de largo, glabras, rostradas o no; carpopodio ausente. Pappus uniseriado, de numerosas cerdas capilares, delgadas, escábridas, blancas, caducas o persistentes.

***Sonchus oleraceus* L.**

*Carduus amplexicaulis* Noronha

*Sonchus gracilis* Sennen

Cipselas estrechamente obovadas, ligeramente incurvadas, planas longitudinalmente, 3-3,5 x 0,3-0,5 mm; rugosas, con dos surcos delgados en cada lado, denticuladas transversalmente; carpopodio ausente. Pappus uniseriado, de numerosas cerdas capilares persistentes y sedosas, blancas, de 6-9 mm de largo, y unas pocas cerdas estrigulosas deciduas.



Fig. 42 *Sonchus oleraceus*. Páramo Apartaderos. 350-3400 msnm. Introducida. Foto: Walters 2011; modificada.

TRIBU V. COREOPSIDEAE (Less.) Lindl.  
CLAVE PARA LOS GÉNEROS

1. Cipselas heteromorfas, lisas, las más externas ligeramente bialadas; carpopodio inconspicuo. . . . .  
.....**HETEROSPERMA** (Pág. 38)  
1'. Cipselas isomorfas, estriadas; carpopodio asimétrico. . . . .**BIDENS** (Pág. 36)

**1. BIDENS L.**

Cipselas oblongas o fusiformes a lineales u obovoides, planas longitudinalmente, estriadas, negras o marrón oscuro; glabras o cortamente pubescentes a lo largo de los ángulos, a veces tuberculadas, tricomas de los márgenes usualmente retrorsos; carpopodio asimétrico. Papus de 1-8 aristas uncinadas, cortas, rígidas, persistentes, barbeladas o ciliadas, usualmente retrorsas; en algunos casos reducido a una corona pequeña o completamente nulo.

***Bidens pilosa* L.**

Cipselas lineales, ligeramente planas longitudinalmente, 4-16 x 1 mm, glabras, híspidas cerca del ápice; carpopodio asimétrico, oblicuo, estraminoso, puberulento. Papus constituido por 2-4 aristas barbadas de unos 2-4 mm de largo, con tricomas retrorsos, rígidos y estrigosos.



Fig. 43 *Bidens pilosa*, detalles del papus y el carpopodio. Apartaderos. 0-3300 msnm. Foto: EoL, modificada. Dibujo: Smithsonian National Museum of Natural History 2017; modificado.

***Bidens reptans* (L.) Don**

*Bidens coreopsidis* DC.

*Coreopsis reptans* L.

Cipselas lineales, planas longitudinalmente, 8-16 x 0,5 mm; conspicuamente hirsutociliadas en los márgenes, en los ángulos y en el ápice; carpopodio asimétrico, en forma de copa. Papus de 2 aristas erectas de 2-4 mm de largo, con tricomas retrorsos y estrigosos.

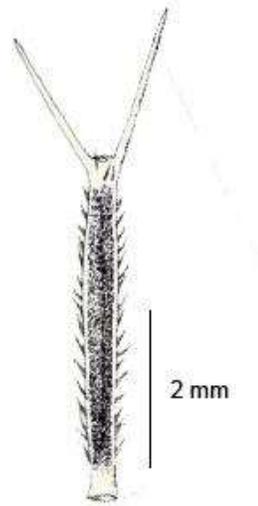


Fig. 44 *Bidens reptans*. Torondoy. 400-3000 msnm. Dibujo: BHL; modificado.

***Bidens rubifolia* Kunth**

Cipselas lineales, planas longitudinalmente, 4-angulosas, 5,5-21 x 0,7-1,2 mm; angulo-hispidulosas con tricomas antrorsos; carpopodio asimétrico. Pappus de 2 aristas, raras veces 3, de 3,5-5,5 mm de largo.



Fig. 45 *Bidens rubifolia*. Páramo Quirorá. 1000-4000 msnm. Briceño B., Bencomo E., Hernández R. 4550 (LF). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

***Bidens triplinervia* Kunth**

*Bidens triplinervia* f. *exaristata* I.C.Chung

*Bidens humilis* Kunth

Cipselas dimorfas; las del radio ligeramente curvadas, 3,5 x 0,5 mm; las del disco lineales a fusiformes, planas longitudinalmente, 5,5-9 x 0,5 mm; con 3 surcos principales profundos, glabras o minuta y escasamente hirsutas en el ápice; carpopodio asimétrico, aplanado, amarillento. Pappus de aristas cortas con tricomas retrorsos amarillos, de 1-2 mm de largo.



Fig. 46 *Bidens triplinervia*. Páramo Santo Domingo. 1900-4200 msnm. Briceño B., Balza H. 2859 (LF). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

Especies excluidas:

***Bidens prunifolia*** Kunth; Páramo Santo Domingo, 2200-4500 msnm. ***Bidens tener*** O.E.Schulz; *Bidens tener* var. *typica* Sherff; Mérida, 1900-4200 msnm.

## 2. HETEROSPERMA Cav.

Cipselas planas longitudinalmente, cóncavas hacia el interior, todas o sólo las más externas con los márgenes más o menos alados; carpodidio inconspicuo. Papus constituido por 2 aristas con tricomas retrorsos; en algunos casos, ausente en las cipselas del radio, o ausente tanto en las del radio como en las del disco.

***Heterosperma pinnatum*** Cav.

Cipselas planas longitudinalmente, dimorfas; las del radio aladas, escábridas en los bordes; las del disco angostas y alargadas. Papus de 2 aristas con pequeños dientes retrorsos.



Fig. 47 *Heterosperma pinnatum*. Mucurubá. 1000-2800 msnm. Foto: Guzmán-Gómez 2016; modificada.

**TRIBU VI. EUPATORIEAE Cass.**  
**CLAVE PARA LOS GÉNEROS**

- 1. Pappus escamoso o aristado. . . . . 2
  - 2. Sólo de escamas. . . . . 3
    - 3. Escamas del pappus setosas. Cipselas 5-angulosas, escábridas. . . . . **AGERATUM** (Pág. 44)
    - 3'. Escamas del pappus laciniadas, con borde irregular. Cipselas 5-angulosas o 5-costadas, pilosas. . . . . **OXYLOBUS** (Pág. 50)
  - 2'. De cerdas, aristas y/o escamas . . . . . 4
    - 4. Isomorfo o heteromorfo. Cipselas 5-costadas, glabras o hispídas. . . . . **STEVIA** (Pág. 50)
    - 4'. De unas pocas aristas cortas y glandulosas apicalmente. Cipselas 3-5 angulosas o costadas, tuberculadas. . . . . **ADENOSTEMMA** (Pág. 39)
- 1'. Pappus cerdoso. . . . . 5
  - 5. Cipselas glabras o pilosas, no glandulosas. . . . . 6
    - 6. Cipselas 5-costadas, ciliadas en las costillas; carpopodio asimétrico. Pappus de cerdas plumosas. . . . . **TRICHOGONIA** (Pág. 53)
    - 6'. Cipselas 5-8-costadas, escábridas en las costillas; carpopodio simétrico. Pappus de cerdas barbeladas. . . . . **FLEISCHMANNIA** (Pág. 48)
  - 5'. Cipselas glandulosas, papilosas o tuberculadas. . . . . 7
    - 7. Cipselas glandulosas y glabras. . . . . 8
      - 8. Carpopodio cilíndrico. . . . . 9
        - 9. Cipselas 5-costadas, densamente glandulosas. Pappus uniseriado, de cerdas escábridas. . . . . **BADILLOA** (Pág. 45)
        - 9'. Cipselas 4-10-costadas, algunas veces glandulosas, usualmente glabras o puberulentas. Pappus uni o biseriado, de cerdas barbeladas. . . . . **MIKANNIA** (Pág. 49)
      - 8'. Carpopodio anuliforme. . . . . 10
        - 10. Cipselas tuberculadas, glabras, 4-5-costadas, de color marrón. . . . . **HEBECLINIUM** (Pág. 48)
        - 10'. Cipselas papilosas, glabras, planas longitudinalmente, ligeramente incurvadas, negras. . . . . **LOURTEIGIA** (Pág. 49)
    - 7'. Cipselas pubescentes, con o sin pelos glandulosas. . . . . 11
      - 11. Cipselas prismáticas. . . . . 12
        - 12. Cipselas 5-costadas, glandulosas o con tricomas glandulares; carpopodio oblicuo. . . . . **AUSTROEUPATORIUM** (Pág. 44)
        - 12'. Cipselas 3-5-costadas, pubescentes en las costillas, con pelos glandulares y no glandulares; carpopodio cilíndrico. . . . . **CHROMOLAENA** (Pág. 45)
      - 11'. Cipselas fusiformes. . . . . 13
        - 13. Cipselas 4-6-costadas, setulíferas, pubescentes y/o glandulosas. Pappus de cerdas escábridas, barbeladas o capilares. . . . . **AGERATINA** (Pág. 40)
        - 13'. Cipselas 5-costadas, constrictas apicalmente, con tricomas glandulares. Pappus de cerdas escábridas. . . . . **CRITONIELLA** (Pág. 47)

**1. ADENOSTEMMA Forst.**

Cipselas ligeramente curvadas, 3-anguladas o 5-costadas, menudamente tuberculadas; con carpopodio asimétrico, nudiforme. Pappus uniseriado, de 3-5 aristas cortas y teretes, con la parte superior ensanchada y glandulosa, persistentes.

***Adenostemma platyphyllum* Cass.**

Cipselas oblicuas hacia la cara interna, 2-2,5 x 0,5-0,7 mm, glandulíferas; carpopodio oblicuo hacia el lado interno, dirigido hacia los hoyos del receptáculo. Pappus de 3 aristas glutiníferas.

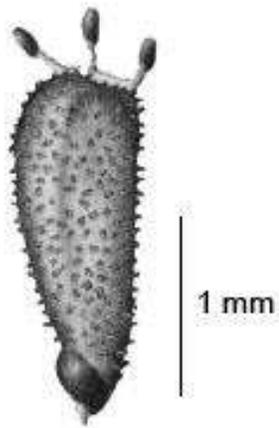


Fig. 48 *Adenostemma platyphyllum*. Mérida. 1000-2800 msnm. Dibujo: Revista Tropicós; modificado.

***Adenostemma verbesina* (L.) Sch.Bip.**

*Cotula verbesina* L.

Cipselas en forma de clavo corto, 2-3 x 0,3 mm; glandular-estipitadas, tuberculadas o verrucosas. Papus de 3-4 aristas de 0,5-1 mm de largo, ensanchadas y glandulosas en el ápice, engrosadas en el medio.

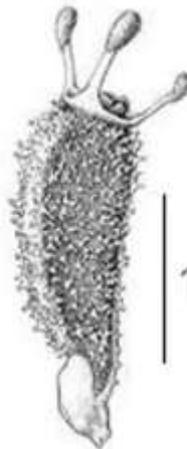


Fig. 49 *Adenostemma verbesina*. Santo Domingo. 1000-2800 msnm. Dibujo: EoL; modificado.

**2. AGERATINA Spach.**

Cipselas prismáticas a fusiformes, generalmente 5-costadas, glandulosas y/o pilosas, rara vez glabras; carpodidio simétrico, cilíndrico. Papus uniseriado, de 5-40 cerdas escábridas, barbeladas o capilares, generalmente deciduas.

***Ageratina aracaensis* Badillo**

Cipselas obovadas a fusiformes, 1,5-3,5 x 0,2-0,5 mm, hispidulosas en los ángulos; carpodidio cilíndrico, alargado. Papus uniseriado, de numerosas cerdas finas, barbeladas, de 3,5 mm de largo, caducas.

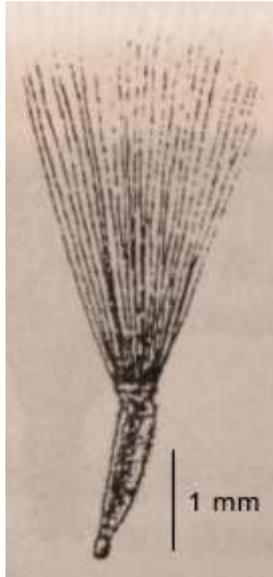


Fig. 50 *Ageratina aracaiensis*. Cuenca del río Aracay, afluente del Santo Domingo, arriba de Las Piedras, 2550 2700 msnm. Ruiz-Terán L., López-Figueiras H., López-Palacios S. 8259 (MY). Dibujo: Badillo 2000, modificado.

***Ageratina dorri*** Badillo

Cipselas obovoide-oblongas, 5-angulares, 2-2,5 x 1 mm, hispidulosas en los ángulos; carpodidio anuliforme, simétrico, completo. Pappus uniseriado, de numerosas setas escábridas, de 5,5 mm de largo.



Fig. 51 *Ageratina dorri*. San José de Acequias, 1000-2750 msnm. Dorr J. et Barnett L.C. 67896 (MY). Dibujo: Badillo 2000, modificado.

***Ageratina jahnii*** (B.L.Rob.) R.M.King & H.Rob

*Eupatorium jahnii* B.L.Rob.

*Ageratina stevioides* (Steyerm.) R.M.King & H.Rob.

Cipselas obovoide-oblongas, estriadas a ligeramente costadas, 3,5 x 0,6 mm; cortamente pilosas principalmente en las costillas; carpodidio anuliforme, simétrico, completo. Pappus de numerosas cerdas cremosas, barbadas, de 6 mm de largo.



Fig. 52 *Ageratina jahnii*. Páramo Quirorá. 1000-4000 msnm. Briceño B., Bencomo E., Quevedo J. 4714 (LF). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

***Ageratina paramensis*** (Aristeg.) R.M.King & H.Rob.

*Eupatorium paramense* Aristeg.

Cipselas obovoide-oblongas, estriadas a ligeramente costadas, 2,7 x 0,6 mm; escasa y minutamente pilosas, principalmente en las costillas; carpodidio anuliforme, simétrico, completo. Pappus de numerosas cerdas cremosas, barbadas, de 4,5 mm de largo.



Fig. 53 *Ageratina paramensis*. Páramo La Aguada. 2700-3580 msnm. Briceño B., Balza H. 3056 (LF). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

***Ageratina pichinchensis*** (Kunth) R.M.King & H.Rob.

*Ageratina articulata* (Sch.Bip. ex Hieron.) R.M.King & H.Rob.

*Eupatorium articulatum* Sch.Bip. ex Hieron.

Cipselas obovoide-oblongas, estriadas a ligeramente costadas, 2-2,5 x 0,5 mm; papilosas en los lados, pilosas en las costillas; carpodidio anuliforme, simétrico, completo. Pappus de numerosas cerdas cremosas, barbadas, de 5 mm de largo.



Fig. 54 *Ageratina pichinchensis*. Laguna Negra, Laguna Mucubají. 1000-4000 msnm. Briceño B., Balza H. 2644 (LF). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

***Ageratina theaeifolia*** (Benth.) R.M.King & H.Rob.  
*Eupatorium theaeifolium* Benth.

Cipselas oblongas, estriadas a ligeramente costadas, 2 x 0,3 mm; glabras, papilosas; carpodidio anuliforme, simétrico, completo. Pappus de numerosas cerdas blanco-cremosas, barbadas, de 4 mm de largo.



Fig. 55 *Ageratina theaeifolia*. Páramo San José. 2500-4100 msnm. Briceño B., Dulhoste R., Silva C. 5377 (LF). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

Especies excluidas:

***Ageratina aristeguietii*** R.M.King & H.Rob; Laguna Negra, 3200-4025 msnm; endémica. ***Ageratina gracilis*** (Kunth) R.M.King & H.Rob; *Eupatorium gracile* Kunth; Mérida, 2050-4050 msnm. ***Ageratina neriifolia*** (B.L.Rob.) R.M.King & H.Rob.; *Eupatorium neriifolium* B.L.Rob.; Mérida, 900-4000 msnm.

### 3. AGERATUM L.

Cipselas obovoide-oblongas, de 1-3 mm de largo, 5-costadas, pilosas; carpopodio conspicuo. Pappus uniseriado, de 5-6 escamas libres, setosas, laciniadas, con borde irregular.

#### ***Ageratum conyzoides*** L.

Cipselas obovoide-oblongas, raramente cilíndricas, 5-costadas, 1-2 x 0,2-0,5 mm, glabras o con tricomas simples, hirsutas en las costillas; carpopodio asimétrico, oblicuo. Pappus constituido por 5 escamas oblongas, membranáceas, parduzcas a marrón-rojizas, de 1,5-3 mm de largo, libres desde la base, algunas con setas escábridas en la base.

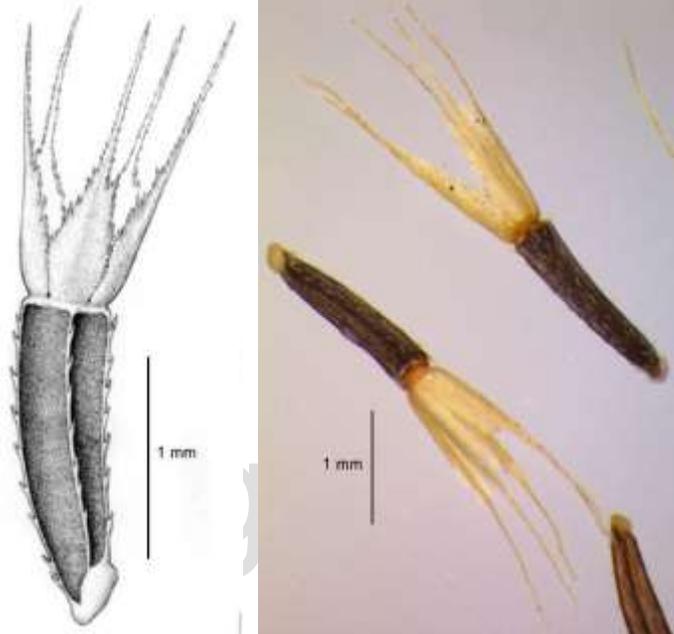


Fig. 56 *Ageratum conyzoides*. Apartaderos-Pico El Águila. 15-3600 msnm. Introducida. Dibujo: Lambeth 2019; modificado. Foto: Lucid Key Server 2019; modificada.

### 4. AUSTROEUPATORIUM King & Rob.

Cipselas 5-costadas, escasamente pilosas a glandulosas; carpopodio oblicuo. Pappus de numerosas cerdas barbeladas.

#### ***Austroeupatorium inulifolium*** (Kunth) R.M.King & H.Rob.

##### *Eupatorium inulifolium* Kunth

Cipselas obovoides, 5-costadas, 1,5-2 x 0,3-0,6 mm, glandulares o con escasos tricomas glandulares principalmente en las costillas, raramente glabras; carpopodio oblicuo. Pappus de cerdas barbeladas, de 3-5 mm de largo, blancas, persistentes.

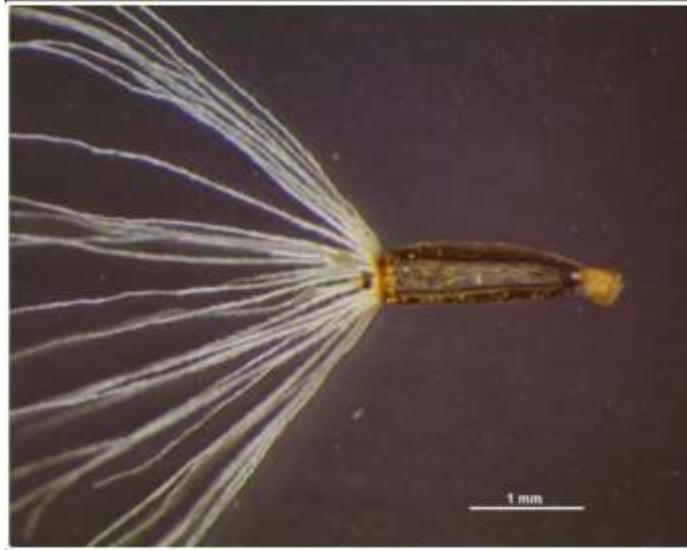


Fig. 57 *Austroeupatorium inulifolium*. Mérida. 0-2800 msnm. Foto: Lucid Key Server 2019.

### 5. BADILLOA King & Rob.

Cipselas oblongo-ovadas a prismáticas, de 2,5-3,5 mm de largo, esparcidamente papilosas o glabras, escasa a densamente glandulosas; carpopodio anuliforme o cilíndrico, simétrico. Pappus uniseriado, setiforme, de 30-40 cerdas escábridas, persistentes, blancas o rojizas.

***Badilloa venezuelensis*** (Badillo) King & Rob

*Eupatorium venezuelense* Badillo

*Eupatorium pinnangense* Badillo

Cipselas oblongo-ovadas, estriadas, 2 x 0,4 mm; papilosas; carpopodio anuliforme, simétrico, completo. Pappus de numerosas cerdas pardo-cremosas, barbadas, de 4 mm de largo.



Fig. 58 *Badilloa venezuelensis*, cipsela inmadura y detalle del carpopodio. Páramo Las Coloradas. 1000-3500 msnm. Morillo G. 3019 (MER). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

### 6. CHROMOLAENA DC.

Cipselas 3-5-costadas, pubescentes en las costillas, con tricomas glandulares y no glandulares; carpopodio simétrico, cortamente cilíndrico. Pappus uniseriado, de numerosas cerdas escábridas esbeltas, persistentes.

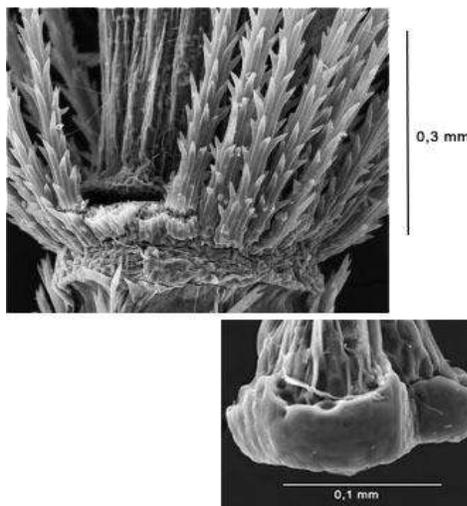


Fig. 59 Detalles del papus y el carpopodio de *Chromolaena tacotana*, característicos del género. Foto: Rodríguez-Cabeza y cols. 2014; modificada.

***Chromolaena laevigata*** (Lam.) King & Rob

*Eupatorium laevigatum* Lam.

*Eupatorium alternans* DC.

Cipselas estrechamente obovadas, 5-6-costadas, 2,5-4,5 x 0,4-0,9 mm, hirsutas en las costillas, glabras intercostalmente; carpopodio distintivo, cortamente cilíndrico. Pappus de numerosas cerdas ligeramente desiguales, blancas, de 4,2-5,8 mm de largo.



Fig. 60 *Chromolaena laevigata*, cabezuelas desnudas mostrando las cipselas (izq.); cipsela inmadura (der.). Mérida. 1000-2800 msnm. Foto: Rodríguez-Cabeza y cols. 2014. Dibujo: Instituto de Botánica Darwinion 2020; modificado.

***Chromolaena voglii*** (B.L.Rob.) H.Huber

*Eupatorium voglii* B.L.Rob.

Cipselas oblongo-obovoides a oblanceoladas, 4-costadas, 3,5-3,7 x 0,4 mm, con células imbricadas, glabras y negras intercostalmente, hirsutas y amarillas sobre las costillas; carpopodio anuliforme, simétrico, completo. Pappus uniseriado, de numerosas cerdas estrigosas, amarillas, de 5 mm de largo, persistentes.

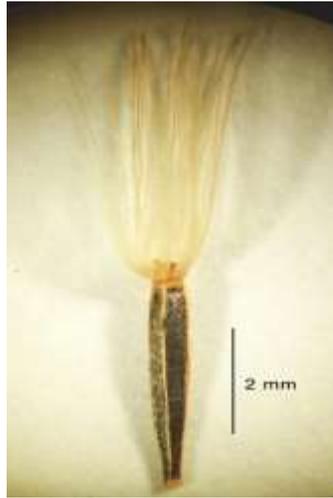


Fig. 61 *Chromolaena voglii*. Canaguá. 1000-2800 msnm. *Badillo* (MER). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

***Chromolaena persericea*** R.M.King & H.Rob.

Cipselas estrechamente obovadas, 3-4-costadas, 2,7-3 x 0,5 mm; setosas, de setas largas; carpopodio distintivo, cortamente cilíndrico; papus de numerosas cerdas de 2,8-3,3 mm de largo. Mérida, 2800-2900 msnm.

Especies excluidas:

***Chromolaena meridensis*** (B.L.Rob.) R.M.King & H.Rob., *Eupatorium meridense* B.L.Rob.; Chachopito, 1000-3300 msnm. ***Chromolaena molina*** (B.L.Rob.) R.M.King & H.Rob.; *Eupatorium molinum* B.L.Rob.; El Molino, 2000-2800 msnm. ***Chromolaena moritziana*** (Sch.Bip. ex Hieron.) R.M.King & H.Rob.; *Eupatorium moritzianum* Sch.Bip. ex Hieron.; El Molino, 1200-2700 msnm. ***Chromolaena ponsae*** Badillo; Páramo de Mariño, 1000-3100 msnm.

**7. CRITONIELLA King & Rob.**

Cipselas obovoides, 5-costadas, constrictas apicalmente, densamente pilosas, con tricomas glandulares; carpopodio angosto. Papus uniseriado, de numerosas cerdas escábridas.

***Critoniella vargasiana*** (DC.) King & Rob.

*Eupatorium vargasianum* DC.

Cipselas obovoides, 1,7 x 0,4 mm, estrigosas principalmente en el ápice; carpopodio simétrico, completo, bien desarrollado. Papus de numerosas cerdas escábridas, amarillo-cremosas, de 3 mm de largo.

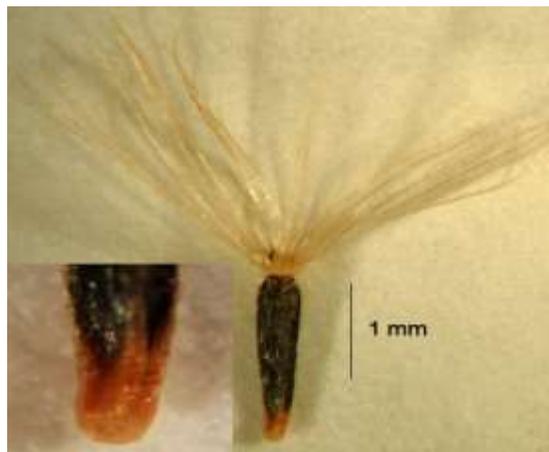


Fig. 62 *Critoniella vargasiana*, cipsela y detalle del carpopodio. La Loma de Paja-Torondoy, Páramo Tuñame (Edo. Trujillo). 1000-3000 msnm. *Ruiz-Terán L., López-Figueiras M. 2229* (MERF). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

## 8. FLEISCHMANNIA Sch.Bip.

Cipselas oblongo-obovoides, 1,5-2 mm de largo, 5-8-costadas, glabras o corta y espaciadamente pilosas, principalmente en las costillas; carpopodio simétrico, anuliforme. Papus de numerosas cerdas barbeladas, largas, persistentes o caedizas.

### *Fleischmannia acuminata* Badillo

Cipselas oblongo-obovoides, 5-costadas, 1,7-1,8 x 0,4-0,5 mm, minutamente pilosas en las costillas; carpopodio anuliforme, simétrico, completo. Papus de numerosas cerdas escábridas, cremosas, de 3 mm de largo.



Fig. 63 *Fleischmannia acuminata*. Quebrada La Honda, Sierra Nevada. 2400-2900 msnm. Ruiz-Terán L. 12108 (MERF). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

## 9. HEBECLINIUM DC.

Cipselas oblongo-obovoides, angostas interiormente, 1-3 mm de largo, 4-5-costadas, de color marrón, glabras, a veces setulosas o tuberculadas; carpopodio anuliforme, simétrico, completo. Papus uniseriado, de numerosas cerdas capilares escábridas y angostas, persistentes.

### *Hebeclinium torondoyense* (Badillo) King & Rob

*Eupatorium torondoyense* Badillo

Cipselas oblongo-obovoides, 5-costadas, 1,3 x 0,3 mm, tuberculadas; carpopodio anuliforme, simétrico, completo. Papus de numerosas cerdas cremosas, de 3,5 mm de largo.

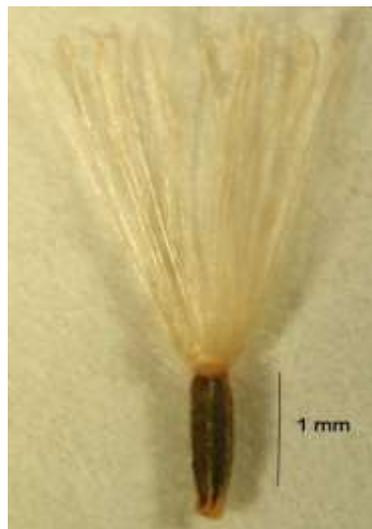


Fig. 64 *Hebeclinium torondoyense*. Canaguá-El Molino, La Carbonera. 1000-2800 msnm. Proctor G., Morillo G. 49091 (MERF). Foto: Mata-Bonilla-Juliris.

Especie excluida:

***Hebeclinium jajoense*** (Aristeg.) King & Rob; *Eupatorium jajoense* Aristeg.; Portachuelo vía Aricagua, 1000-2800 msnm.

#### 10. LOURTEIGIA King & Rob.

Cipselas oblongo-obovoides, 5-costadas, ligeramente incurvadas, fuertemente constrictas por debajo del papus, negras, glabras o escasamente setulíferas; carpopodio anuliforme, simétrico, ligeramente incurvado. Papus uniseriado, de numerosas cerdas escábridas, deciduas como un todo.

***Lourteigia stoechadifolia*** (L.f.) King & Rob

*Eupatorium stoechadifolium* L.f.

Cipselas oblongo-obovoides, planas longitudinalmente, 5-costadas, 1,5 x 0,6 mm, glabras; carpopodio coroniforme, asimétrico. Papus de numerosas cerdas cremosas, barbadas, de 3 mm de largo.



Fig. 65 *Lourteigia stoechadifolia*. Páramo Los Conejos. 1000-4100 msnm. Briceño B., Alvisu P.E., Vielma R. 3932 (LF). Foto: Mata-Bonilla-Juliris.

Especie excluida:

***Lourteigia fimbriata*** Badillo; Mérida, 2650-3000 msnm.

#### 11. MIKANNIA Willd.

Cipselas oblongo-obovoides, 4-10-anguladas, algunas veces glandulosas, usualmente glabras o puberulentas; carpopodio corto, cilíndrico, simétrico. Papus uni o biseriado, de numerosas cerdas capilares escábridas o retrobarbadas, más o menos del mismo alto que las corolas, libres o formando un estrecho anillo en la base, blanco-rojizo, persistente.

***Mikannia hookeriana*** DC.

Cipselas oblongo-obovoides, con venas engrosadas, 4-5-costadas, 3,5-4,0 x 0,6 mm, glabras o ligera y espaciadamente puberulentas; carpopodio en forma de copa. Papus generalmente uniseriado, de numerosas cerdas esbeltas, a veces angulares, castaño-cremosas.

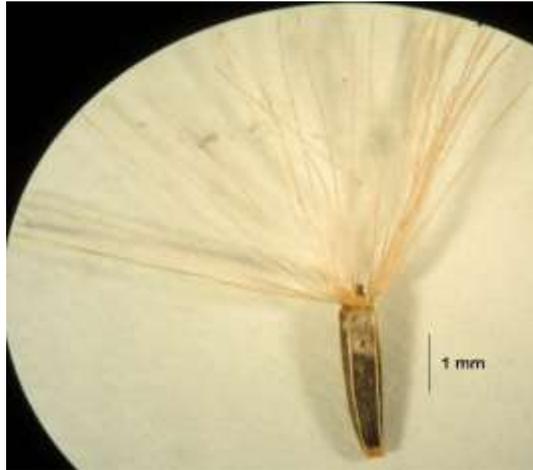


Fig. 66 *Mikannia hookeriana*. La Trampa-Casadero. 300-3400 msnm. Croat T.B. 12055 (MER). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

***Mikannia stuebeli*** Hieron.

Cipselas oblongas, estriadas, 2-3,2 x 0,4 mm, escasamente pilosas principalmente en el ápice; carpopodio en forma de copa. Pappus de numerosas cerdas pardo-amarillentas, barbadas, de 4 mm de largo.

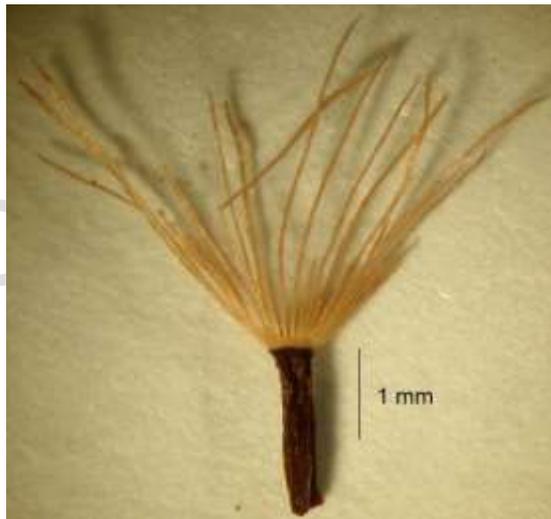


Fig. 67 *Mikannia stuebeli*. La Carbonera-Páramo El Tambor. 2200-3700 msnm. Ubierno P. 1020 (MER). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

Especies excluidas:

***Mikannia hastata*** (L.) Willd.; *Eupatorium hastatum* L.; Mérida, 0-3000 msnm. ***Mikannia nigropunctulata*** Hieron.; El Molino, 100-3000 msnm.

**12. OXYLOBUS (Mociño ex DC.) Gray**

Cipselas finas, obovoides, 5-costadas, negras, hirsutas en los ángulos, con tricomas no glandulares y base callosa; carpopodio simétrico, diferenciado. Pappus uniseriado, de 5-15 escamas cortas, desiguales, laciniadas, mucho más pequeñas que las cipselas, con el borde irregularmente partido, unidas en su base, persistentes.

***Oxylobus glanduliferus*** (Sch.Bip. ex Benth & Hook.f.) Gray

*Ageratum glanduliferum* Sch.Bip. ex Benth & Hook.f.

*Ageratum sordidum* Blake

Cipselas obovoides, negras, 3-3,5 x 1-1,5 mm, corta y espaciadamente pilosas a hirsutas principalmente sobre los ángulos; carpodidio alargado, cupuliforme. Pappus formado por unas 5 escamas laceradas en los márgenes y más o menos connadas en la base, de 0,7-1,5 mm de largo.

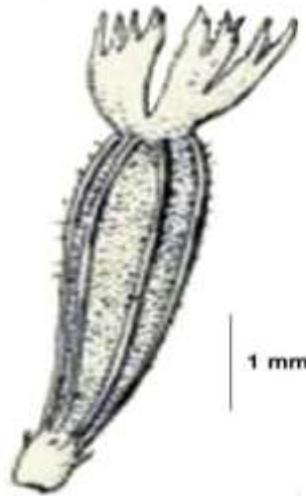


Fig. 68 *Oxylobus glanduliferus*. Páramo Piedras Blancas. 3000-4300 msnm. Dibujo: BHL; modificado.

### 13. STEVIA Cav.

Cipselas angostamente fusiformes, cilíndricas a lineales, 4-5-costadas, de 3-4 mm de largo, glabras o hispidas principalmente en las costillas y/o glandulares; carpodidio cilíndrico, corto a ligeramente asimétrico. Pappus uniseriado, isomorfo o heteromorfo, con al menos una corona libre de escamas unidas, y con cerdas largas, persistente, frecuentemente variable en un mismo capítulo. En algunas especies se observa una variación en el pappus de las cipselas heteromorfas de una misma cabezuela (adelfocarpos e idiocarpos).

***Stevia lucida*** Lag.

*Stevia coriacea* Lag.

*Stevia glutinosa* Kunth

Cipselas cilíndricas a lineales, 3,5-5,5 x 1 mm; hispidas, raramente con algunas glándulas; carpodidio cilíndrico. Pappus constituido por una corona reducida con escamas unidas o separadas, enteras o dentadas, de 0,2 mm de alto; sin aristas.

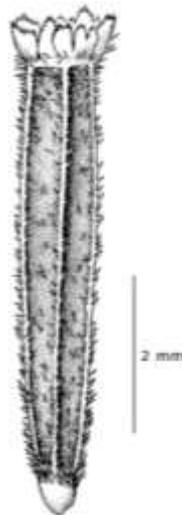


Fig. 69 *Stevia lucida*. Páramo La Negra. 1000-4000 msnm. Dibujo: Lambeth 2019; modificado.

***Stevia ovata*** Willd.

*Stevia elongata* Kunth

*Stevia rhombifolia* var. *uniaristata* (DC.) Sch.Bip.

Cipselas isomorfas o heteromorfas, oblongo-obovoides a lineares, 3-4 x 0,7-1 mm, costadas; hispidulosas, glabrescentes o hirsutas a lo largo de las costillas; carpopodio corto, cilíndrico. Pappus de los adelfocarpos constituido por 1-3 aristas barbeladas, basalmente aladas, de 3,5-5 mm de largo y una corona de escamas separadas o unidas, 0,3-0,4 mm de largo subenteras o dentadas; el de los idiocarpos de escamas libres o coroniforme, 0,2-1,0 mm de largo, o bien isomorfo, de escamas libres o coroniforme.

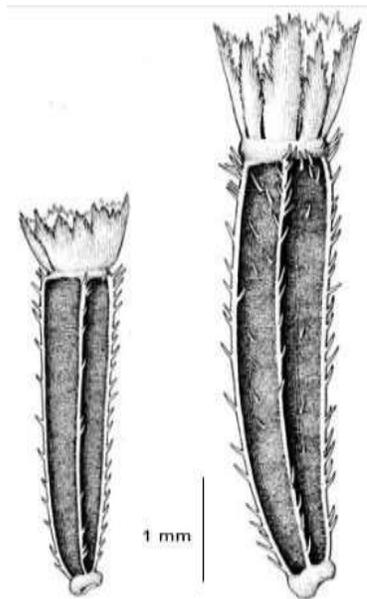


Fig. 70 *Stevia ovata*. Páramo La Culata. 1000-3700 msnm. Dibujo: Lambeth 2019; modificado.

***Stevia triflora* DC.**

*Stevia rhombifolia* Kunth

*Stevia compacta* Benth.

Cipselas isomorfas, oblongo-obovoides, 2,5 x 0,5 mm; esparcidamente hispidulosas; carpopodio corto cilíndrico. Pappus coroniforme, de 0,2-0,3 mm de largo.

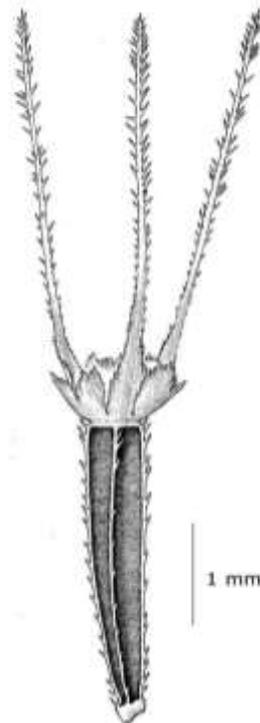


Fig. 71 *Stevia triflora*. Mérida. 3800-4100 msnm. Dibujo: Lambeth 2019; modificado.

Especies excluidas:

***Stevia caracasana*** DC.; *Stevia elliptica* Hook. & Arn.; Páramo Santo Domingo, 1000-3600 msnm. ***Stevia elatior*** Kunth; *Stevia dissoluta* Schldl.; Páramo La Culata, 1600-3600 msnm. ***Stevia incognita*** Grashoff.; Mérida, 1000-3400 msnm. ***Stevia lehmannii*** Hieron.; Mérida, 1000-2800 msnm. ***Stevia serrata*** Cav.; *Stevia canescens* Kunth; Páramo El Zumbador, 1000-3550 msnm.

#### 14. TRICHOGONIA Gardner

Cipselas oblanceoladas, de 3-4 mm de largo, 5-costadas, frecuentemente ciliadas o setulosas en las costillas; carpodidio asimétrico, incompleto. Papus uniseriado, de abundantes setas plumosas y alargadas, iguales, persistentes, de 3-4 mm de largo.

***Trichogonia salviifolia*** Gardner

*Trichogonia rhadinocarpa* B.L.Rob.

*Trichogonia alba* Badillo

Cipselas lanceoladas a oblanceoladas, 4-costadas, 3-3,5 x 0,5 mm, minutamente setulosas; carpodidio asimétrico, incompleto, poco desarrollado. Papus de numerosas cerdas amarillo-cremosas, setosas, de 3 mm de largo.



Fig. 72 *Trichogonia salviifolia*. La Culata. 700-3650 msnm. Foto: Mata-Bonilla Juliris.

#### TRIBU VII. GNAPHALIEAE Cass. ex Lecoq. & Juillet

##### CLAVE PARA LOS GÉNEROS

- 1. Pappus persistente. . . . . **CHEVREULIA** (Pág. 55)
- 1'. Pappus caedizo. . . . . 2
  - 2. Cerdas individualmente deciduas. . . . . 3
    - 3. Cipselas papilosas, estriadas. . . . . **ACHYROCLINE** (Pág. 54)
    - 3'. Cipselas con tricomas clavados y cortos. . . . . **GNAPHALIUM** (Pág. 55)
  - 2'. Cerdas deciduas como un todo. . . . . 4
    - 4. Cipselas con tricomas raramente elongados o ausentes, globosos . . . . . **MNIODES** (Pág. 60)
    - 4'. Cipselas con tricomas cortos, globosos o dobles . . . . . 5
      - 5. Cerdas del pappus barbeladas, del mismo largo que las corolas . . . . . **BELLOA** (Pág. 57)
      - 5'. Cerdas del pappus escábridas, retrobarbadas. . . . . **GAMOCHAETA** (Pág. 58)

### 1. ACHYROCLINE Less.

Cipselas obovado-oblongas, fusiformes a oblongas, más o menos planas longitudinalmente, finamente estriadas, generalmente glabras, papilosas con células imbricadas; carpopodio ausente. Pappus uniseriado, de numerosas cerdas deciduas individualmente, largas y escábridas, basalmente ligadas por cilios, apicalmente redondeadas.

***Achyrocline flaccida*** (Weinm.) DC.

*Gnaphalium flaccidum* Weinm.

Cipselas ovado-elipsoidales, 0,3-0,8 x 0,6-0,8 mm; escasa y minutamente papilosas. Pappus de numerosas cerdas escábridas, libres desde la base, blancas, de 3-3,5 mm de largo, caedizas.

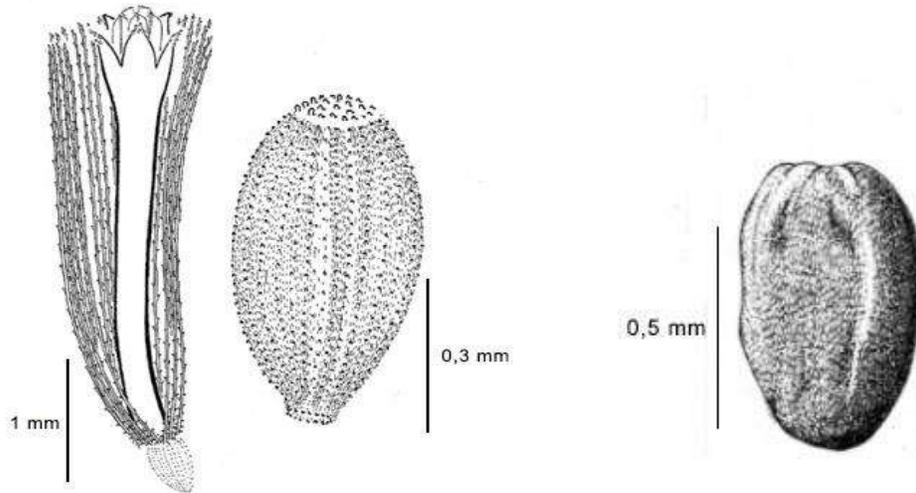


Fig. 73 *Achyrocline flaccida*. El Cupis. 1500-3600 msnm. Dibujos: Paz-Deble 2007 (izq.); Giangulani 1976 (der.); modificado.

***Achyrocline satureioides*** (Lam.) DC.

*Gnaphalium satureioides* Lam.

Cipselas ovado-elipsoidales, ligeramente angulosas, 0,5-1 x 0,8 mm, escasa y minutamente papilosas, glabras. Pappus de numerosas cerdas escábridas, libres desde la base, blanco-rosadas, de 3-4,5 mm de largo.

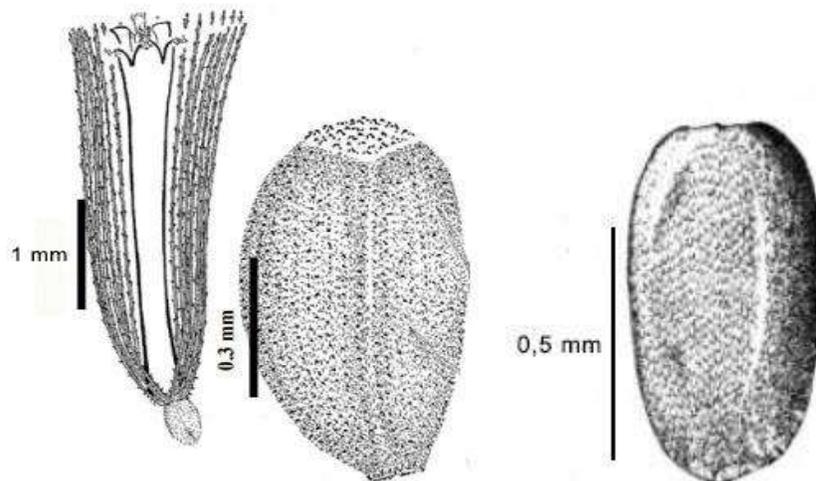


Fig. 74 *Achyrocline satureioides*. Páramo Piñango. 1000-3340 msnm. Dibujos: Paz-Deble 2007 (izq.); Giangulani 1976 (der.); modificados.

Especies excluidas:

***Achyrocline celosioides*** (Kunth) DC.; *Gnaphalium celosioides* Kunt; La Aguada, 2100-3500 msnm.

***Achyrocline crassiceps*** S.F.Blake; Mérida, 2850-3300 msnm. ***Achyrocline gaudens*** Badillo &

González-Sánchez; San José, 1400-3000 msnm; endémica para Venezuela. ***Achyrocline lehmannii*** Hieron.; Mérida, 1700-4300 msnm. ***Achyrocline ramosissima*** Britton; *Achyrocline ramosissima* Britton ex Rusby; Laguna La Coromoto, 2000-4000 msnm. ***Achyrocline scandens*** Badillo; Mérida, 2200-3600 msnm.

## 2. CHEVREULIA Cass.

Cipselas fusiformes, planas longitudinalmente, rostradas, con un rostro 2-3 veces más largo que el cuerpo, pilosas, con tricomas clavados. Papus uniseriado, de numerosas cerdas setosas, lisas o apenas escábridas, del mismo largo de las corolas, basalmente unidas formando un anillo.

***Chevreulia acuminata*** Less.

*Xeranthemum cespitosum* De Petit-Thouars

Cipselas fusiformes, 2-2,2 x 0,3-0,8 mm, planas longitudinalmente, granulosas a espaciadamente pilosas, con tricomas clavados, rostradas, con un rostro de 2-4 mm de largo; carpodidio anuliforme, poco desarrollado. Papus uniseriado, de numerosas cerdas capilares a barbeladas, sedosas, de 4 mm de largo, basalmente connadas, persistentes.

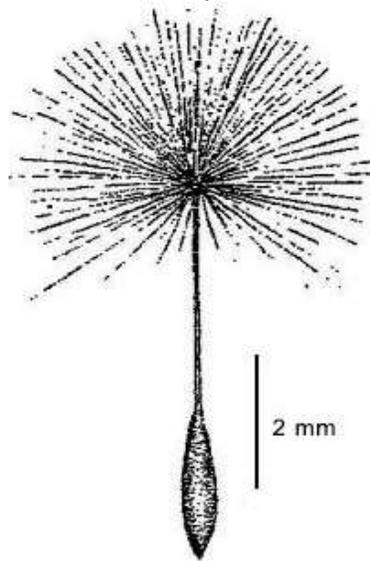


Fig. 75 *Chevreulia acuminata*. Páramo de Mucubají. 2800-3400 msnm. Badillo (VEN). Dibujo: Novara y Freire, 2011; modificado. Foto: Mata-Bonilla Juliris.

## 3. GNAPHALIUM L.

Cipselas oblongas a elipsoidales, más o menos planas longitudinalmente, glabras o papilosas, raras veces glandulosas, con tricomas cortos clavados; carpodidio ausente. Papus uni o biseriado, de numerosas cerdas capilares, escábridas a retrobarbadas, apicalmente subclavadas, libres en su base, individualmente deciduas.

***Gnaphalium dombeyanum*** DC.

*Pseudognaphalium dombeyanum* (DC.) Anderb.

Cipselas oblongas a elipsoides. Papus de numerosas cerdas caedizas.

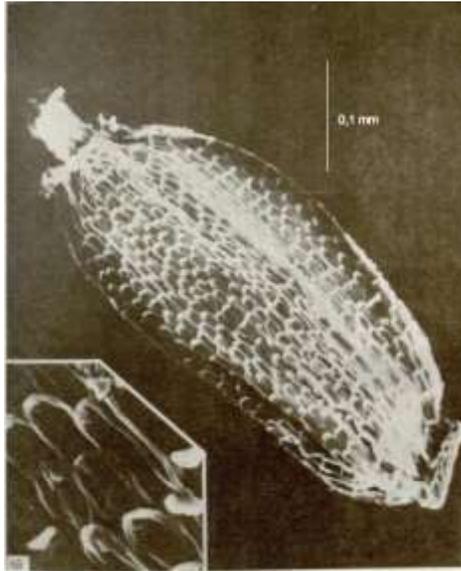


Fig. 76 *Gnaphalium dombeyanum*. Laguna de Mucubají. 1000-4400 msnm. Foto: Dillon y Sagástegui 1991; modificada.

***Gnaphalium domingense* Lam.**

*Pseudognaphalium domingense* (Lam.) Anderb.

Cipselas oblongas a elipsoides, 0,8-1 x 0,3 mm, glabras, arrugadas o estriadas, con (0)-3-5 nervios; carpodio distinto, pálido, oblicuo. Papus de numerosas cerdas blancas aplanadas y basalmente estrigosas, de 3,5-4 mm de largo, caedizas individualmente o en pequeños grupos.

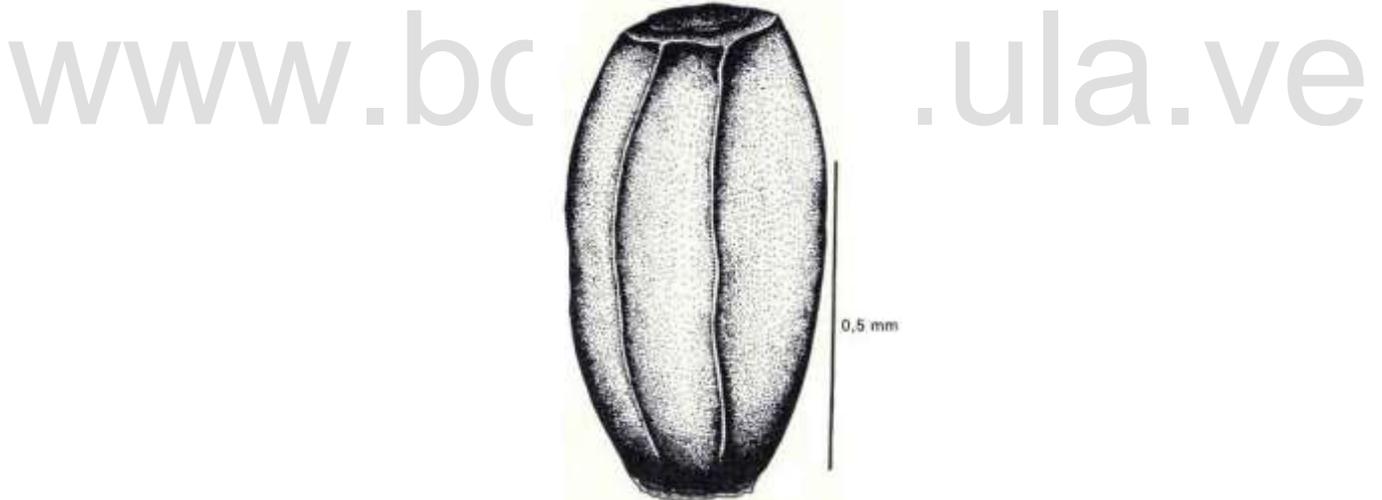


Fig. 77 *Gnaphalium domingense*. La Venta, Chachopo. 1000-4100 msnm. Dibujo: BHL; modificado.

***Gnaphalium gaudichaudianum* DC.**

Cipselas oblongas, elipsoides a fusiformes, 1-1,3 x 0,5-0,6 mm, glabras a papilosas; carpodio inconspicuo. Papus de numerosas cerdas blancas, libres entre sí, de 3 mm de largo, caducas.

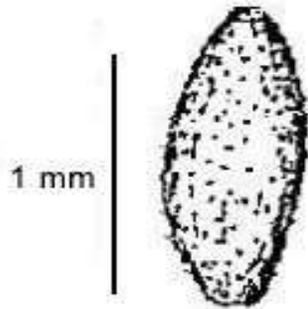


Fig. 78 *Gnaphalium gaudichadianum*. Páramo Piedras Blancas, 1200-4200 msnm. Dibujo: Novara y Freire, 2011; modificado.

***Gnaphalium pensylvanicum* Willd.**

*Gamochoeta pensylvanica* (Willd.) Cabrera

Cipselas oblongas, elipsoides a fusiformes, papilosos, de 0,4-0,5 mm largo. Pelos del papus soldados en la base y deciduos en conjunto.

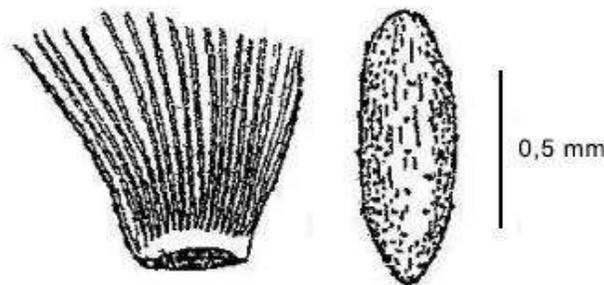


Fig. 79 *Gnaphalium pensylvanicum*. Mérida. 3500-3600 msnm. Dibujo: Novara y Freire 2011; modificado.

Especies excluidas:

***Gnaphalium antennarioides*** DC.; Páramo Santo Domingo, 2800-4325 msnm. ***Gnaphalium caeruleocanum*** Steyermark; Sierra Nevada, 1000-3850 msnm. ***Gnaphalium meridanum*** Aristeg.; Páramo Mucuchíes, 2500-4500 msnm. ***Gnaphalium moritzianum*** (Klatt) Aristeg.; *Achyrocline moritziana* Klatt; Páramo Piedras Blancas, 2300-4000 msnm.

#### 4. GRUPO LUCILIA

Se trata de un grupo parafilético propuesto por primera vez por Merxmüller y col. (1977) y modificado por Freire y col. (2014) basándose en el análisis de ADN y caracteres morfológicos. Se caracteriza por tener un papus de aristas caedizas unidas en su base a través de cilios, e incluye los géneros *Belloa*, *Antennaria*, *Chionolaena*, *Gamochoeta*, *Loricaria*, *Micropis*, *Mniodes* y *Stuckertiella*, de los cuales sólo 3 se encuentran en los páramos de Mérida (*Belloa*, *Gamochoeta* y *Mniodes*), y son presentados a continuación.

##### 4.1 BELLOA J.Rémy

Cipselas elipsoides, oblongas, obovadas a fusiformes, generalmente de 1-1,5 mm de largo, con tricomas gemelos globosos con apariencia glandulosa, o elongados. Pappus de cerdas barbeladas, unidas en la base.

***Belloa kunthiana*** (DC.) Anderb. y S.E. Freire

*Conyza kunthiana* DC.

*Lucilia kunthiana* (DC.) Zardini

Cipselas obovadas a elipsoides, seríceas, con tricomas elongados y apicalmente bifurcados; carpodidio anuliforme, reducido. Pappus de numerosas cerdas escábridas a barbeladas, fusionadas en la base y deciduas como un todo.

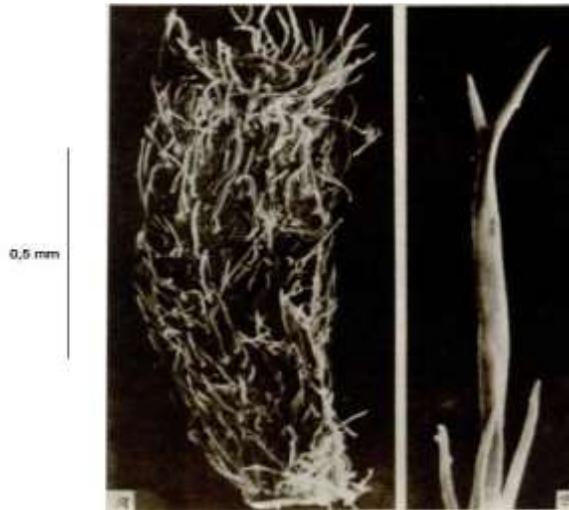


Fig. 80 *Belloa kunthiana*. Páramo Piedras Blancas. 3400-4540 msnm. Endémica. Foto: Dillon y Sagástegui-Alva 1991; modificada.

***Belloa wurdackiana* Badillo**

Cipselas cilíndricas a fusiformes, 0,4-0,5 x 0,2 mm, con tricomas cortos, dobles, glandulosos o globosos. Papus de cerdas tan largas como las corolas, unidas en la base.

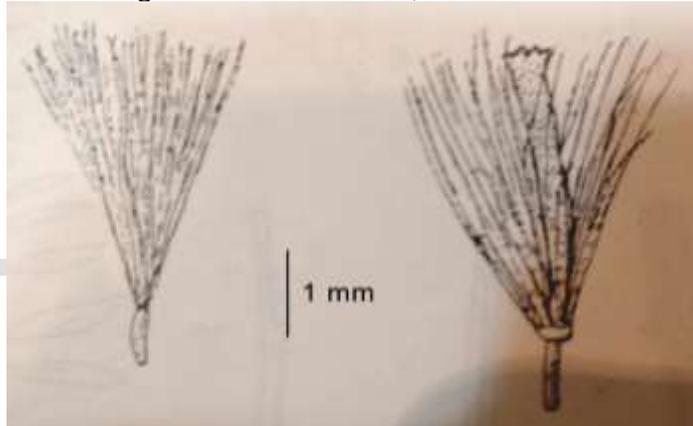


Fig. 81 *Belloa wurdackiana*. Páramo Las Coloradas, saliendo de Estanquez. 2400 msnm. Benítez de Rojas y col. 4423 (MY). Dibujo: Badillo 1996, modificado.

**4.2 GAMOCHAETA Wedd.**

Cipselas oblongas, obovoides a elipsoides, pilosas, con tricomas cortos, usualmente globosos, o dobles y clavados, raramente glabras; carpodidio inconspicuo o ausente. Papus de cerdas escábridas, retrobarbadas, basalmente connado-ciliadas, apicalmente agudas, deciduas como un todo.

***Gamochaeta americana* (Mill.) Wedd.**

*Gnaphalium americanum* Mill.

*Gnaphalium purpureum* var. *americanum* (Mill.) Klatt

Cipselas fusiformes a elipsoides, a veces ligeramente planas longitudinalmente, débilmente 1-4-costadas, de 0,5-1 mm de largo, pilosas, con tricomas cortos dobles y globosos; carpodidio pobremente diferenciado. Papus de numerosas cerdas capilares blancas, esbeltas, basalmente estrigosas y unidas, deciduas en conjunto, aciculares o expandidas en las puntas, de 2-3 mm de largo.

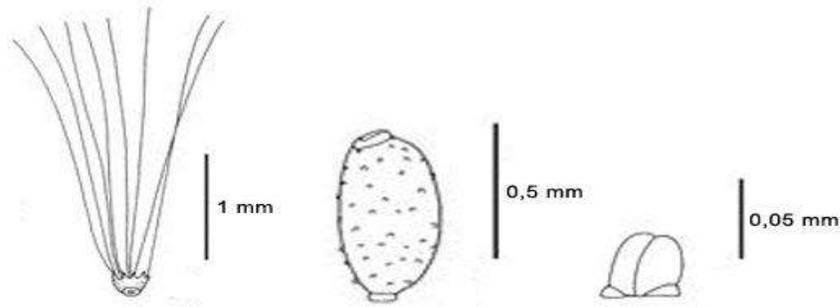


Fig. 82 *Gamochaeta americana*, detalles del pappus, cipsela y tricoma de la cipsela. Páramo La Negra. 500-4325 msnm. Dibujo: Freire y col. 2016; modificado.

***Gamochaeta paramora*** (Blake) Anderb.

*Gnaphalium paramorum* Blake

*Lucilia paramora* (Blake) Badillo

Cipselas fusiformes a oblongo-elipsoides, de 1,2 mm de largo, subcostadas o redondeadas, glabras, levemente contraídas hacia el ápice. Pappus de setas blancas, deciduas, unidas en la base, terminadas en puntas atenuadas obtusas o redondeadas.

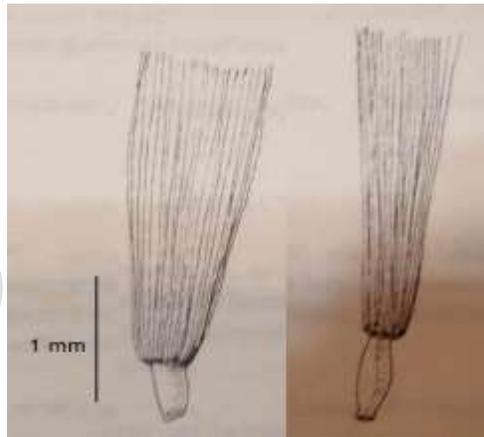


Fig. 83 *Gamochaeta paramora*. Páramo Quioró, 2900-3900 msnm. Boyer 16 (MY). Dibujo: Badillo 1996, modificado.

***Gamochaeta simplicicaulis*** (Willd. ex Spreng.) Cabrera

*Gnaphalium simplicicaule* Willd. ex Spreng.

Cipselas fusiformes a elipsoides, de 0,5-0,7 mm de largo, pilosas, con tricomas cortos dobles y globosos. Pappus de cerdas de 2,5-3 mm de largo, caedizas.

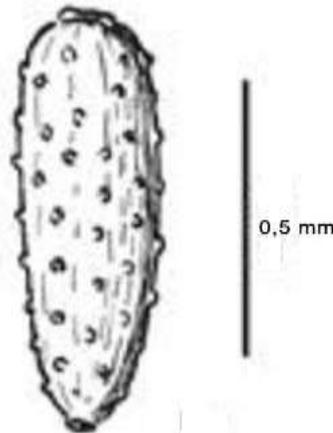


Fig. 84 *Gamochaeta simplicicaulis*. Mérida. 800-3400 msnm. Dibujo: Freire y col. 2016; modificado.

***Gamochaeta stagnalis*** (I.M.Johnst.) Anderb.

*Gamochaeta falcata* (Lam.) Cabrera

*Gnaphalium falcatum* Lam.

Cipselas oblongas a elipsoides, de 0,6-0,7 mm de largo, pilosas, con tricomas cortos dobles y globosos.  
Papus de cerdas de unos 2,5 mm de largo, caedizas.

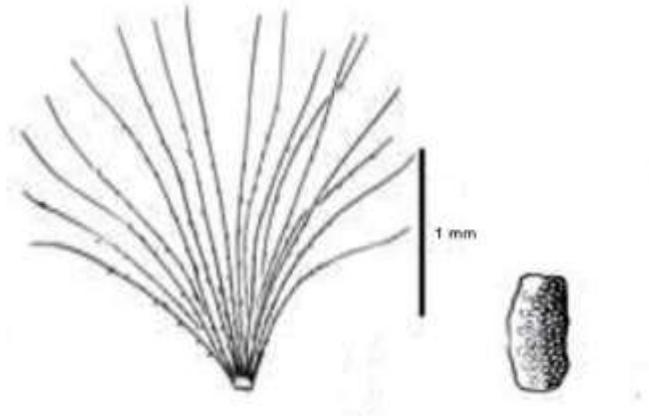


Fig. 85 *Gamochaeta stagnalis*. Mérida. 3100-3150 msnm. Freire y col. 2016; modificado.

Especies excluidas:

***Gamochaeta badillana*** (Aristeg.) Anderb.; *Gnaphalium badillanum* Aristeg.; Páramo Don Pedro, 3000-3850 msnm; endémica. ***Gamochaeta meridensis*** Badillo; El Baho, 2500-3000 msnm; endémica.

#### 4.3 MNIODES (A.Gray) Benth.

Cipselas obovoides a elipsoides, con tricomas globosos, raramente elongados o ausentes; carpodio inconspicuo. Papus isomorfo o dimorfo, de cerdas escábridas, blancas a lutescentes, apicalmente agudas a redondeadas, basalmente connado-ciliadas, deciduas como un todo.

***Mniodes longifolia*** (Cuatrec. & Aristeg.) S.E. Freire

*Belloa longifolia* (Cuatrec. & Aristeg.) M.O.Dillon & Sagást.

*Lucilia longifolia* Cuatrec. & Aristeg.

Cipselas obovoides, elipsoides a fusiformes; con tricomas globosos. Papus de numerosas cerdas blancas, escábridas, fusionadas en la base y deciduas como un todo.

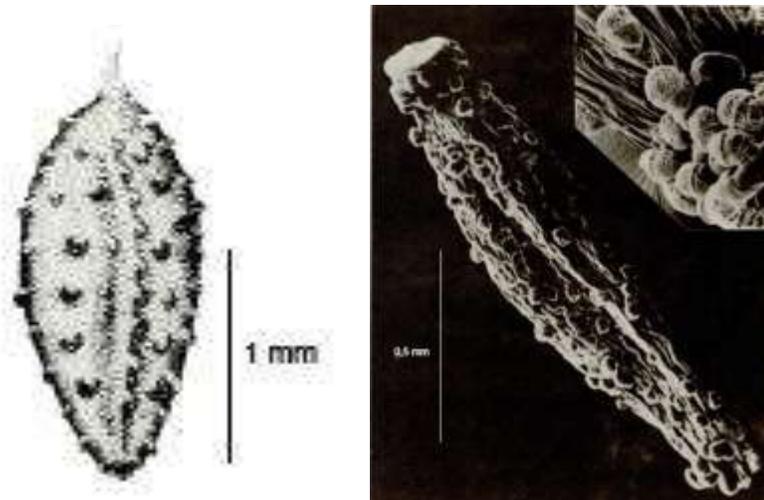


Fig. 86 *Mniodes longifolia*, cipsela y detalle de la pubescencia. Mucubají. 2800-4300 msnm. Dibujo: BHL; modificado. Foto: Dillon y Sagástegui-Alva 1991; modificada.

***Mniodes piptolepis*** (Wedd.) S.E. Freire

*Belloa piptolepis* (Wedd.) Cabrera

*Lucilia piptolepis* Wedd.

Cipselas elipsoides a fusiformes; con tricomas globosos dobles. Papus de numerosas cerdas escábridas, fusionadas en la base y deciduas como un todo.

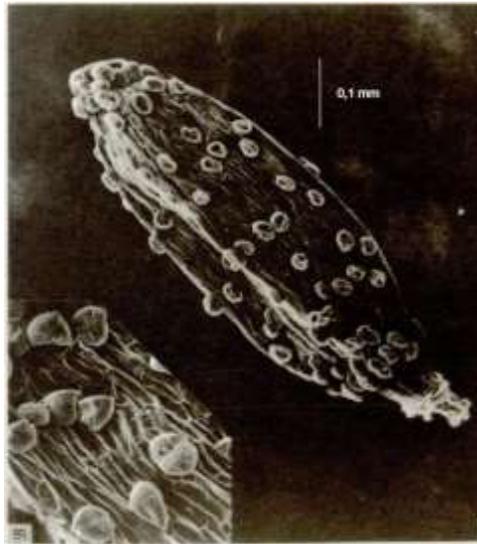


Fig. 87 *Mniodes piptolepis*, cipsela y detalle de la superficie. Mérida. 2800-4000 msnm. Endémica. Foto: Dillon y Sagástegui-Alva 1991; modificada.

Especies excluidas:

***Mniodes pickeringii*** (A.Gray) S.E. Freire; *Belloa pickeringii* (A.Gray) Sagást. & Dillon; *Lucilia pickeringii* A.Gray; El Baho, 2800-4000 msnm; endémica. ***Mniodes radians*** (Benth.) S.E. Freire; *Belloa radians* (Benth.) Sagást. & Dillon; *Lucilia radians* (Benth.) Cuatrec.; Páramo El Águila, 3000-4250 msnm; endémica.

#### TRIBU VIII. HELIANTHEAE Cass. CLAVE PARA LOS GÉNEROS

- 1. Cipselas isomorfas. . . . . 2
- 2. Papus usualmente ausente. . . . . 3
- 3. Cipselas encerradas por el involucre. . . . . **AMBROSIA** (Pág. 61)
- 3'. Cipselas gruesas, angulosas, glabras a pilosas. Papus raramente presente, si presente coroniforme. . . . . **HELIOPSIS** (Pág. 62)
- 2'. Papus usualmente presente, heteromorfo. Cipselas planas longitudinalmente, aladas. . . . . **VERBESINA** (Pág. 64)
- 1'. Cipselas dimorfas, las del radio infértiles. . . . . 4
- 4. Papus isomorfo, aristado. Cipselas del disco planas longitudinalmente, ovadas, angulosas. . . . . **STEIRACTINIA** (Pág. 63)
- 4'. Papus heteromorfo. . . . . 5
- 5. Cipselas del disco planas longitudinalmente, bialadas. Papus de aristas y cerdas escamiformes. . . . . **OYEDAEA** (Pág. 63)
- 5'. Cipselas del disco ligeramente planas longitudinalmente, glabras o pubescentes. Papus de aristas y/o escamas, o ausente. . . . . **VIGUIERA** (Pág. 64)

#### 1. AMBROSIA L.

Cipselas prismáticas a obovoides, de 2-4 mm de largo, angulosas, terminadas en un pico, negras, glandulosas, generalmente incluidas dentro del involucre, que puede ser acunado o espinoso; carpodidio ausente. Papus ausente.

***Ambrosia peruviana*** Willd.

*Ambrosia peruviana* var. *cumanensis* (Kunth) O.E.Schulz

Cipselas obovoides a obpiramidales, subglobosas, 2-4 x 3,6 mm, espinosas, glandulosas, completamente encerradas por el involucro; carpopodio ausente. Papus ausente.

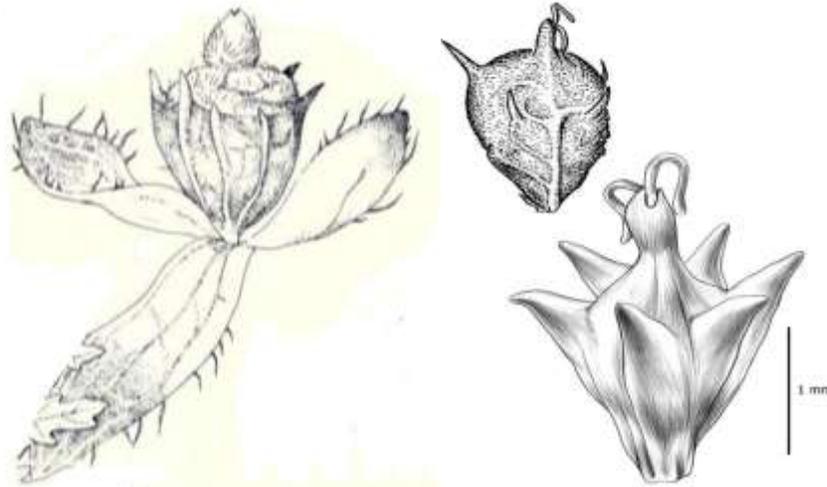


Fig. 88 *Ambrosia peruviana*, cipselas envueltas por el involucro, y detalle de cipsela libre. La Venta, Timotes. 0-3700 msnm. Dibujo: Smithsonian National Museum of Natural History 2017; modificados.

## 2. HELIOPSIS Person.

Cipselas obcónicas a obovoides, oblongas a elipsoides, las del radio 3-costadas, las del disco 4-costadas, de 2-3 mm de largo, gruesas, marrón-negruzcas, glabras a pilosas, verrucosas; carpopodio ausente. Papus usualmente ausente, raramente presente, entonces coroniforme.

***Heliopsis helianthoides*** (L.) Sweet

*Heliopsis oppositifolia* (Lam.) S.Díaz

*Rudbeckia oppositifolia* L.

Cipselas elipsoides a oblongas, 2-3 x 1,5 mm; escasamente pilosas hasta glabras, verrucosas; carpopodio ausente. Papus ausente.



Fig. 89 *Heliopsis helianthoides*, cipsela inmadura y cipsela del disco. La Venta. 800-3000 msnm. Dibujo: Smithsonian National Museum of Natural History 2017; modificado.

### 3. OYEDEA DC.

Cipselas del disco oblongas o algunas veces oboval-cuneiformes, con alas estrechas o algunas veces un poco anchas; carpopodio ausente. Papus de 2 aristas persistentes y una corona de 6-12 tricomas rectos más o menos connados, fimbriados o laciniados.

#### ***Oyedaea verbesinoides* DC.**

Cipselas planas longitudinalmente, obovado-oblongas a cuneado-obovadas, 3,5-6 x 1 mm, espaciadamente pilosas a glabras. Papus constituido por un denso y grueso anillo de aristas basalmente concrecentes, fácilmente desprendibles, unido a dos aristas estrigosas desiguales, de 0,8-6,5 mm de largo.

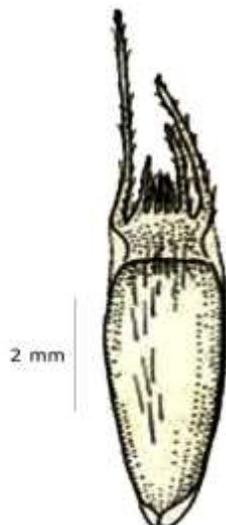


Fig. 90 *Oyedaea verbesinoides*. Páramo Canaguá, El Molino. 0-2900 msnm. Dibujo: BHL; modificado.

### 4. STEIRACTINIA Blake

Cipselas dimorfas, las del radio vanas y estériles, planas longitudinalmente; las del disco obovoides, 4-anguladas, de 1,5-2,5 mm de largo, no aladas o estrechamente bialadas, pilosas a más o menos estrigosas; carpopodio reducido o ausente. Papus de numerosas aristas hispídas a estrigosas, desiguales, caedizas.

#### ***Steiractinia meridensis* Aristeg.**

Cipselas dimorfas, planas longitudinalmente; las del radio lineares, ligeramente costadas, 2,5 x 0,2 mm, pilosas a estrigosas, con carpopodio poco diferenciado; las del disco obovoides a obpiramidales, 4-costadas, de 1,8 x 0,6 mm, minutamente pilosas a estrigosas cerca del ápice y en los márgenes, con carpopodio anuliforme y asimétrico. Papus coroniforme; en las del radio poco desarrollado, de 0,2 mm de largo; en las del disco, escamas de 1 mm de largo, con dos escamas que sobresalen.



Fig. 91 *Steiractinia meridensis*, cipsela del radio (izq.) y del disco (der.). Sierra Nevada entre Laguna La Coromoto y Laguna Verde. 1000-3890 msnm. Briceño B., Balza H. 2649 (LF). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

## 5. VERBESINA L.

Cipselas planas longitudinalmente, obovadas u oblanceoladas, más o menos elípticas, aladas en el margen, pubescentes o glabras; carpopodio asimétrico. Papus heteromorfo, constituido por cerdas finas y por 2 escamas o aristas cortas, estrigosas, deciduas o persistentes; algunas veces ausente.

***Verbesina turbacensis*** Kunth

*Verbesina nicaraguensis* Benth.

Cipselas ligeramente planas longitudinalmente, 3-costadas, obpiramidales y alargadas, 2,5-3 x 0,7 mm; las del disco con alas blancas de 1-4 mm de ancho, minutamente estriadas a espaciadamente pilosas con tricomas retrorsos; las del radio con tricomas blancos largos, con base tubercular; carpopodio asimétrico, anuliforme. Papus formado por 2 aristas cortas, desiguales y estrigosas, de 2-3 mm de largo.



Fig. 92 *Verbesina turbacensis*. Canaguá-El Molino. 0-3000 msnm. Foto: Mata-Bonilla Juliris.

Especies excluidas:

***Verbesina acuminata*** DC.; Páramo Piñango, 1000-3000 msnm. ***Verbesina negrensis*** Steyerl.; Bailadores-Páramo La Negra, 2130-2510 msnm. ***Verbesina simulans*** Blake; Quebrada de Saisay, 2800-4000 msnm; endémica.

## 6. VIGUIERA Kunth

Cipselas dimorfas; las de las flores del radio vacías, estériles y abortivas; las del disco fértiles, engrosadas, ligeramente planas longitudinalmente, obovoides, subcuadrangulares, pubescentes o glabras; carpopodio asimétrico. Papus heteromorfo, las del radio de 2-3 aristas o escamas, o ausente; las del disco con 2 aristas finas laceradas o fimbriadas, y varias escamas cortas intermedias libre o unidas entre sí, o ausente.

***Viguiera leptodonta*** Blake

Cipselas obcónicas a obovoides, planas longitudinalmente, 0,7-1 x 0,3-0,4 mm, glabras a ligeramente pilosas en el ápice; carpopodio alargado en forma de pico. Papus biseriado, coroniforme; la serie externa de aristas cortas; la serie interna de numerosas aristas planas, anchas, amarillentas, de 0,3 mm de largo.



Fig. 93 *Vigiera leptodonta*, cipsela abrazada por una pálea, y cipsela del disco libre. Páramo Las Cruces. 3100 msnm. Briceño B., Adamo G. 2224 (LF). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

***Vigiera viridis*** (Steerm.) H. Rob.

*Hymenostephium viride* Steerm.

*Hymenostephium angustifolium* Benth.

Cipselas heteromorfas. Las de las flores del radio vacías, estériles, lineares, de 1-1,5 mm de largo, minutamente puberulentas; papus ausente o constituido por 3-4 escamas pequeñas. Las cipselas del disco fértiles, obcónicas a obovoides, 2-2,5 x 1 mm, negras a marrón oscuras, setosas a estrigosas; carpopodio inconspicuo. Papus constituido por 4-5 escamas desiguales, fimbriadas, de 1-1,3 mm de largo.

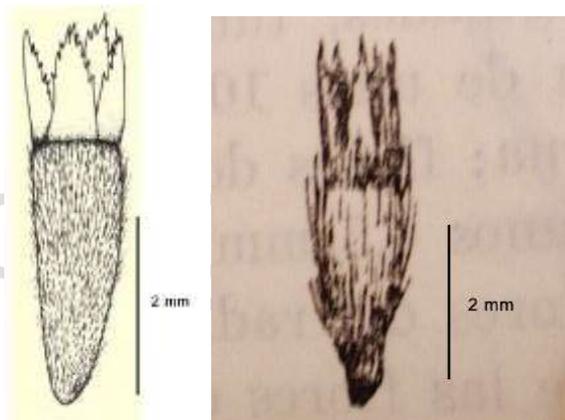


Fig. 94 *Vigiera viridis*. Páramo La Trampa. 2900-3000 msnm. Dibujos: BHL (izq.); Aristeguieta 1964 (der.), modificados.

Especies excluidas:

***Vigiera goebelii*** (Klatt) H. Rob.; Páramo La Sal, 2800-4000 msnm; endémica. ***Vigiera meridensis*** (Blake) Badillo; *Hymenostephium meridense* Blake; Páramo El Chorro, 1000-3200 msnm; endémica.

### TRIBU IX. LIABEAE (Cass. ex Dumort.) Rydb.

#### CLAVE PARA LOS GÉNEROS

1. Papus 1-multiseriado, de cerdas o aristas más o menos iguales. Cipselas glabras o pubescentes. . . . . **ERATO** (Pág. 80)
- 1'. Papus 2-seriado, desigual. . . . . 2
2. Cipselas 6-10-costadas, pilosas; carpopodio ausente. Papus de cerdas paleáceas en la serie externa, y de cerdas alargadas y escábridas en la serie interna. . . . . **MUNNOZIA** (Pág. 81)
- 2'. Cipselas 5-8-costadas, pilosas, setosas o glandulosas; carpopodio anuliforme, poco desarrollado. Papus de cerdas cortas o escamas en la serie externa, y de cerdas largas en la serie interna. . . . . **OLIGACTIS** (Pág. 82)

## 1. ERATO DC.

Cipselas oblongas a obovadas, 2-4-costadas, de 1-2 mm de largo, glabras o pubescentes; carpopodio discoidal, simétrico. Pappus 1-multiseriado, de aristas robustas, más o menos iguales, persistente.

***Erato vulcanica*** (Klatt) H. Rob.

*Liabum vulcanicum* Klatt

*Liabum insigne* Badillo

Cipselas oblongas a obovadas, 1-1,6 x 0,7 mm, con 4 venas engrosadas, glabras; carpopodio simétrico, completo, en forma de disco. Pappus de numerosas aristas cremosas, de 6 mm de largo.



Fig. 95 *Erato vulcanica*, con detalle de la cipsela. Torondoy-Piñango. 1200-3500 msnm. *Magallanes A. 10938* (MER). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

## 2. MUNNOZIA Ruiz & Pavón

Cipselas obcónicas a obovoides, de 1-2 mm de largo, 6-10-costadas, pilosas; carpopodio ausente. Pappus 1-2-seriado, de cerdas alargadas, escábridas, persistentes; las externas escasas, raramente paleáceas, más cortas o ausentes.

***Munnozia senecionidis*** Benth.

*Munnozia megacephalum* (Sch. Bip.) H. Rob. & Brettell

Cipselas obcónicas a obovoides, planas longitudinalmente, estriadas, 1-1,8 x 0,4-0,6 mm; papilosas, densa y largamente pilosas en la parte superior; carpopodio ausente. Pappus uni o subseriado, de numerosas cerdas barbadadas, cremosas, de 6 mm de largo.



Fig. 96 *Munnozia senecionidis*. Páramo La Sal. 1700-3011 msnm. Dibujo: EoL; modificado.

### 3. OLIGACTIS (Kunth) Cass.

Cipselas oblongas a obovoides, de 1,5-2 mm de largo, 5-8-costadas, pilosas, setosas o glandulosas; carpopodio anuliforme, poco desarrollado. Papus biseriado, la serie externa de aristas cortas o escamas, la interna de cerdas largas, persistentes.

***Oligactis volubilis*** (Kunth) H. Rob. & Brettel

*Liabum meridense* Badillo

*Liabum volubile* (Kunth) Less.

Cipselas oblongas a obovoides, 1,5-2 x 0,2-0,5 mm, pubescentes; carpopodio reducido. Papus biseriado, la serie externa de aristas cortas de 1-1,5 mm de largo; la serie interna de cerdas más largas, de 5 mm de largo.



Fig. 97 *Oligactis volubilis*. Canaguá-El Molino. 1280-2800 msnm. Dibujo: EoL; modificado.

### TRIBU X. MILLERIEAE Lindl. CLAVE PARA LOS GÉNEROS

- 1. Papus ausente o reducido. . . . . 2
  - 2. Cipselas glabras. . . . . 3
    - 3. Cipselas lisas, trígonoas o tetrágonas, parcialmente envueltas por filarias, las del disco más desarrolladas. . . . . **COMPLEJO ESPELETIA\*** (Pág. 72)
    - 3'. Cipselas estriadas. . . . . 4
      - 4. Cipselas generalmente arqueadas o gibosas; carpopodio reducido e incurvado. . . . . **SIGESBECKIA** (Pág. 70)
      - 4'. Cipselas redondeadas, ligeramente planas longitudinalmente. . . . . **SMALLANTHUS** (Pág. 71)
  - 2'. Cipselas pilosas. . . . . 5
    - 5. Cipselas libres, algunas veces aplanadas o angulosas, ligeramente pilosas; carpopodio anuliforme. . . . . **JAEGERIA** (Pág. 70)
    - 5'. Cipselas abrazadas por filarias, estrigosas a glabras; carpopodio asimétrico, incompleto. Papus, cuando presente, escamoso, coroniforme. . . . . **GALINSOGA** (Pág. 69)
- 1'. Papus presente, aristado. . . . . 6

6. Cipselas glabras, finamente estriadas; carpopodio inconspicuo. Pappus uniseriado, desigual, caedizo. . . . . **ALEPIDOCLINE** (Pág. 68)
- 6'. Cipselas glabras o ligera y minutamente pilosas; carpopodio anuliforme, asimétrico. Pappus heteromorfo, caedizo en las cipselas del radio, escamoso o aristado en las del disco. . . . . **ALLOISPERMUM** (Pág. 68)

### 1. ALEPIDOCLINE Blake

Cipselas obovoides, plano-convexas, negras, lustrosas, fina y obtusamente estriadas, glabras. Pappus uniseriado, de 8-10 aristas hispidulosas, setiformes, desiguales, caducas.

***Alepidocline annua*** Blake

*Galinsoga macrocephala* B.L.Rob.

*Sabazia annua* (S.F.Blake) B.L.Turner

Cipselas obovoides, planas longitudinalmente o sublenticulares, 1,5 x 0,8 mm, con la cara externa redondeada y la interna plana o algo redondeada, glabras, negras, lustrosas, finamente estriadas o algunas veces 1-2-costadas; carpopodio inconspicuo. Pappus de aristas blancas, de 1,5-1,8 mm de largo, caedizas.

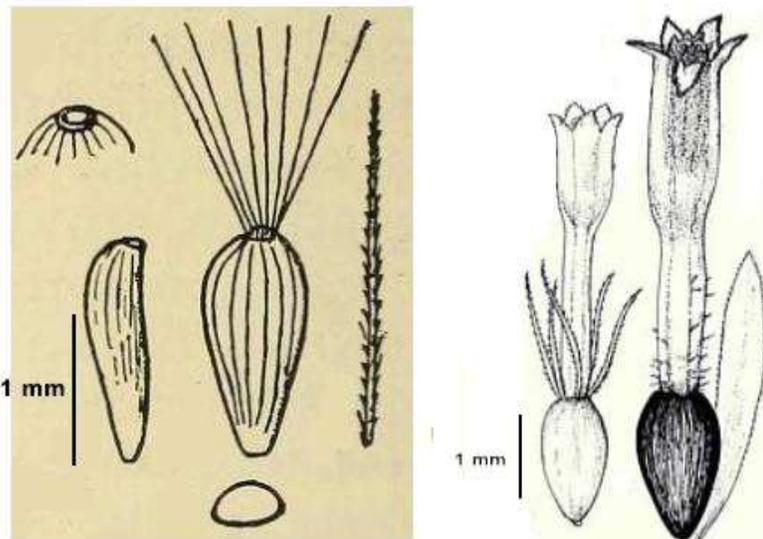


Fig. 98 *Alepidocline annua*, cipsela con detalles (izq.), y flores del disco mostrando una cipsela más inmadura. Páramo El Batallón, vía Bailadores-La Grita. 2750-3200 msnm. Dibujos: BHL; modificados.

### 2. ALLOISPERMUM Willd.

Cipselas trígonoas, turbinadas a obovadas u obcónicas, finamente estriadas, 1,5-2 x 0,4-0,9 mm; las del radio usualmente algo planas longitudinalmente, generalmente glabras; las del disco pubescentes; carpopodio asimétrico. Pappus heteromorfo, ausente o caedizo en las cipselas del radio; en las del disco uniseriado, de 3-9 escamas o aristas laciniadas, persistentes.

***Alloispermum caracasenum*** (Kunth) H.Rob.

*Allocarpus caracasanus* Kunth

*Calea caracasana* (Kunth) Kuntze

Cipselas dimorfas, obovadas a obcónicas, trígonoas; las del radio estriadas, 2 x 0,9 mm, glabras a minutamente pilosas; las del disco estriadas a ligeramente costadas, 2 x 0,7 mm, pilosas en los bordes, papilosas en los extremos; carpopodio asimétrico. Pappus uniseriado, plumoso-fimbriado, de numerosas aristas en forma de cinta, estrigosas, de 5 mm de largo, deciduas en las cipselas del radio.



Fig. 99 *Alloispermum caracasenum*, cipsela del disco (izq) y del radio (der). Páramo El Zamuro. 700-3400 msnm. Briceño B., Quevedo J., Dulhoste R., Nieto A., Arzac A. 5053 (LF). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

***Alloispermum steyermarkii* H.Rob.**

Cipselas obcónicas, alargadas, 1,5-2 x 0,4 mm, estrigosas; carpopodio asimétrico, completo. Pappus de numerosas aristas acintadas, setosas, cremoso-amarillentas, de 3,5 mm de largo.

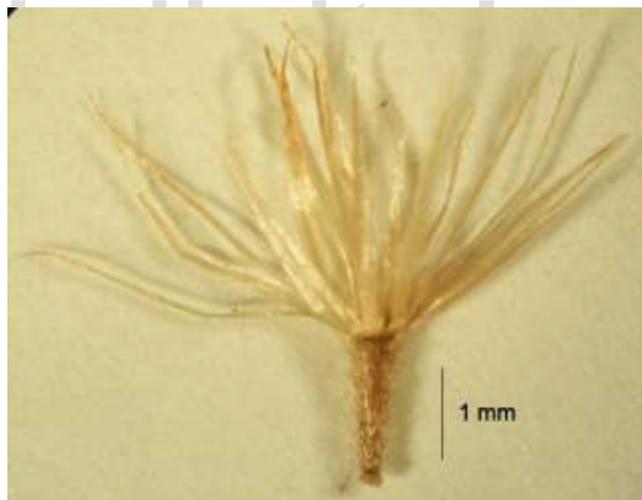


Fig. 100 *Alloispermum steyermarkii*. Páramo Chacantá. 2700-3200 msnm. Briceño B., Morillo G. 3659 (LF). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

**3. GALINSOGA Ruiz & Pavón**

Cipselas dimorfas; las del radio obovadas a obcónicas, a menudo planas longitudinalmente, glabras a hispidulosas, negras, abrazadas por una filaria y por las páleas adyacentes; las del disco obovadas o algunas veces angulares, glabras a hispidulosas. Pappus ausente, o de (1-)14-20 escamas blancas o grises, fimbriadas, a veces aristadas, persistentes.

***Galinsoga quadriradiata* Ruiz & Pav.**

*Galinsoga caracasana* (DC.) Sch.Bip.

*Galinsoga parviflora* subsp. *quadriradiata* (Ruiz & Pav.) Pers.

Cipselas dimorfas; las del radio obovadas a obcónicas, planas longitudinalmente, 1,3-1,8 x 0,6-0,8 mm, finamente estrigosas; las del disco obovadas, trígonoas, 1-1,8 x 0,4-0,7 mm, estrigosas; carpopodio

reducido o asimétrico incompleto. Pappus coroniforme, con 8-20 escamas fimbriadas, a veces aristadas, las del disco lanceoladas, de 0,2-1,2 mm de largo.

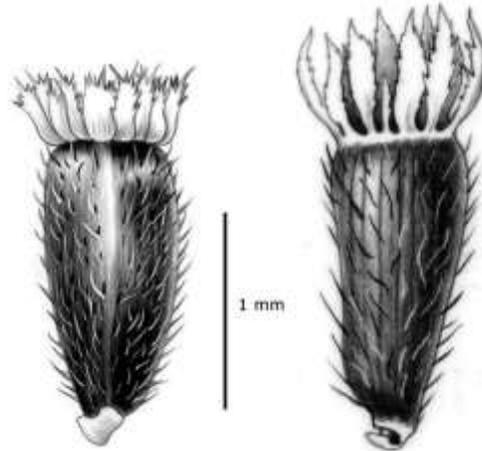


Fig. 102 *Galinsoga quadriradiata*, cipsela del disco (izq.) y del radio (der.). Mucubají. 800-3300 msnm. Dibujo: Smithsonian National Museum of Natural History 2017; modificado.

#### 4. JAEGERIA Kunth

Cipselas dimorfas, negras, glabras a pilosas, de 0,9-2 mm de largo; las del radio turbinadas a lineares, minutamente estriadas a angulosas, anuliformes en el ápice; las del disco parecidas a las del radio, algunas veces planas longitudinalmente o angulares; carpopodio reducido, usualmente incurvado. Pappus ausente o reducido.

***Jaegeria hirta*** (Lag.) Less.

*Acmella hirta* Lag.

Cipselas dimorfas, las del radio estrechamente obovadas a elipsoides, algo planas longitudinalmente, 0,8-2 x 0,3-0,6 mm; las del disco estrechamente obpiramidales, obcónicas o algo angulosas, 0,9-1,5 x 0,3-0,6 mm; glabras a pilosas; carpopodio corto, anuliforme, ligeramente incurvado. Pappus de las cipselas del radio ausente, pero con un anillo de aristas cortas, de 0,1-0,2 mm de largo; en las del disco ausente.



Fig. 103 *Jaegeria hirta*. Páramo El Tambor. 960-3200 msnm. Dibujo: Smithsonian National Museum of Natural History 2017. Foto: Guzmán-Gómez 2016; modificados.

#### 5. SIGESBECKIA L.

Cipselas obovoide-oblongas a obcónicas, generalmente arqueadas o gibosas, 3-4-anguladas, estriadas o finamente costadas, de 2-2,5 mm de largo, glabras, de color negro; carpopodio reducido, incurvado. Pappus ausente.

***Sigesbeckia jorullensis*** Kunth

*Sigesbeckia bogotensis* D.L.Schulz

*Sigesbeckia cordifolia* Kunth

Cipselas obovoides a obcónicas, generalmente trígonas, a veces envueltas por páleas, 2-2,2 x 1,2 mm, glabras, minutamente estriadas; carpopodio inconspicuo. Pappus ausente.

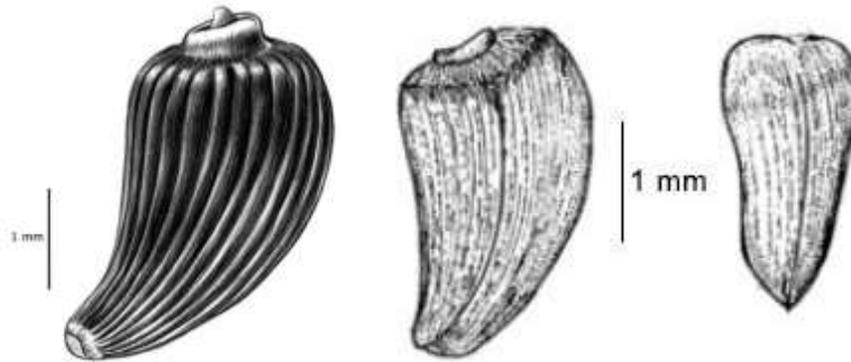


Fig. 104 *Sigesbeckia jorullensis*. Páramo Los Conejos. 2500-3400 msnm. Dibujos: Smithsonian National Museum of Natural History 2017; Saenz 1981; modificados.

#### 6. SMALLANTHUS Mackenzie

Cipselas con 30-40 estrías o costillas finas, obovoides a obcónicas hasta esféricas, ligeramente planas longitudinalmente, algunas veces pilosas y angostas en el ápice, de 2,5-4,5 mm de largo, glabras, de color negro o marrón. Pappus ausente.

***Smallanthus pyramidalis*** (Triana) H.Rob.

*Polymnia pyramidalis* Triana

*Polymnia eurylepis* Blake

Cipselas piriformes a obcónicas, planas longitudinalmente, estriadas, 6-costadas, 3,5-4 x 3 mm, glabras; carpopodio inconspicuo. Pappus coroniforme, amarillo-cremoso, de numerosas cerdas seccionadas, de 1 mm de largo.



Fig. 105 *Smallanthus pyramidalis*. San Rafael de Mucuchíes, Timotes. 2300-4000 msnm. Briceño B., Molinillo M. (LF). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

***Smallanthus riparius*** (Kunth) H.Rob.

*Polymnia riparia* Kunth

Cipselas obcónicas, 2,5-3 x 2,5 mm, glabras, ligeramente estriadas. Pappus ausente.



Fig. 106 *Smallanthus riparius*. Canaguá. 0-2800 msnm. Dibujo: Smithsonian National Museum of Natural History 2017; modificado.

Especie excluida:

***Smallanthus meridensis*** (Steyserm.) H.Rob.

*Polymnia meridensis* Steyserm

La Venta, Chachopo, 1300-4000 msnm.

### 7. COMPLEJO ESPELETIA\*

Corresponde a un grupo monofilético propuesto por Rauscher (2002). Incluye los géneros *Carramboa*, *Coespeletia*, *Espeletia*, *Espeletiopsis*, *Libanothamnus* y *Ruilopezia*, cuyas especies presentan cipselas con características morfológicas similares y son comúnmente reconocidos con el nombre de Frailejones (Diazgranados, 2012; Rojas-Rojas y cols., 2018).

#### 7.1. CARRAMBOA Cuatrec.

Cipselas dimorfas, las del radio obovoide-trianguulares, las del disco oblongo-cuadrangulares, de 2,5-3 mm de largo, glabras; carpopodio asimétrico, reducido. Papus de numerosos tricomas cortos.

***Carramboa badilloi* var. *pittieri*** (Cuatrec.) Cuatrec.

*Carramboa pittieri* (Cuatrec.) Cuatrec.

*Espeletia pittieri* Cuatrec.

Cipselas trígonoas, obovoideas, 2,5-3 x 1 mm, glabras; carpopodio asimétrico. Papus de numerosos tricomas cortos.

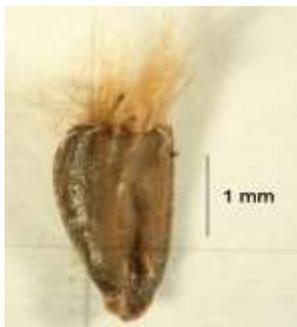


Fig. 101 *Carramboa badilloi* var. *pittieri*. El Molino-San Isidro Alto-El Palmito. 2400-3220 msnm. Ruiz-Terán L., Uzubillaga A. 7188 (MERF). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

Especies excluidas:

***Carramboa badilloi*** (Cuatrec.) Cuatrec.; *Carramboa littlei* (Aristeg.) Cuatrec.; *Espeletia badilloi* Cuatrec.; Páramo Don Pedro, La Carbonera, 2600-3000 msnm; endémica. ***Carramboa rodriguezii*** (Cuatrec.) Cuatrec.; *Espeletia rodriguezii* Cuatrec.; Betania, entre Páramo Las Coloradas y El Molino, 2400 msnm. ***Carramboa tachirensis*** (Aristeg.) Cuatrec.; *Espeletia tachirensis* Aristeg.; *Espeletiopsis tachirensis* (Aristeg.) Cuatrec.; Mérida, 2650-3200 msnm; híbrido de *Carramboa badilloi* var. *pittieri* (Cuatrec.) Cuatrec. x *Ruilopezia marcescens* (S. F. Blake) Cuatrec.

## 7.2. COESPELETIA Cuatrec.

Cipselas obovoideo-trianguulares a oblongo-cuadrangulares, de 2-4 mm de largo, negras, lisas, glabras, parcialmente envueltas por filarias, las del disco más desarrolladas; carpopodio asimétrico, reducido. Papus ausente.

***Coespeletia moritziana*** (Sch.Bip. ex Wedd.) Cuatrec.

*Espeletia moritziana* A.C.Smith.

*Espeletia rufescens* Cuatrec.

Cipselas obovoides-trianguulares a obpiramidales, tetrágonas, 2,5 x 1 mm, glabras, de color marrón; carpopodio corto, asimétrico. Papus ausente.



Fig. 107 *Coespeletia moritziana*. Páramo La Culata, Páramo Piedras Blancas. 2800-4500 msnm. Endémica. Briceño B., Molinillo M. (LF). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

***Coespeletia palustris*** M.Díazgranados & G.Morillo

Cipselas obovoide-trianguulares, tetrágonas, 3,6-3,9 x 1,6-2,3 mm, glabras; carpopodio asimétrico, reducido. Papus ausente.

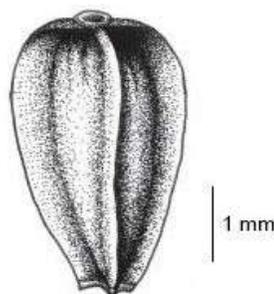


Fig. 108 *Coespeletia palustris*. Páramo Santo Domingo. 3729 msnm. Endémica. Dibujo: Díazgranados y Morillo 2013; modificado.

***Coespeletia timotensis*** (Cuatrec.) Cuatrec.

*Coespeletia lutescens* (Cuatrec. & Aristeg.) Cuatrec.

*Espeletia lutescens* Cuatrec. & Aristeg.

Cipselas obcónicas, trígonas, las del radio 2 x 1,5 mm, las del disco 3 x 2 mm, glabras, de color marrón oscuro; carpopodio inconspicuo. Papus ausente.



Fig. 109 *Coespeletia timotensis*, cipselas del disco (izq.) y del radio (der.). Páramo El Banco. 3000-4530 msnm. Endémica. Briceño B., Molinillo M. 3748 (LF). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

Especies excluidas:

***Coespeletia albarregensis*** Cuatrec.; Laguna de Albarregas, Páramo de Los Conejos, 3850 msnm; endémica. ***Coespeletia elongata*** (A.C.Smith) Cuatrec.; *Espeletia elongata* A.C.Smith; Páramo Los Conejos, 2500-4000 msnm; endémica. ***Coespeletia spicata*** (Sch.Bip. ex Wedd.) Cuatrec.; *Coespeletia alba* (A. C. Sm.) Cuatrec.; *Espeletia spicata* A. C. Sm.; Páramo Piedras Blancas, 3000-4500 msnm; endémica. ***Coespeletia thyriformis*** (A.C.Smith) Cuatrec.; *Espeletia thyriformis* A.C.Smith; *Coespeletia marcana* (Cuatrec.) Cuatrec.; Páramo Mucuchíes, 2800-3400 msnm.

### 7.3. ESPELETIA Mutis ex Humb. & Bonpl.

Cipselas del radio obovoides, 3-4 anguladas o ligeramente planas longitudinalmente, de 1-3 mm de largo, lisas, glabras, parcialmente envueltas por filarias, las del disco más desarrolladas; carpopodio generalmente inconspicuo. Papus ausente.

***Espeletia batata*** Cuatrec.

Cipselas obovoides, trígonas, costadas, 1-1,2 x 0,6-0,7 mm, glabras; carpopodio coroniforme, asimétrico. Papus ausente.



Fig. 110 *Espeletia batata*. Páramo Los Granates. 3100-4265 msnm. Endémica. *Castañeda S. 1* (LF). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

***Espeletia schultzii*** Wedd.

*Espeletia schultzii* var *mucurubana* Cuatrec.

Cipselas obovoide-oblongas, trígonas, 2 x 0,8-1 mm, marrón oscuro, glabras; carpopodio corto, asimétrico, anuliforme. Papus ausente.



Fig. 111 *Espeletia schultzii*. Páramo Santo Domingo, Altos de Santo Cristo, Laguna El Sartén, 2300-4300 msnm; endémica. *Torres J., Fernández M.*, muestra fresca. Foto: Mata-Bonilla Juliris.

Especies excluidas:

***Espeletia algodonosa*** Aristeg.; Mérida, 3000-3850 msnm; endémica para Venezuela; híbrido de *Espeletia schultzii* Wedd. x *Espeletia nana* Cuatrec. ***Espeletia aurantia*** Aristeg.; Laguna Verde, 3700-4100 msnm; endémica; híbrido de *Coespeletia moritziana* (Sch. Bip. ex Wedd.) Cuatrec. x *Espeletia schultzii* Wedd. ***Espeletia cuniculorum*** Cuatrec.; Páramo Los Conejos, 3350 msnm; endémica. ***Espeletia jajoensis*** Aristeg.; Mérida, 2800-4000 msnm; endémica para Venezuela. ***Espeletia marthae*** Cuatrec.; Páramo Guirigay-Llano Corredor, 2700-4000 msnm; endémica. ***Espeletia nana*** Cuatrec.; Mérida, 2800-3400 msnm; endémica para Venezuela. ***Espeletia rufescens*** Cuatrec.; Sierra Nevada, 2800-4000 msnm; endémica. ***Espeletia semiglobulata*** Cuatrec.; *Espeletia oppositifolia* Sch. Bip. *Espeletia rufescens* Cuatrec.; Páramo Piedras Blancas, 2800-4450 msnm; endémica. ***Espeletia weddellii*** Sch.Bip. ex Wedd.; Nevada, Santo Domingo-Chachopo, 2800-4000 msnm; endémica para Venezuela.

#### 7.4. ESPELETIOPSIS Cuatrec.

Cipselas del radio obovoideo-trianguulares, las del disco oblongo-cuadrangulares, de 2-2,5 mm, lisas, glabras, parcialmente envueltas por filarias, las del disco más desarrolladas; carpopodio inconspicuo. Papus ausente.

***Espeletiopsis angustifolia*** (Cuatrec.) Cuatrec.

*Espeletia angustifolia* Cuatrec.

Cipselas obcónicas a turbinadas, trígonoas, 2-3,7 x 1,8-2,2 mm, glabras, de color marrón oscuro; carpopodio inconspicuo. Papus ausente.

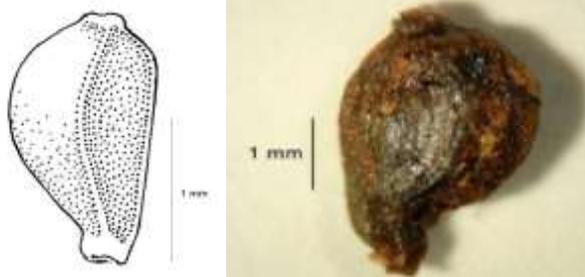


Fig. 112 *Espeletiopsis angustifolia*. Páramo El Banco. 2600-4000 msnm. Endémica. Briceño B., Molinillo M. 3749 (LF). Dibujo: EoL. Foto: Mata-Bonilla Juliris.

***Espeletiopsis pannosa*** (Standl.) Cuatrec.

*Espeletia pannosa* Standl.

*Espeletia sericea* Cuatrec.

Cipselas obcónicas a obovóides, trígonoas, 2 x 1,7-2,0 mm, glabras. Papus ausente.

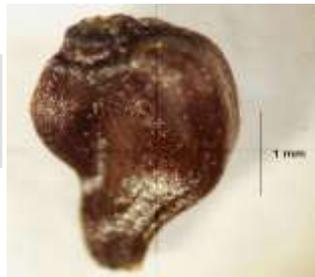


Fig. 113 *Espeletiopsis pannosa*. Páramo La Culata. 3200-4220 msnm. Endémica para Venezuela. Briceño B., Adamo G. 1125 (LF). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

***Espeletiopsis pozoensis*** (Cuatrec.) Cuatrec.

*Espeletia pozoensis* Cuatrec.

Cipselas obcónicas a turbinadas, trígonoas, 2 x 0,6 mm, glabras. Papus ausente.

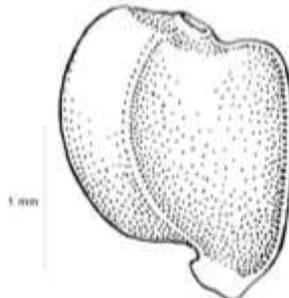


Fig. 114 *Espeletiopsis pozoensis*. Páramo Pozo Negro. 2700-4045 msnm. Endémica. Dibujo: EoL.

Especies excluidas:

***Espeletiopsis cristalinensis*** (Cuatrec.) Cuatrec.; *Espeletia cristalinensis* Cuatrec.; Mérida, 2300-4000 msnm; endémica para Venezuela; híbrido de *Libanothamnus nerifolius* (Bonpl. ex Humb.) Ernst x

*Espeletia aristeguietana* Cuatrec. ***Espeletiopsis meridensis*** (Cuatrec.) Cuatrec.; *Espeletia meridensis* Cuatrec.; Páramo La Negra, 2700-4000 msnm; endémica para Venezuela.

#### 7.5. LIBANOTHAMNUS Ernst

Cipselas dimorfas, 2-4 x 1,5-3 mm; las del radio obovoides, obcónicas a obpiramidales, trígono a tetrágonas, gruesas, ligeramente planas longitudinalmente, lisas, glabras, parcialmente envueltas por filarias; las del disco vacías y delgadas; carpopodio inconspicuo. Papis ausente.

***Libanothamnus lucidus*** (Aristeg.) Cuatrec.

*Espeletia lucida* Aristeg.

Cipselas tetrágonas, obovoides a obpiramidales, 2-3 x 1 mm, glabras, con tricomas raleados en el ápice; carpopodio anuliforme, asimétrico. Papis ausente.



Fig. 120 *Libanothamnus lucidus*. Pico Bolívar, Páramo La Aguada. 3000-3800 msnm. Endémica. Briceño B., Dulhoste R. 5049 (LF). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

***Libanothamnus neriifolius*** (Bonpl. ex Kunth) Ernst

*Espeletia neriifolia* (H.B.K.) Sch. Bip. ex Wedd.

*Baillieria neriifolia* H.B.K.

Cipselas trígonoas, obcónicas, 2-3 x 1,5-2,1 mm, glabras; carpopodio asimétrico. Papis ausente.



Fig. 121 *Libanothamnus neriifolius*. Páramo La Negra. 1000-4000 msnm. Briceño B., Morillo G. 3471 (LF). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

***Libanothamnus occultus*** (Blake) Cuatrec.

*Espeletia occulta* Blake

*Libanothamnus humbertii*

Cipselas trígonoas, obcónicas a obpiramidales, 3-3,5 x 2-2,5 mm, costadas, glabras a espaciada y largamente pilosas a lo largo de las costillas; carpopodio ausente. Papis ausente.



Fig. 122 *Libanothamnus occultus*. Laguna Negra. 2500-4000 msnm. Morillo G. 11047 (MERF). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

Especies excluidas:

***Libanothamnus arboreus* var. *lancifolius*** Cuatrec.; Sierra Nevada de Santo Domingo, 3350 msnm; endémica para Venezuela. ***Libanothamnus banksiaefolius*** (Sch.Bip. & Ettingsj. ex Wedd.) Cuatrec.; *Espeletia banksiaefolia* Sch.Bip. & Ettingsj. ex Wedd.; Sierra Nevada, 2700-4000 msnm; endémica. ***Libanothamnus banksiaefolius* var. *granatesianus*** (Cuatrec.) Cuatrec.; *Espeletia granatesiana* Cuatrec.; *Libanothamnus granatesianus* (Cuatrec.) Cuatrec.; Páramo Los Granates, 2800-3250 msnm; endémica. ***Libanothamnus occultus* var. *humbertii*** (Cuatrec.) Cuatrec.; *Espeletia humbertii* Cuatrec.; *Libanothamnus humbertii* (Cuatrec.) Cuatrec.; Laguna Negra, 1000-4000 msnm; endémica para Venezuela. ***Libanothamnus spectabilis*** (Cuatrec.) Cuatrec.; *Espeletia spectabilis* Cuatrec.; Páramo San José, 2900-3400 msnm; endémica.

#### 7.6. RUILOPEZIA Cuatrec.

Cipselas obpiramidales o prismáticas, trígonoas o tetrágonoas, lisas y glabras, parcialmente envueltas por filarias, las del disco más desarrolladas; carpodidio asimétrico o reducido. Papus ausente.

***Ruilopezia atropurpurea*** (A.C.Smith) Cuatrec.

*Espeletia atropurpurea* A.C.Smith

Cipselas trígonoas, obpiramidales a obovoideas, 2,1-3 x 1 mm, glabras; carpodidio ausente. Papus ausente.



Fig. 115 *Ruilopezia atropurpurea*. Páramo Quirorá. 2000-3700 msnm. Endémica para Venezuela. Rojas L.B., Usubillaga A., Romero M., Aparicio R. 015 (LF). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

***Ruilopezia floccosa*** (Standl.) Cuatrec.

*Espeletia floccosa* Standl.

Cipselas obcónicas, trígonoas, planas longitudinalmente, 2-3 x 2,2 mm, glabras; carpodidio inconspicuo, asimétrico, incompleto. Papus ausente.



Fig. 116 *Ruilopezia floccosa*. Páramo Gavidia. 3000-4000 msnm. Endémica para Venezuela. *Briceño B. 4083* (LF). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

***Ruilopezia josephensis*** (Cuatrec.) Cuatrec.

*Espeletia josephensis* Cuatrec.

Cipselas obcónicas a obovoides, tetrágonas, 2,7 x 1,4 mm, glabras; carpopodio asimétrico. Papus ausente.



Fig. 117 *Ruilopezia josephensis*. Páramo San José. 2600-4000 msnm. Endémica. *Briceño B. 2028* (LF). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

***Ruilopezia lindenbergii*** (Sch.Bip. ex Wedd.) Cuatrec.

*Espeletia lindenbergii* Sch.Bip. ex Wedd.

Cipselas trígonoas, obpiramidales a obcónicas, 2,5-3 x 1,5 mm, glabras; carpopodio asimétrico, poco diferenciado. Papus ausente.



Fig. 118 *Ruilopezia lindenbergii*. Páramo El Tambor. 2400-3400 msnm. Endémica para Venezuela. *Briceño B., Adamo G. y Rico R. 934* (LF). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

***Ruilopezia marcescens*** (Blake) Cuatrec.

*Espeletia marcescens* Blake

Cipselas trígonoas, obovoideas, 2-3 x 1,3 mm, glabras; carpopodio asimétrico, incompleto, poco desarrollado. Papus ausente.



Fig. 119 *Ruilopezia lindonii*. Páramo San José. 2000-3200 msnm. Endémica para Venezuela. Briceño B., Morillo G. 3673 (LF). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

Especies excluidas:

***Ruilopezia bromelioides*** (Cuatrec.) Cuatrec.; *Espeletia bromelioides* Cuatrec.; Páramo Las Coloradas, 2600-2900 msnm; endémica. ***Ruilopezia coloradarum*** (Cuatrec.) Cuatrec.; *Espeletia coloradarum* Cuatrec.; Páramo Las Coloradas, 2700-4000 msnm; endémica. ***Ruilopezia cuatrecasasii*** (Ruiz-Terán & López-Fig.) Cuatrec.; *Espeletia cuatrecasasii* Ruiz-Terán & López-Fig.; Portachuelo, entre El Morro y Aricagua, 2600-4000 msnm; endémica. ***Ruilopezia figueirasii*** (Cuatrec.) Cuatrec.; *Espeletia figueirasii* Cuatrec.; Páramo Los Granates, 2600-4000 msnm; endémica. ***Ruilopezia grisea*** (Standl.) Cuatrec.; *Espeletia grisea* Standl.; Sierra Nevada, 3000-4000 msnm; endémica. ***Ruilopezia hanburiana*** (Cuatrec.) Cuatrec.; *Espeletia hanburiana* Cuatrec.; San José, Páramo Acequias, 3100-4000 msnm; endémica. ***Ruilopezia jahnii*** (Standl.) Cuatrec.; *Espeletia jahnii* Standl.; Mérida, 3000-4000 msnm; endémica para Venezuela. ***Ruilopezia margarita*** (Cuatrec.) Cuatrec.; *Espeletia margarita* Cuatrec.; Páramo Los Granates, 3300-3400 msnm; endémica. ***Ruilopezia ruizii*** (Cuatrec.) Cuatrec.; *Espeletia ruizii* Cuatrec.; Páramo Las Coloradas, 2750-2800 msnm; endémica. ***Ruilopezia usubillagae*** Cuatrec.; Páramo Aricagua, 3000 msn; endémica. ***Ruilopezia viridis*** (Aristeg.) Cuatrec.; *Espeletia viridis* Aristeg.; Mérida, 2200-4000 msnm; endémica para Venezuela.

#### TRIBU XI. MUTISIEAE Cass. CLAVE PARA LOS GÉNEROS

1. Cipselas usualmente rostradas, marcadamente costadas, cilíndricas a fusiformes. Papus piloso o cerdoso. . . . . **CHAPTALIA** (Pág. 79)  
1'. Cipselas cilíndricas, oblongas o lineales, estriadas a ligeramente costadas. Papus cerdoso. . . . .  
. . . . . **JUNGIA** (Pág. 80)

#### 1. CHAPTALIA Vent.

Cipselas ovoides a fusiformes, 4-11-costadas, glabras o pubescentes, frecuentemente rostradas, con un rostro largo; carpopodio ausente. Papus uniseriado, de numerosas cerdas capilares o escábridas, blancas a grisáceas, persistentes o caedizas, o por tricomas denticulados.

***Chaptalia nutans*** (L.) Polak.

*Chaptalia erosa* Greene

*Chaptalia diversifolia* Greene

Cipselas ovoides a fusiformes, 4-5-costadas, 12-16 x 0,3 mm, con un rostro de 2-8 mm, minuta y espaciadamente pubescentes; carpopodio ausente. Papus de numerosas cerdas capilares de color naranja-marrón-rosado, de 10-15 mm de largo.



Fig. 123 *Chaptalia nutans*. Páramo Santo Domingo. 400-3600 msnm. Dibujos: BHL, modificado (izq.); Mata-Bonilla Juliris (der.).

Especies excluidas:

***Chaptalia anisobasis*** Blake; Mérida, 3400 msnm; endémica. ***Chaptalia meridensis*** Blake; Páramo Santo Domingo, 2000-3900 msnm.

## 2. JUNGIA L.

Cipselas cilíndricas, oblongas o lineares, estriadas a ligeramente costadas, de 2 mm de largo, glabras o más o menos pubescentes, algunas veces más o menos rostradas; carpopodio ausente. Pappus uniseriado, de numerosas cerdas lineales, barbeladas a estrigosas o plumosas, persistentes o caedizas.

***Jungia ferruginea*** L.f.

*Jungia guatemalensis* Standl. & Steyerm.

Cipselas cilíndricas, ligeramente estriadas, 2 x 0,3 mm, glabras; carpopodio ausente. Pappus uniseriado, de numerosas cerdas barbadadas e incluso plumosas, blancas, suaves, de 5,5-6 mm de largo.

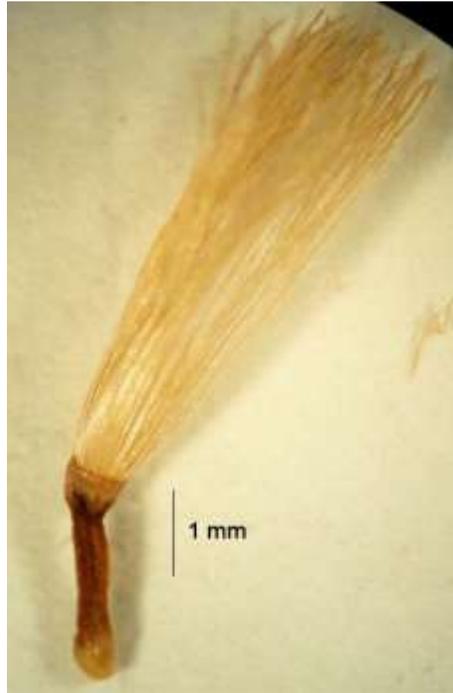


Fig. 124 *Jungia ferruginea*. El Molino, camino al Páramo Las Coloradas. 1600-2900 msnm. Quintero A. 025277 (MER). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

## TRIBU XII. PERITYLEAE B.G.Baldwin

### 1. VILLANOVA Lag.

Cipselas obovoides a oblanceoladas, planas longitudinalmente, de 2,5 mm de largo, glabras; carpopodio simétrico, completo. Papus ausente.

***Villanova oppositifolia*** Lag.

*Villanova anemonifolia* (Kunth) Less.

*Unxia anemonifolia* Kunth

Cipselas obovado-oblanceoladas, planas longitudinalmente, 2,5 x 0,7 mm, glabras; carpopodio simétrico, completo, en forma de disco. Papus ausente.



Fig. 125 *Villanova oppositifolia*. Páramo La Negra. 1000-3500 msnm. Badillo (VEN). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

**TRIBU XIII. SENECTIONEAE Cass.**  
**CLAVE PARA LOS GÉNEROS**

- 1. Cipselas completamente glabras. . . . . 2
- 2. Carpopodio anuliforme, simétrico. . . . . 3
- 3. Papus uniseriado. . . . . 4
  - 4. Cerdas del papus escábridas. Cipselas levemente costadas. . . . . **PARAGYNOXYS** (Pág. 85)
  - 4'. Cerdas del papus sedosas. Cipselas minutamente estriadas y marcadamente costadas. . . . . **LASIOCEPHALUS** (Pág. 84)
- 3'. Papus 1-3-seriado, de cerdas sedosas o escábridas. Cipselas estriadas, costadas o angulosas. . . . . **PENTACALIA** (Pág. 86)
- 2'. Carpopodio reducido. . . . . 5
  - 5. Cipselas obcónicas, oblongas o turbinadas. Carpopodio inconspicuo. Papus uniseriado, cerdoso. . . . . **WERNERIA** (Pág. 92)
  - 5'. Cipselas oblongas, costadas. Carpopodio corto. Papus biseriado, de cerdas sedosas a estrigosas. . . . . **ARBELAEZASTER** (Pág. 82)
- 1'. Cipselas glabras, pubescentes, pilosas o papilosas. . . . . 6
  - 6. Cipselas oblongas o subcilíndricas, costadas, glabras a pilosas principalmente en el ápice. . . . . **GYNOXYS** (Pág. 82)
  - 6'. Cipselas cilíndricas o prismáticas, costadas o ánguladas, glabras o pubescentes, con células epidermales lisas o papilosas. . . . . **SENECIO** (Pág. 90)

**1. ARBELAEZASTER Cuatrec.**

Cipselas 10-costadas, ligeramente planas longitudinalmente, parduscas, 2-5 x 0,5-1,0 mm, glabras a pilosas; carpopodio en forma de disco. Papus isomorfo, de numerosas cerdas blancas sedosas a minutamente estrigosas.

***Arbelaezaster ellsworthii*** (Cuatrec.) Cuatrec.

*Senecio ellsworthii* Cuatrec.

Cipselas obovoides a fusiformes, estriadas, 2,3 x 0,5 mm, glabras a pilosas; carpopodio simétrico, en forma de disco. Papus de numerosas cerdas cremosas, barbadas, de 6 mm de largo.

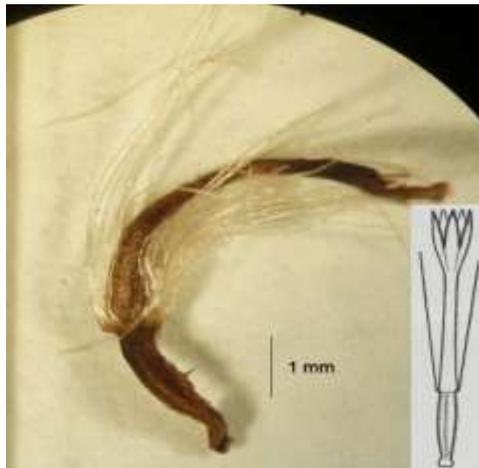


Fig. 126 *Arbelaezaster ellsworthii*, cypsela inmadura. Mucuchachí-Canaguá. 1000-2800 msnm. *Bond J.* 8936 (MER). Foto: Mata-Bonilla Juliris. Dibujo: Cuatrecasas 1986; modificado.

**2. GYNOXYS Cass.**

Cipselas oblongas o subcilíndricas, 5-10-costadas, de 3-4 mm de largo, glabras a estrigosas; carpopodio anuliforme, simétrico. Papus de numerosas cerdas escábridas más o menos rígidas, persistentes.

***Gynoxys meridana*** Cuatrec.

Cipselas oblongas a cilíndricas, ligeramente costadas, 4 x 0,6 mm, glabras, setosas en el ápice y en la base; carpopodio simétrico, anuliforme, completo. Pappus de numerosas cerdas cremosas, escábridas, de 9 mm de largo.



Fig. 127 *Gynoxys meridana*. Laguna La Honda, Sierra de Santo Domingo. 2800-4100 msnm. *Aristeguieta L.* (MER). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

***Gynoxys moritziana*** Sch.Bip. ex Wedd.

Cipselas oblongas a subcilíndricas, 3,0 x 0,5 mm, ligeramente costadas, con 4 costillas bien marcadas; glabras; carpopodio simétrico, anuliforme, completo. Pappus de numerosas cerdas cremosas, escábridas, de 6 mm de largo.

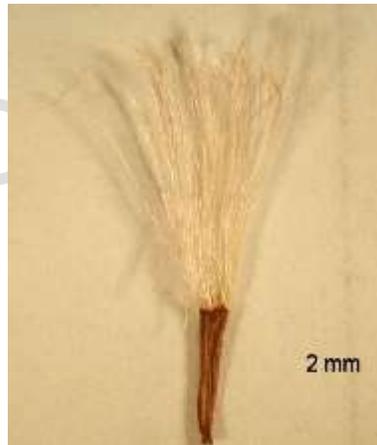


Fig. 128 *Gynoxys moritziana*. Páramo San José. 2500-4150 msnm. *Briceño B., Quevedo J. 244* (MER). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

***Gynoxys violacea*** Sch.Bip. ex Wedd.

Cipselas oblongas a subcilíndricas, estriadas, 3,2 x 0,6 mm, estrigosas principalmente en el ápice; carpopodio simétrico, anuliforme, completo. Pappus de numerosas cerdas pardo-cremosas, escábridas, de 7,5 mm de largo.



Fig. 129 *Gynoxys violácea*. Sierra Nevada, Laguna Negra. 1885-3850 msnm. Endémica. *Aristeguieta L. 819* (MER). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

### 3. LASIOCEPHALUS Willd. ex Schlecht.

Cipselas oblongas, marcadamente 2-8-costadas, con una costilla más amplia que las circundantes; glabras; carpopodio anuliforme, simétrico. Pappus persistente.

***Lasiocephalus cuencanus*** (Hieron.) Cuatrec.

*Aetheolaena cuencana* (Hieron.) B.Nord.

*Senecio cuencanus* Hieron.

Cipselas oblongas a obovoides, truncadas, finamente estriadas, 2-6-costadas, glabras; carpopodio inconspicuo. Pappus de numerosas cerdas rectas, sésiles, blanco-grisáceas, de 7-8 mm de largo.



Fig. 130 *Lasiocephalus cuencanus*. Mérida, cuenca de la quebrada de Las Cañas. 2800-4000 msnm. Endémica. Dibujo: Silva y col. 2013, modificado.

***Lasiocephalus longepenicillatus*** (Sch.Bip. ex Sandwith) Cuatrec.

*Senecio longepenicillatus* Sch. Bip. ex Sandw.

*Aetheolaena longepenicillata* (Sch.Bip. ex Sandwith) B.Nord.

Cipselas oblongas a obovoides, finamente estriadas, con dos líneas engrosadas, 2,5 x 0,4 mm, glabras; carpopodio anuliforme, simétrico, completo. Pappus de numerosas cerdas barbeladas, onduladas, blanco-grisáceas, de 6-11 mm de largo, con tricomas cortos antrorsos.

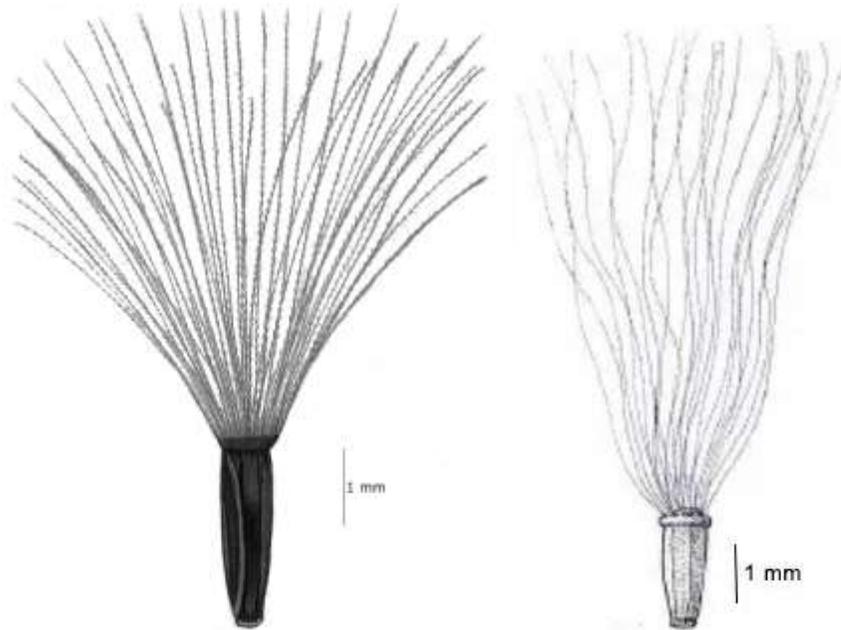


Fig. 131 *Lasiocephalus longepenicillatus*. Sierra Nevada. 2600-4400 msnm. Dibujos: Mata-Bonilla Juliris; Silva y col. 2013, modificado.

***Lasiocephalus patens*** (Kunth) Cuatrec.

*Aetheolaena patens* (Kunth) Nord.

*Senecio patens* (Kunth) DC.

Cipselas oblongas a fusiformes, finamente estriadas, 1,7-2 x 1 mm, glabras. Pappus de numerosas cerdas rectas, blanco-grisáceas, de 5-8 mm de largo.



Fig. 132 *Lasiocephalus patens*, cipsela inmadura. Sierra Nevada de Santo Domingo. 2550-4000 msnm. Dibujo: Silva y col. 2013, modificado.

#### 4. PARAGYNOXYS Cuatrec.

Cipselas oblongas a cilíndricas, levemente 10-costadas; glabras; carpopodio simétrico, completo, anuliforme. Pappus de numerosas cerdas escábridas, rígidas.

***Paragynoxys meridana*** Cuatrec.

*Gynoxys verrucosa* Badillo

*Gynoxys meridana* Cuatrec.

Cipselas oblongas a subcilíndricas, estriadas, 4 x 0,6 mm, glabras; carpopodio simétrico, anuliforme, completo. Pappus de numerosas cerdas pardas, escábridas, de 7 mm de largo.

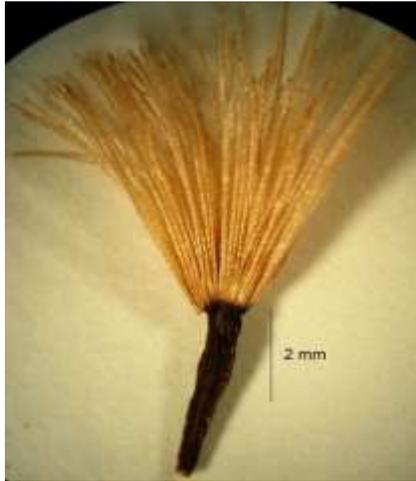


Fig. 133 *Paragynoxys meridana*. Páramo Pozo Negro. 1000-4000 msnm. Lert 1668 (MER). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

Especies excluidas:

***Paragynoxys magnifolia*** Cuatrec.; La Culata, 2800-4000 msnm. ***Paragynoxys venezuelae*** (Badillo) Cuatrec.; *Cacalia venezuelae* Badillo; *Senecio venezuelae* (Badillo) Cuatrec.; Portachuelo, 2700-3000 msnm.

#### 5. PENTACALIA Cass.

Cipselas elipsoides a obovoides, oblongas a prismáticas, de 1-3,5 mm de largo, estriadas a costadas; glabras; carpopodio simétrico, completo, anuliforme. Pappus 1-3-seriado, de numerosas cerdas sedosas, escábridas, blancas y persistentes.

***Pentacalia cachacoensis*** Cuatrec. (Cuatrec.)

*Senecio cachacoensis* Cuatrec.

*Monticalia cachacoensis* (Cuatrec.) C. Jeffrey

Cipselas oblongas a cilíndricas, estriadas, 1,5-1,7 x 0,4 mm, glabras; carpopodio simétrico, anuliforme, completo. Pappus de numerosas cerdas cremosas, barbadas, de 5 mm de largo.

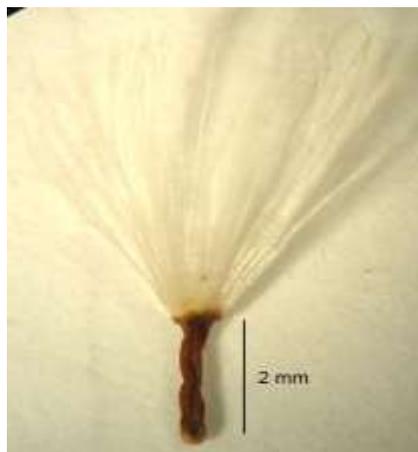


Fig. 134 *Pentacalia cachacoensis*. Sierra Nevada entre La Montaña y La Aguada. 2600-4000 msnm. Briceño B., Balza H. 3026 (LF). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

***Pentacalia colombiana*** (Cuatrec.) Cuatrec.

*Senecio colombianus* (Cuatrec.) Cuatrec.

*Dendrophorbium colombianum* (Cuatrec.) C. Jeffrey

Cipselas oblongas, costadas; carpopodio anular.

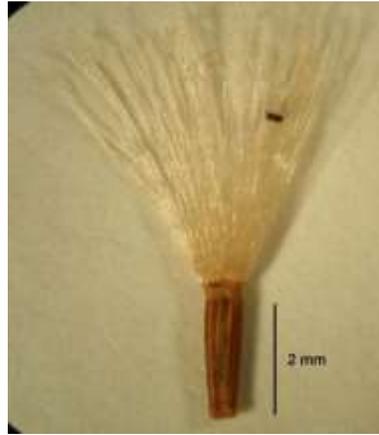


Fig. 135 *Pentacalia colombiana*. Táchira. 3200 msnm. *Badillo* (VEN). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

***Pentacalia magnicaliculata*** (Badillo) Cuatrec.

*Senecio magnicalyculatus* Badillo

*Monticalia magnicalyculata* (V.M.Badillo) C.Jeffrey

Cipselas oblongas, estriadas, 2,5-3 x 1,7-1,8 mm, glabras; carpopodio simétrico, anuliforme, completo. Pappus de numerosas cerdas blanco-cremosas, escábridas, de 6 mm de largo.



Fig. 136 *Pentacalia magnicaliculata*. Páramo El Batallón, Táchira. 2800-4000 msnm. *Briceño B., Puentes S., Mateus R. 5492* (LF). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

***Pentacalia pachypus*** (Greenm.) Cuatrec.

*Senecio pachypus* Greenm.

*Monticalia pachypus* (Greenm.) C.Jeffrey

Cipselas oblongas a cilíndricas, ligeramente planas longitudinalmente, estriadas, 1,6-1,9 x 0,3-0,4 mm, glabras; carpopodio simétrico, anuliforme, completo. Pappus de numerosas cerdas cremosas, parduzcas en las puntas, barbadadas, de 5 mm de largo.

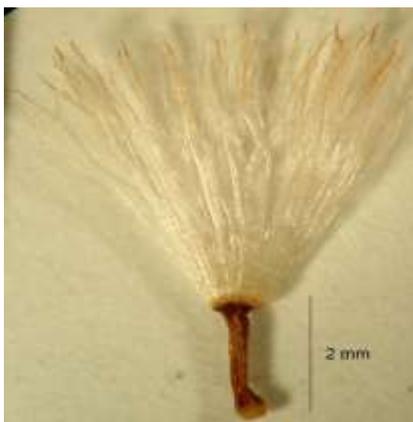


Fig. 137 *Pentacalia pachypus*. Páramo Micarachi-Gavidia. 2000-4300 msnm. Endémica para Venezuela. *Oliva F.* 335 (LF). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

***Pentacalia rex*** (Sandwith) Cuatrec.

*Senecio rex* (Sandwith) Cuatrec.

*Monticalia rex* (Sandwith) C. Jeffrey

Cipselas oblongas a cilíndricas, estriadas, 2,5-3,4 x 0,3-0,5 mm, glabras; carpopodio simétrico, anuliforme, completo. Pappus de numerosas cerdas cremosas, barbadas, de 7,5 mm de largo.



Fig. 138 *Pentacalia rex*. Páramo Los Conejos. 2800-4100 msnm. *Briceño B., Alvisu P.E., Vielma R.* 3964 (LF). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

***Pentacalia tatuyorum*** Lapp, Torrecilla y Silva

Cipselas oblongas a obpiramidales, dimorfas, glabras, las del radio 1,2-1,5 mm de largo, las del disco de 1,3-1,4 mm de largo; ambas elípticas, 5-costadas, de 0,5-0,7 mm de ancho; carpopodio anuliforme. Pappus de numerosas cerdas blanquecinas, corto-estrigosas, unidas en la base; las del radio de 4,5-5 mm de largo, las del disco de 6-7,5 mm de largo.

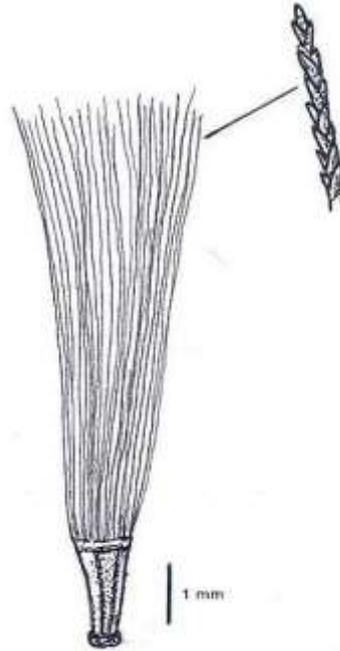


Fig. 139 *Pentacalia tatuyorum*. Páramo Las González. 3430 msnm. Endémica. Dibujo: Lapp y cols. 2016; modificado.

***Pentacalia theifolia*** (Benth) Cuatrec.

*Senecio theifolius* Benth

Cipselas oblongas a obovoides, estriadas a ligeramente costadas, 1-1,1 x 0,4-0,5 mm, glabras; carpopodio simétrico, anuliforme, completo. Papus de numerosas cerdas pardo-amarillentas, barbadas, abiertas en las puntas, de 4 mm de largo.



Fig. 140 *Pentacalia theifolia*. Páramo Chacantá-Quirorá. 1000-4000 msnm. Briceño B., Bencomo E., Quevedo J. 4690 (LF). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

***Pentacalia venezuelensis*** (Sandwith) Cuatrec.

*Senecio venezuelensis* Sandwith

*Monticalia venezuelensis* (Sandwith) C. Jeffrey

Cipselas oblongas, costadas, 2-2,7 x 0,8 mm, glabras; carpopodio simétrico, anuliforme, completo. Papus de numerosas cerdas blanco-cremosas, barbadas, de 4 mm de largo.

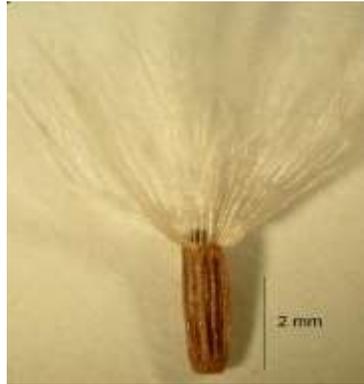


Fig. 141 *Pentacalia venezulensis*. Páramo Los Conejos. 2800-4000 msnm. Endémica. Briceño B., Alvisu P.E., Vielma R. 3973 (LF). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

Especies excluidas:

***Pentacalia abietina*** (Willd. ex Wedd.) Cuatrec.; *Senecio abietinus* Willd. ex Wedd.; *Monticalia abietina* (Willd. ex Wedd.) C.Jeffrey; Mérida, 2800-4000 msnm. ***Pentacalia andicola*** (Turcz.) Cuatrec.; *Senecio andicola* Turcz.; *Monticalia andicola* (Turcz.) C.Jeffrey; Páramo Piedras Blancas, 2800-4400 msnm. ***Pentacalia apiculata*** (Sch.Bip. ex Wedd.) Cuatrec.; *Senecio apiculatus* Sch.Bip. ex Wedd.; *Monticalia apiculata* (Sch.Bip. ex Wedd.) C.Jeffrey; Páramo La Culata, 0-4000 msnm. ***Pentacalia decomposita*** (Sch.Bip. ex Hieron.) Cuatrec.; *Senecio decompositus* Sch.Bip. ex Hieron.; Mérida, 1000-3000 msnm. ***Pentacalia flocculidens*** (Sch.Bip. ex Wedd.) Cuatrec.; *Senecio flocculidens* Sch.Bip. ex Wedd.; *Monticalia flocculidens* (Sch.Bip. ex Wedd.) C.Jeffrey; Páramo Los Colorados, 2500-4000 msnm. ***Pentacalia greenmaniana*** (Hieron.) Cuatrec.; *Senecio greenmanianus* Hieron.; *Monticalia greenmaniana* (Hieron.) C.Jeffrey; Páramo Mucuchíes, 2500-4500 msnm. ***Pentacalia imbricatifolia*** (Sch.Bip. ex Wedd.) Cuatrec.; *Senecio imbricatifolius* Sch.Bip. ex Wedd.; *Monticalia imbricatifolia* (Sch.Bip. ex Wedd.) C.Jeffrey; Páramo Mucuchíes, 2800-4765 msnm. ***Pentacalia involuta*** (Klatt) Cuatrec.; *Senecio involutus* Klatt; Mucubají, 2800-4000 msnm; endémica. ***Pentacalia libertatis*** (Cuatrec.) Cuatrec.; *Senecio libertatis* Cuatrec.; Loma La Libertad, 1000-2900 msnm; endémica. ***Pentacalia mason-halei*** (Ruiz-Terán & López-Fig.) Cuatrec.; *Senecio masonhalei* Ruiz-Terán & López-Fig.; *Monticalia masonhalei* (Ruiz-Terán & López-Fig.) C.Jeffrey; Mérida, 2800-4000 msnm; endémica. ***Pentacalia micropachyphylla*** (Cuatrec.) Cuatrec.; *Senecio micropachyphylla* Cuatrec.; *Monticalia micropachyphylla* (Cuatrec.) C.Jeffrey; Sierra Nevada, 2800-4000 msnm; endémica. ***Pentacalia nigrostagnosa*** (Cuatrec.) Cuatrec.; *Senecio nigrostagnosus* Cuatrec.; *Monticalia nigrostagnosus* (Cuatrec.) C.Jeffrey; Laguna Negra, 2800-4300 msnm; endémica. ***Pentacalia quiroarana*** (Cuatrec.) Cuatrec.; *Senecio quiroaranus* Cuatrec.; *Monticalia quiroarana* (Cuatrec.) C.Jeffrey; Quiroará, 2800-4000 msnm; endémica. ***Pentacalia reflexa*** (Kunth) Cuatrec.; *Dedrophorbium reflexum* (Kunth) C.Jeffrey; *Senecio reflexus* Kunth; Mucuchíes, 1700-3400 msnm; endémica. ***Pentacalia ruiteranii*** (Cuatrec.) Cuatrec.; *Senecio ruiteranii* Cuatrec.; *Monticalia ruiteranii* (Cuatrec.) C.Jeffrey; Mérida, 2800-4000 msnm. ***Pentacalia sclerosa*** (Cuatrec.) Cuatrec.; *Senecio sclerosus* Cuatrec.; *Monticalia sclerosa* (Cuatrec.) C.Jeffrey; Páramo Piedras Blancas, 2800-4610 msnm. ***Pentacalia scortifolia*** (Greenm.) Cuatrec.; *Senecio scortifolius* Greenm.; Páramo Aricagua, 1000-2800 msnm. ***Pentacalia tunamensis*** (Cuatrec.) Cuatrec.; *Senecio tunamensis* Cuatrec.; *Monticalia tunamensis* (Cuatrec.) C.Jeffrey; Páramo Tuñame, 2800-4000 msnm; endémica. ***Pentacalia vicelliptica*** (Cuatrec.) Cuatrec.; *Senecio vicellipticus* Cuatrec.; Sierra Nevada, 1800-3800 msnm. ***Pentacalia vulpinaris*** (Cuatrec.) Cuatrec.; *Senecio vulpinaris* Cuatrec.; Timotes-Paramito, 2285-3290 msnm.

## 6. SENECIO L.

Cipselas más o menos cilíndricas o prismáticas, 5-10-costadas, glabras a pilosas; carpopodio anuliforme. Pappus uniseriado, de abundantes cerdas escabrosas, generalmente blancas o rojizas, persistentes o frágiles.

***Senecio wedglacialis*** Cuatrec.

*Senecio formosus* Kunth

Cipselas cilíndricas a fusiformes, 1,5-1,7 x 0,3-0,4 mm, estriadas a finamente costadas, ligeramente planas longitudinalmente, de color marrón, glabras; carpopodio anuliforme, asimétrico. Papus uniseriado, de numerosas cerdas blancas, capilares a minutamente barbeladas, de 5-5,5 mm de largo, persistentes.



Fig. 142 *Senecio wedglacialis*. Páramo El Banco. 2800-4360 msnm. Briceño B., Molinillo M., Bodson T. 3743 (LF). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

***Senecio funckii*** Sch.Bip.

Cipselas inmaduras. Las de las flores liguladas fusiformes, 1,6 x 0,2 mm, estriadas, glabras; carpopodio anuliforme, simétrico, completo; papus uniseriado, de numerosas cerdas blanco-cremosas, escábridas, de 7 mm de largo. Las de las flores tubuladas 1,8 x 0,3 mm; papus uniseriado, de numerosas cerdas translúcidas, rojizas en la base, barbeladas, de 8 mm de largo.



Fig. 143 *Senecio funckii*, cipsela inmadura. Páramo El Banco. 2900-4300 msnm. Briceño B., Molinillo M., Hernández M. 3407 (LF). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

***Senecio vulgaris*** L.

*Erigeron senecio* Sch.Bip. ex Webb & Berthel.

Cipselas fusiformes, 0-11-costadas, 2-3 x 0,3-0,6 mm; pubescentes, con tricomas simples; carpopodio inconspicuo. Papus uniseriado, de numerosas cerdas barbeladas, blancas, individualmente deciduas, de 5-10 mm de largo.



Fig. 144 *Senecio vulgaris*. Mérida. 1000-2800 msnm. Foto: Lucid Key Server 2019; modificada.

Especie excluida:

***Senecio aristeguietae*** Cuatrec.; Páramo La Culata, 3200-4570 msnm; endémica.

### 7. WERNERIA Kunth

Cipselas obovoides a elipsoides, glabras; carpopodio inconspicuo. Papus uniseriado, de numerosas cerdas escábridas o raras veces barbeladas.

***Werneria pygmaea*** Gillies ex Hook. & Arn

*Werneria minima* Walp

*Werneria pygmaea* var. *apiculata* (Sch.Bip.) Wedd.

Cipselas elipsoides, estriadas, 1,1 x 0,5 mm, glabras; carpopodio poco desarrollado o inconspicuo. Papus de numerosas cerdas amarillo-cremosas, barbadas, de 5 mm de largo.



Fig. 145 *Werneria pygmaea*, cipsela inmadura. Páramo El Águila-Piedras Blancas. 2800-4400 msnm. *Aristeguieta* L. 015823 (MER). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

## TRIBU XIV. TAGETEAE Cass.

### 1. TAGETES L.

Cipselas lineales a oblanceoladas, obpiramidales o fusiformes, ligeramente planas longitudinalmente, lisas o estriadas, angulosas o costadas; glabras o pubescentes; carpopodio inconspicuo. Papus uniseriado, de 2-5(-10) con páleas libres o fusionadas en la base, caducas o persistentes, algunas

aristiformes, rígidas, largas, delgadas, de margen entero o ciliado, y otras escariosas, cortas, anchas, múticas; o todas aristiformes, ocasionalmente ensanchadas; raramente ausente.

***Tagetes filifolia*** Lag.

*Tagetes scabra* Brandege

*Tagetes anisata* Lillo

Cipselas fusiformes, estrigilosas, estriadas, 3-6 x 0,5 mm; espaciadamente pilosas a lo largo de los filos hasta glabrescentes; carpodidio fuertemente asimétrico, corto, anuliforme, completo, volteado hacia un lado. Pappus de 2-3 aristas con escamas en la base de 3-4 mm de largo, y 2 escamas laceradas al margen de 1-2 mm de largo.

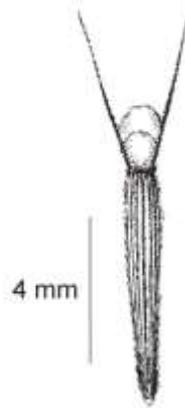


Fig. 146 *Tagetes filifolia*. Páramo El Tambor. 1700-3200 msnm. Dibujo: Villarreal 2003, modificado.

Especie excluida:

***Tagetes terniflora*** Kunth; *Tagetes cabreræ* M.Ferraro; El Molino, 1000-2800 msnm.

www.bdigital.ula.ve

#### TRIBU XV. VERNONIEAE Cass.

##### 1. LEPIDAPLOA Cass.

Cipselas obovoides a piramidales y truncadas en el ápice, 8-10-costadas, de 1-1,5 mm de largo, setulíferas y glandulosas; carpodidio anuliforme, simétrico. Pappus biseriado, heteromorfo; la serie externa de escamas cortas; la interna de cerdas capilares largas.

***Lepidaploa ruizteranii*** (Badillo) Badillo

*Vernonia ruizteranii* Badillo

Cipselas obcónicas a obovoides, 1,1 x 0,8 mm, abundantemente setosas; carpodidio simétrico, anuliforme, completo. Pappus biseriado, la serie externa de escamas barbadas, cremoso-amarillentas, de 2,5 mm de largo; la serie interna de numerosas cerdas cremoso-amarillentas, barbeladas, anchas en la base, de 8,5 mm de largo.



Fig. 147 *Lepidaploa ruizteranii*. El Paramito vía El Morro, Páramo El Mocaz. 1350-3100 msnm. Endémica. Ruiz-Terán L., López-Figueiras M. 9539 (MERF). Foto: Mata-Bonilla Juliris.

Para tener una visión más amplia de la distribución de las cipselas por tribu y género en las diferentes franjas altitudinales se presenta un resumen en la tabla 3.

Tabla 3. Número de géneros y especies y distribución altitudinal de las diferentes tribus de Asteráceas presentes en los páramos de Mérida, con los respectivos caracteres diagnósticos.

Tribu	Nº géneros	Nº especies	Altitud (msnm)	Caracteres generales
Anthemideae	4	4	1000-4300	Papus ausente; carpopodio ausente; glabras a glandulosas
Millerieae	9	60	0-4530	Papus ausente; carpopodio asimétrico o reducido; glabras a pilosas
Perityleae	1	1	1000-3500	Papus ausente; carpopodio simétrico; glabras
Heliantheae	6	12	0-4000	Papus aristado o ausente; carpopodio ausente o asimétrico; pilosas, glandulosas o glabras
Coreopsidaeae	2	7	0-4500	Papus aristado; carpopodio ausente o reducido; glabras a pubescentes
Bahieae	1	1	2500-4000	Papus de escamas; carpopodio corto; glabras a pubescentes
Tageteae	1	2	1000-3200	Papus paleáceo; carpopodio corto; glabras a pubescentes
Astereae	11	33	50-4900	Papus de cerdas, reducido o ausente; carpopodio anuliforme; glabras, pubescentes o glandulosas
Cichorieae	3	8	1280-4900	Papus de cerdas; carpopodio asimétrico; glabras a tuberculadas
Eupatorieae	14	41	0-4300	Papus de cerdas; carpopodio variable; glandulosas, pilosas o glabras
Gnaphalieae	6	29	500-4500	Papus de cerdas; carpopodio ausente; pilosas, con tricomas globosos o clavados
Liabeae	3	3	1200-3500	Papus de cerdas; carpopodio ausente o reducido; pilosas
Mutisieae	2	4	400-3900	Papus de cerdas; carpopodio ausente; glabras a pubescentes
Senecioneae	7	43	0-4765	Papus de cerdas; carpopodio simétrico; glabras
Vernonieae	1	1	1350-3100	Papus de cerdas o escamas; carpopodio simétrico; glandulosas

## Discusión y Conclusiones

Las cipselas de 74 géneros fueron caracterizadas morfológicamente; representando el 100% de los géneros de Asteráceas que se encuentran presentes en los páramos merideños. A su vez, 138 de las 249 especies (55%) fueron descritas e ilustradas, es decir, al menos una especie dentro de cada género. La forma, el tamaño, la superficie, el carpopodio y el papus constituyen los caracteres morfológicos estudiados. Algunos de ellos presentan micro-caracteres de mayor importancia para la taxonomía de grupos como el número de costillas, el tipo de indumento y la forma del carpopodio, además de algunos elementos específicos del papus, como el número de series, el tipo de estructura (escamas, aristas o cerdas), el subtipo de cerda, y la persistencia del mismo (Roque y Bautista 2008; Jana y Mukherjee 2018), atributos que constituyen un gran aporte para la identificación de frutos aislados, especialmente fuera de las épocas de floración (Das y cols. 2018). El color de la cipsela no fue tomado en cuenta como atributo para descripción pues cambia dependiendo del estado de madurez del fruto, método de colección y tiempo de la muestra botánica en el herbario.

La forma de las cipselas encontradas fueron: cilíndricas como en los géneros *Tanacetum*, *Erigeron*, *Hieracium*, *Jungia*, y *Gynoxys*; lineares como en *Bidens* y en las cipselas del radio del género *Steiractinia*; fusiformes como en *Blakiella*, *Chevreulia*, *Laestadia*, *Noticastrum*, *Tagetes* y *Senecio*; elipsoides como *Conyza*, *Oritrophium* y *Werneria*; obovoides como en *Alepidocline*, *Austroeupatorium*, *Critoniella*, *Diplostephium*, *Galinsoga*, *Hinterhubera*, *Laennecia*, *Oxylobus* y *Sonchus*; ovoides como en el género *Chaptalia*; oblongas como en *Erigeron*, *Lasiocephalus* y *Pentacalia*; obcónicas como en *Coespeletia*, *Smallanthus* y *Viguiera*; obpiramidales como en los géneros *Schkuhria* y *Verbesina*; y oblanceoladas como en *Trichogonia*. También se observaron otras formas intermedias como por ejemplo obovoide-oblongas (*Ageratina*, *Ageratum*, *Badilloa*, *Chromolaena*, *Fleischmannia*, *Hebeclinium*, *Lourteigia*, *Mikannia*, *Oligactis*, *Oyedaea* y *Stevia*), elipsoide-oblongas (*Gnaphalium*), elipsoide-fusiformes (*Gamochoeta*), elipsoide-ovoides (*Achyrocline*), elipsoide-obovoides (*Alloispermum*, *Baccharis*, *Erato*, *Jaegeria*, *Mniodes*, *Munozia* y *Sigesbeckia*), obovoide-obpiramidales (*Ambrosia* y las cipselas del disco del género *Steiractinia*), y cilíndrico-fusiformes (*Belloa* e *Hypochaeris*). Con respecto al número de ángulos, las cipselas pueden ser trígonas, como en los géneros *Alloispermum*, *Carramboa*, *Espeletia*, *Espeletopsis*, *Galinsoga*, *Libanothamnus* (excepto en *Libanothamnus lucidus* que son tetrágonas), *Ruilopezia* (excepto en *Ruilopezia josephensis* cuyas cipselas son tetrágonas) y *Sigesbeckia*; o tetrágonas como en el género *Coespeletia* (excepto en *Coespeletia timotensis* las cuales son trígonas), todos miembros de la tribu Millerieae (Marzocca 1985; Roque y Bautista 2008). También hay variación en cuanto a la simetría de las secciones transversal y longitudinal, hallándose cipselas planas longitudinalmente en 32 de los géneros, mientras que los restantes 42 géneros no presentan cipselas comprimidas. Esta diversidad morfológica algunas veces se presenta incluso dentro de una misma especie debido a que la disposición de las cipselas dentro del capítulo puede influir en la forma de las mismas, por lo que algunos autores lo descartan como carácter diagnóstico (Benedí-González y Molero-Briones 1985); sin embargo, el rasgo de cipselas comprimidas o longitudinalmente planas es de gran utilidad para la separación de géneros e incluso tribus.

En cuanto al tamaño de las cipselas, se encontró que en la mayoría de las descripciones no se especifica el ancho, y en muy pocas el largo de las mismas, como en los trabajos de Aristeguieta 1964, Gatusso y cols. 2008, Hernández-Rodríguez 2011 y Wiggins y Porter 1971. Para completar estos datos, se realizó la medición tanto de la longitud como del ancho de las cipselas procedentes de las muestras de colecciones; de igual forma, se calculó el ancho a partir de la escala de las ilustraciones encontradas en la bibliografía y se incorporó dichas medidas a la descripción de las respectivas especies. No obstante, dicho carácter fue tomado sólo como un dato complementario y no como de diagnóstico.

Otro rasgo determinante para la clasificación taxonómica es la presencia o ausencia de indumentos y el tipo de indumento en la superficie de las cipselas, y fueron encontrados los siguientes grupos de cipselas:

Cipselas rostradas: de la tribu Astereae, 3 de 11 géneros (27%); de la tribu Cichorieae, 1 de 3 géneros (33%); de la tribu Gnaphalieae, 1 de 6 géneros (17%); y de la tribu Mutisieae, 1 de 2 géneros (50%).

Cipselas aladas: de la tribu Anthemideae, 2 de 4 géneros (50%); de la tribu Coreopsideae, algunas cipselas del género *Heterosperma* (1 de 2 géneros, 50%); y de la tribu Heliantheae, 2 de 6 géneros (33%).

En referencia a la presencia de costillas, se observó una mayor uniformidad entre las tribus, aunque el número de las mismas es más variable; se obtuvo que: de la tribu Heliantheae, 3 de los 6 géneros presentan costillas (50%); de la tribu Astereae, 9 de 11 géneros (82%); de la tribu Millerieae, 10 de los 12 géneros (83%), si bien algunos de ellos también presentan la característica de cipselas estriadas; de la tribu Senecioneae, 6 de los 7 géneros (86%); mientras que de las tribus Bahieae, Cichorieae, Eupatorieae, Liabeae, Perityleae y Vernoniae, el 100% de los géneros presenta dicha característica. Por su parte, sólo 1 género de las tribus Anthemideae y Mutisieae poseen cipselas costadas o angulosas. Con esta información se corrobora la importancia taxonómica de dicho carácter a nivel de género y tribu (Jana y Mukherjee 2018).

Algunos géneros pueden presentar cierta variación gradual entre estrías y costillas, especialmente en la tribu Millerieae, como en el caso de *Galinsoga*, *Jaegeria*, *Sigesbeckia* y *Smallanthus*, los cuales pueden mostrar desde unas pocas o múltiples costillas finas hasta numerosas estrías, además de los géneros *Alepidocline* y *Alloispermum* que sólo presentan estrías. También pueden encontrarse estrías en otros géneros de tribus diferentes, como en *Achyrocline*, *Jungia* y *Tagetes*. Por su parte, el número de costillas oscila entre 2 (como en el género *Myriactis*) y 20 (como en el caso de *Sonchus*) o incluso múltiples (como en *Noticastrum*), siendo éstas más parecidas a ángulos cuando se trata de unas pocas, y más parecidas a estrías cuando su número aumenta. Las tribus con mayor uniformidad en cuanto al número de costillas son la tribu Eupatorieae con 5 costillas en la mayoría de los géneros, la tribu Senecioneae con alrededor de 10 costillas en las cipselas de cada género, y la tribu Millerieae que presenta entre 3 y 4 ángulos en casi todos los géneros.

Existe también una gran diversidad en cuanto al tipo de indumentos que presentan las cipselas en su superficie, desde completamente glabras como en los géneros *Coespeletia*, *Espeletia*, *Espeletiopsis* y *Ruilopezia* del Complejo *Espeletia* y otros géneros de la tribu Millerieae, hasta densamente pubescentes o setosas como en el caso de *Laennecia*, *Lepidaploa* y *Oritrophium*, pasando por cipselas pilosas sólo en una región específica, como en *Soliva* cuyos tricomas se concentran en el ápice, o como en *Schkuhria* y *Ageratina* que los presentan sobre las costillas, o cipselas con un cuerpo piloso en su totalidad. A su vez, las cipselas pueden ser puberulentas cuando los tricomas son cortos y escasos como en *Mikannia*, o pubescentes si son más alargados y abundantes como en los géneros *Laennecia*, *Lepidoploa* y *Oritrophium*; también pueden hallarse cipselas que, dependiendo de la abundancia y longitud de los tricomas, se denominan hirtas o hirsutas como la de los géneros *Oxylobus* y *Stevia*, hispídas como en *Bidens*, e hispíduladas o hispíduladas como en *Galinsoga*, y se usa el término de estrigosas cuando los tricomas son mucho más abundantes, largos y ascendentes como se observa en las especies de los géneros *Hinterhubera* y *Steiractinia* (Font Quer 2000; Zhu y cols. 2011).

Otros tipos de indumentos encontrados son los conocidos como tricomas clavados, presentes en *Chevreulia* y *Gnaphalium*, los tricomas dobles o gemelos como en *Gamochoaeta*, y los tricomas globosos de *Belloa* y *Mniodes*, pero pueden hallarse gradaciones intermedias entre un tipo y otro en estos últimos géneros. Igualmente, algunas cipselas presentan indumentos glandulares como en los géneros *Austroeupatorium*, *Critoniella*, *Plagiocheilus* y *Tanacetum* con superficies glandulosas, papilosas como en *Badilloa* y *Achyrocline*, o rugosas o tuberculadas como en los géneros *Sonchus*, *Hebeclinium* y en la especie *Hieracium erianthum*. Pueden encontrarse, también, especies con más de un tipo de tricoma, como por ejemplo en el género *Conyza* que presenta cipselas pubescentes, puberulentas y con algunos tricomas.

Como puede apreciarse, la amplia diversidad de indumentos y de micro-caracteres de las cerdas dificulta el uso de este carácter para uniformizar los grupos entre las diferentes tribus y géneros; no obstante, no deja de tener gran importancia taxonómica entre categorías inferiores, en donde puede ser relevante para la identificación de especies (Mukherjee y Nordenstam 2012). Entre los micro-caracteres del pappus se encuentran el subtipo de cerda y la persistencia del mismo. Ambos rasgos son muy variables entre las tribus, e incluso en algunos casos puede también variar dentro de un mismo género. Tal es el caso del género *Diplostephium*, que en su serie interna puede presentar cerdas capilares alargadas, cerdas barbeladas o cerdas escábridadas o plumosas. Además de estos tres tipos de cerdas también pueden encontrarse cerdas con tricomas antrorsos o retrorsos en las proyecciones

laterales, siendo los de tipo antrorso los más frecuentes, mientras que los de tipo retrorso están presentes en géneros como *Laennecia*, *Mikania*, *Gamochaeta* y *Gnaphalium*. En cuanto a la persistencia, se halló que en la mayoría de los géneros el papus es persistente, y en algunos pocos géneros como *Laennecia*, *Ageratina*, *Achyrocline* y *Gnaphalium*, las cerdas son deciduas individualmente, o bien deciduas conjuntamente, como en los géneros *Lourteigia*, *Gamochaeta* y *Mniodes*, cuyas cerdas están generalmente unidas entre sí en su base. Algunos otros géneros como *Sonchus*, *Fleischmannia*, *Chaptalia* y *Jungia* presentan cipselas con papus persistente o caedizo.

Frantzen y Bouman (1989) encontraron que 26 de las 29 especies de Compuestas estudiadas en el Páramo Boca Grande de la Cordillera Oriental de Colombia pertenecían a la categoría de dispersión por anemocoria, específicamente de tipo plumoso favorecido por la presencia de un papus de aristas o cerdas o de una estructura con tricomas; otras dos especies fueron ubicadas en la categoría de dispersión por epizocoria, y solamente una especie fue caracterizada por tener la barocoria como estrategia de dispersión. Esta última perteneciente al género *Espeletia*, que también presentan la particularidad de estar en el grupo de las semillas con mayor peso dentro de las Compuestas estudiadas. Estos autores también hallaron que a mayor altitud, la dispersión por anemocoria asociada a la presencia de un papus de tipo cerdoso o aristado se hace más común, lo cual concuerda con lo encontrado en este estudio donde las tribus que alcanzan mayores altitudes también tienen este tipo de papus entre sus características generales como se refleja en la tabla 3.

Sin embargo, el caso del Complejo *Espeletia*, cuyos géneros se encuentran hasta a 4500 msnm en los páramos de Mérida y cuyas cipselas son totalmente desprovistas de papus, puede ser explicado desde el punto de vista adaptativo, tal como lo plantea Kozłowski (2012): “Para algunas plantas, la dispersión de semillas a grandes distancias puede no ser tan ventajoso, especialmente cuando éstas requieren de condiciones ecológicas específicas como crecer en un nicho rodeado por una localidad desfavorable, como en zonas desérticas o islas, o cuando se necesita de un agente en particular para la polinización”. Los procesos de formación orogénica en los Andes del norte y centrales y los periodos glaciales e interglaciales que ocurrieron en esta región durante el Pleistoceno actuaron como “islas” que favorecieron la especiación in situ en los géneros del complejo *Espeletia* y de otros géneros de la subtribu *Espeletiinae*, antigua tribu *Heliantheae* (Pouchon y cols. 2018, Rojas-Rojas y cols. 2018), los cuales se diferenciaron rápidamente de su ancestro común probablemente proveniente del norte (Morillo y Briceño 2000), y se adaptaron a las condiciones extremas de los páramos andinos, una de cuyas adaptaciones fue la pérdida del papus y la dispersión de las semillas por gravedad (Díazgranados 2012).

Según Funk y cols. (2009), la anemocoria facilitada por el desarrollo de un papus constituido por cerdas parece ser un carácter plesiomórfico, es decir, un carácter ancestral en las Compuestas, y más bien la modificación o ausencia del mismo vendría a representar una novedad evolutiva en la familia en respuesta a la aparición de factores diferentes que intervienen en la dispersión de las semillas, tales como el agua, insectos y otros animales. Por esta razón, la asociación y comparación de los géneros con ausencia de papus o con papus escamoso tiene mayor significancia taxonómica al ser éstas apomorfias. En este sentido, se halló que 14 de los 74 géneros carecen de todo tipo de estructura de dispersión en forma de papus, pertenecientes principalmente a las tribus *Anthemideae* (3 de 4 géneros) y *Millerieae* (7 de 12 géneros); otros 5 géneros presentan papus ausente o reducido a un pequeño anillo, 4 de ellos de la tribu *Millerieae*; 10 géneros presentan aristas o escamas dispuestas en un papus coroniforme, éstos dentro de 6 tribus diferentes, siendo la tribu *Heliantheae* la de mayor abundancia (3 de 6 géneros); en algunos casos las escamas pueden estar acompañadas por una segunda serie constituida por cerdas, y 6 de los 74 géneros exhiben dichas características, 3 de ellos de la tribu *Astereae*. Finalmente, el 53% de los géneros (39 de 74) poseen un papus cerdoso, cuyas cerdas pueden estar dispuestas en una serie (33 géneros) o en varias series (6 géneros); la mayor parte de estos géneros corresponden a las tribus *Eupatorieae* (11 géneros), *Gnaphalieae* (6 géneros), *Senecioneae* (4 géneros) y *Cichorieae* (3 géneros).

En resumen, alrededor del 60% de los géneros conservan el carácter ancestral de un papus constituido por cerdas, bien sea solas o acompañadas por escamas, dispuestas en una o en varias series, apoyando el planteamiento hecho por Funk y cols. (2009) sobre la plesiomorfia de este carácter, si bien no implica una relación taxonómica directa entre las tribus que lo presentan. En contraste, otra gran parte de los géneros (19%) muestran una reducción drástica del papus hasta su total ausencia,

principalmente dentro de las tribus *Millerieae* y *Heliantheae*, antes incluidas ambas en una sola tribu, y de las tribus *Anthemideae* y *Perityleae*. No obstante, a pesar de compartir dicha característica, existe una gran diferencia entre estas tribus: la primera presenta el más alto porcentaje de endemismo en el país, la segunda cuenta tanto con especies endémicas como introducidas, mientras que en las dos últimas no se reportan especies endémicas en Venezuela (Morillo y Briceño 2000). Esto conlleva a pensar que mientras en unas especies la pérdida del papus pudo deberse a su adaptación a las condiciones ambientales por un proceso de especiación in situ, en otras que han sido introducidas, cultivadas y naturalizadas desde otras regiones del mundo, dicha modificación pudo haber ocurrido por diferentes vías y en diferentes épocas.

Otro de los factores que entran en juego en la efectividad de dispersión es la abscisión de los frutos que, en el caso de las Compuestas, está relacionada a la morfología del carpodidio (Funk y cols. 2009). De igual forma, el análisis de micro-caracteres en el carpodidio puede aportar datos claves para la determinación taxonómica a nivel de tribu, subtribu, género e incluso especie (Shekhar y cols. 2011; Funk y cols. 2009). Sin embargo, se encontró que en la mayoría de las descripciones halladas en la bibliografía no se detallan dichos caracteres, y en muchas de ellas ni siquiera se registra la presencia o ausencia del mismo.

Algunos de estos macro y micro-caracteres incluyen: la estructura de las células y su diferenciación con respecto a las células de la pared del cuerpo de la cipsela, la forma de dichas células y su distribución en una o varias capas, el tamaño del carpodidio, la regularidad del borde, su simetría, entre otros rasgos (Mukherjee y Nordenstam 2004). Por falta de la instrumentación especializada, en este trabajo solo se tomó en cuenta la presencia o ausencia, la simetría y la forma general del carpodidio.

En este sentido, se encontró que el 24% de los géneros carecen de carpodidio, al menos desde el punto de vista morfológico, ya que para comprobar una verdadera ausencia anatómica se requiere de un mejor análisis de la estructura de las células (Mukherjee y Nordenstam 2004); esta característica se observó de forma bastante uniforme entre las tribus, siendo un rasgo característico en las tribus *Anthemideae*, *Gnaphalieae* y *Heliantheae*. Por su parte, igual cantidad de géneros presentó un carpodidio inconspicuo, reducido o poco desarrollado, observándose principalmente entre las *Heliantheae* y *Millerieae*. En cuanto a la forma, la más común es la forma de anillo, vista en 19 géneros (26%), seguida por una forma cilíndrica más engrosada (8%), o en forma de copa, de disco o de nudo, cada una de éstas representada por un único género. La simetría es también un carácter uniforme en los géneros dentro de cada tribu, excepto en la tribu *Eupatorieae* donde se observan cipselas con carpodidio tanto simétrico como asimétrico; se notó que la simetría puede verse también influenciada por la curvatura que presentan algunas cipselas debido a su disposición y abundancia dentro del capítulo, como en los géneros *Trichogonia* y *Sigesbeckia*.

Se concluye que la amplia diversidad observada conduce a rechazar la hipótesis, al menos parcialmente, de que la forma de las cipselas como estructura de dispersión sería similar en ambientes similares; y al igual que lo plantean Frantsen y Bouman (1989), esto supone una relación entre varios factores como la forma de crecimiento, el hábito de la planta, las condiciones ambientales dentro de las diferentes subregiones del páramo, y la estrategia de dispersión desarrollada por las distintas especies.

Estudios posteriores donde se amplíe el número de especies descritas e ilustradas y se analicen junto con otros aspectos biológicos y ecológicos como el hábito de la planta, la forma de agrupación o dispersión de los individuos de una misma especie en campo, e incluso las estrategias evolutivas y adaptativas para los distintos géneros merideños, podrían aportar mayores indicios de cómo interpretar la relación entre la morfología de las cipselas de *Asteráceas* y su efectividad como colonizadoras.

## Referencias Bibliográficas

- Acosta-Solís, M. 1968. Divisiones Fitogeográficas y Formaciones Geobotánicas de Ecuador. Casa de la Cultura Ecuatoriana, Quito, Ecuador.
- Aranguren, A., G. Morillo y M. Farías. 2008. Distribución geográfica y clave de las especies del género *Oritrophium* (Kunth) Cuatrec. (Asteraceae). *Acta Botánica Venezuelica* 31(1): 81-106.
- Aristeguieta, L. 1964. Compositae. Págs. 1-950 en: Lasser, T. (Ed.): *Flora de Venezuela* 10(1-2). Instituto Botánico. Dirección de Recursos Naturales Renovables. Ministerio de Agricultura y Cría. Caracas, Venezuela.
- Azócar, A. 1974. Estudio Ecológico del Páramo de Mucubají. Trabajo de ascenso presentado en la Facultad de Ciencias de la Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela.
- Azócar, A. y M. Fariñas. 2003. Páramos. Págs. 716-733 en: M. Aguilera, A. Azócar y E. González-Jiménez (Eds.): *Biodiversidad en Venezuela*. Tomo II. Fondo Nacional de Ciencia, Tecnología e Innovación (FONACIT) - Fundación Polar, Caracas, Venezuela.
- Badillo, V.M. 1996. Algunas especies notables de la tribu Gnaphalieae (Asteraceae) de Venezuela. *Biollania* 6: 235-242.
- Badillo, V.M. 2000. Nuevas o interesantes especies de Compuestas (Asteraceae) de Venezuela. *Ernstia* 10(1):3-26.
- Benedí-González, C. y J. Molero-Briones. 1985. Carpología del género *Anthemis* L. en la Península Ibérica e Islas Baleares. *Collect. Bot.* 16(1):77-87.
- Biodiversity Heritage Library. 2017. Página Web. Disponible en <http://www.biodiversitylibrary.org/>
- Briceño, B. y G. Morillo. 2002. Catálogo abreviado de las plantas con flores de los páramos de Venezuela. Parte I. Dicotiledóneas (Magnoliopsida). *Acta Botánica Venezuelica* 25(1): 1-46.
- Byng, J.W. 2014. *The Flowering Plants Handbook: a practical guide to families and genera of the world*. Plant Gateway, Hertford, Inglaterra.
- Cuatrecasas, J. 1958. Aspectos de la vegetación natural de Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 10:221-269.
- Cuatrecasas, J. 1986. Dos géneros nuevos de Compositae de Colombia. *Caldasia* 15(71-75): 1-14.
- Cuello, N.L., A.M. Cleef y G. Aymard. 2010. Phytogeography of the vascular páramo flora of Ramal de Guaramacal (Andes, Venezuela) and its ties to other páramo floras. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 67(2): 177-193.
- Das, D., B.K. Jana y S.K. Mukherjee. 2018. Cypselar morphology of twenty three species of the family Compositae. Págs. 255-274, en: Chourasia, H.K. y D.P. Mishra (Eds.), *Plant Systematics Biotechnology: Challenges*. Today & Tomorrow's Printers and Publishers, India.
- De Robert, P. y M. Monasterio. 1995. Cambios y continuidades en el sistema triguero de la cordillera de Mérida, Venezuela. *Scientia Guaianae* 5: 269-296.
- Díazgranados, M. 2012. A nomenclátor for the frailejones (Espeletiinae Cuatrec., Asteraceae). *PhytoKeys* 16:1-52.

Dillon, M.O. y A. Sagástegui-Alva. 1991. Sinopsis de los géneros Gnaphaliinae (Asteraceae-Inuleae) de Sudamérica. *Arnaldoa* 1(2): 5-91. Disponible en <https://biodiversitylibrary.org/page/40574894>

Duno de Stefano, R., F. Stauffer, R. Riina, O. Huber, G. Aymard, O. Hokche, P.E. Berry y W. Meier. 2009. Assessment of vascular plant diversity and endemism in Venezuela. *Candollea* 64(2):203-212.

Encyclopedia of Life. 2017. Página Web. Disponible en <http://www.eol.org/>.

Esau, K. 1977. *Anatomy of Seed Plants*. Jhon Wiley & Sons, E.U.A.

Flórez, A. 2002. Movilidad altitudinal de páramos y glaciares en los andes colombianos. Págs. 80-97 en: Jaramillo, C.A. (Ed.), Congreso Mundial de Páramos. Memorias Tomo I. Conservación Internacional Colombia, Corporación Autónoma Regional de Cundinamarca, Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales, Ministerio del Medio Ambiente. Colombia.

Font Quer, P. 2000. *Diccionario de Botánica*. Ediciones Península, Barcelona, España.

Frantzen, N.M.L.H.F. y F. Bouman. 1989. Dispersal and growth form patterns of some zonal páramo vegetation types. *Acta Bot. Neerl.* 38(4): 449-465.

Freire Fierro, A. 2004. *Botánica Sistemática Ecuatoriana*. Missouri Botanical Garden, FUNDACYT, QCNE, RLB y FUNBOTANICA. Murray Print, St. Louis, Missouri, E.U.A.

Freire, S.E. 2008. Generalidades e importancia de las Compuestas. Págs. 38-52 en: Freire, S.E. y A.M. Molina (Eds.), *Flora Chaqueña: Compositae*. Colección Científica del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. Ediciones del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA). Argentina.

Freire, S.E., M.A. Chemisquy, A.A. Anderberg, S.G. Beck, R.I. Meneses, B. Loeuille y E. Urtubey. 2014. The *Lucilia* group (Asteraceae, Gnaphalieae): phylogenetic and taxonomic considerations based on molecular and morphological evidence. Springer.

Freire, S.E., L. Salomón, N.D. Bayón, C.M. Baeza, M. Muñoz-Schick y M.A. Migoya. 2016. Taxonomic revision of the genus *Gamochaeta* Wedd. (Gnaphalieae, Asteraceae) in Chile. *Gayana Bot.* 73(2): 292-345.

Funk, V. A., H. Robinson, G. McKee y J. Pruski. 1995. Neotropical montane Compositae with an emphasis on the Andes. Págs. 451-471 en: Curchill, S.P. (Ed.), *Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests*, New York Botanical Garden, New York.

Funk, V. A., A. Susana, T. F. Stuessy y R. J. Bayer. 2009. *Systematics, Evolution, and Biogeography of Compositae*. Smithsonian Institution Washington D.C., U.S.A.

Gattuso, M., A. Cortadi, M.V. Rodríguez, J. Mc Cargo, D. Retta, A. Bandoni, G. Ferraro y S. Gattuso. 2008. Caracteres florales en la identificación de *Achyrocline satyroides*, *Achyrocline flaccida* y *Gnaphalium gaudichaudianum* (Asteraceae-Inuleae). *Boletín Latinoamericano y del Caribe de Plantas Medicinales y Aromáticas*, 7(5): 247-256.

Giangulani, R. 1976. Las especies argentinas del género *Achyrocline* (Compositae). *Darwiniana* 20(3/4): 549-576.

Giuliano, D.A. y A. Plos. 2014. *Baccharis* L. Págs. 43-123 en: Freire, S. (Ed.), *Flora Argentina*. Volumen 7. Disponible en <https://www.researchgate.net/publication/263765073>.

Global Compositae Database. 2006. Página Web. Disponible en <http://www.compositae.org>

Guzmán-Gómez, S. 2016. IREKANI, Instituto de Biología-UNAM. Página Web. Disponible en [unibio.unam.mx/irekani/handle/123456789/69866?proyecto=Irekani](http://unibio.unam.mx/irekani/handle/123456789/69866?proyecto=Irekani).

Hernández-Rodríguez, J.R. 2011. Estudio taxonómico de la familia Asteraceae Bercht. & J. Presl de la cuenca del Rio Palomino, Sierra nevada de Santa Marta, Colombia. Trabajo de grado para optar al título de Biólogo presentado en la Facultad de Ciencias Básicas de la Universidad del Magdalena, Santa Marta, Colombia.

Ingrouille, M. 1992. Diversity and Evolution of Land Plants. Chapman & Hall, Londres, Inglaterra.

Ingrouille, M. y B. Eddie. 2006. Plants: Diversity and Evolution. Cambridge University Press, Cambridge, Inglaterra.

Instituto de Botánica Darwinion. 2018. Flora Argentina. Página Web. Disponible en [buscador.floraargentina.edu.ar/species](http://buscador.floraargentina.edu.ar/species).

Instituto de Botánica Darwinion. 2020. Flora del Cono Sur. Página Web. Disponible en [www2.darwin.edu.ar/ImagenesIris/Chromolaena%20laevigata-FLORA%20CHACO.jpg](http://www2.darwin.edu.ar/ImagenesIris/Chromolaena%20laevigata-FLORA%20CHACO.jpg)

Jackson, B.D. 1900. A glossary of botanic terms, with their derivation and accent. Duckworth & C.O., Londres, Inglaterra.

Jana, B.K. y S.K. Mukherjee. 2018. Some Aspects and Prospects of Cypselar Features of Compositae. Págs. 127-143, en: Viswanathan, M.B. (Ed.), Trends in Plant Systematics. National Biodiversity Authority, India.

Judd, W. S., C.S. Campbell, E.A. Kellogg y P.F. Stevens. 2008. Plant Systematics. A phylogenetic approach. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Mas. U. S. A. 508-511pp.

Kadereit, J.W. y C. Jeffrey. 2007. Flowering plants. Eudicots: Asterales. Volumen VIII. Págs. 1-636 en: Kubitzki, K. (Ed.), The Families and Genera of Vascular Plants. Springer, Alemania.

Kozlowski, T.T. 2012. Seed Biology: Importance, Development and Germination, Volumen 1. Elsevier, Londres.

Lambeth, F.M. 2019. US National Herbarium, Department of Botany, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution. Página Web. Disponible en <https://collections.nmnh.si.edu/search/botany/>

Lapp, M., P. Torrecilla y O. Silva. 2016. Pentacalia tatuyorum (Senecioneae - Asteraceae), nueva especie de los páramos de Venezuela. *Ernstia* 26(1): 1-10.

Lauer, W. 1979. La Posición de los Páramos en la Estructura del Paisaje de los Andes Tropicales. En: Salgado-Labouriau. El Medio Ambiente Páramo. Actas del Seminario de Mérida-Venezuela. Ediciones Centro de Estudios Avanzados I.V.I.C. Editorial Arte, Venezuela.

León-Yáñez, J. 2011. La flora de los páramos ecuatorianos. Págs. 25-39, en: Mena Vásconez, P., J.Campaña, A. Castillo, S. Flores, R. Hofstede, C. Josse, S. Lasso, G. Medina, N. Ochoa y D. Ortiz (Eds.), Páramo. Paisaje estudiado, habitado, manejado e institucionalizado. EcoCiencia/Abya-Yala/ECOBONA. Quito, Ecuador.

- Lindley, J. 1951. Glosología o de los Términos usados en Botánica. Instituto Miguel Lillo de la Universidad Nacional. Tucumán.
- Llambí, L.D., A. Soto, R. Célleri, B. De Bievre, B. Ochoa y P. Borja. 2012. Ecología, hidrología y suelos de páramos. Proyecto Páramo Andino, Mérida, Venezuela.
- Llambí, L.D., L. Ramírez y T. Schwarzkopf. 2013. Patrones de distribución de plantas leñosas en el ecotono bosque-páramo de la Sierra Nevada de Mérida: ¿Qué nos sugieren sobre la dinámica del límite del bosque? Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- Llambí, L.D. y F. Cuesta. 2014. La diversidad de los páramos andinos en el espacio y en el tiempo. Págs. 7-40, en: Cuesta, F., J. Sevink, L.D. Llambí, B. De Bievre y J. Posner (Eds.), Avances en Investigación para la Conservación en los Páramos Andinos. Consorcio para el Desarrollo Sostenible de la Ecorregión Andina (CONDESAN), Quito, Ecuador.
- Lucid Key Server. 2019. Página Web. Disponible en [keys.lucidcentral.org/keys/v3/daisy-fruit/key/daisy-fruit/Media/Html/index.htm](https://keys.lucidcentral.org/keys/v3/daisy-fruit/key/daisy-fruit/Media/Html/index.htm)
- Luteyn, J.L. 1999. Paramos, a checklist of plant diversity, geographical distribution, and botanical literature. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 84:1-278.
- Marzinek, J., O. Cavalari y D.M. Trombert. 2008. Cypselae or achene? Refining terminology by considering anatomical and historical factors. *Brazilian Journal of Botany* 31(3):549-553.
- Marzocca, A. 1985. Nociones Básicas de Taxonomía Vegetal. Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura (IICA). San José, Costa Rica.
- Merxmüller, H., P. Leins y H. Roessler. 1977. Inuleae-systematic review. Págs. 577-602, en: Heywood, V.H., Harborne J.B., Turner BL (Eds.), *The biology and chemistry of the Compositae*. Academic Press, London, pp 577-602.
- Mohlenbrock, R.H. 2015. Flowering Plants: Asteraceae, Part I. Southern Illinois University Press, U.S.A.
- Monasterio, M. 1980a. Los Páramos Andinos como región natural. Características biogeográficas generales y afinidad con otras regiones andinas. Págs. 15-27 en: Monasterio, M. (Ed.), *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*. Ediciones de la Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.
- Monasterio, M. 1980b. Las formaciones vegetales de los páramos de Venezuela. Págs. 93-158, en: Monasterio, M. (Ed.), *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*. Editorial de la Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- Monasterio, M. y S. Reyes. 1980. Diversidad ambiental y variación de la vegetación en los páramos de los Andes Venezolanos. Págs. 47-91, en: Monasterio, M. (Ed.), *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*, Editorial de la Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- Monasterio, M. y M. Molinillo. 2003. Venezuela. El paisaje y su diversidad. Págs. 205-236, en: Hofstede, R., P. Segarra y P. Mena (Eds.), *Los Páramos del Mundo*. Atlas Mundial de los Páramos. Global Peatland Initiative/NC-IUCN/EcoCiencia, Quito, Ecuador.
- Mora-Osejo, L.E. 2002. El ciclo climático circadiano, los cambios intempestivos del clima durante el fotoperiodo y las respuestas adaptativas de las plantas del páramo. Págs. 132-143, en: Jaramillo, C.A. (Ed.), *Congreso Mundial de Páramos*. Memorias Tomo I. Conservación Internacional Colombia,

- Corporación Autónoma Regional de Cundinamarca, Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales, Ministerio del Medio Ambiente. Colombia.
- Morillo, G. y B. Briceño. 2000. Distribución de las Asteraceae de los páramos venezolanos. *Acta Botánica Venezuelica* 23(1): 47-68.
- Mujahid, I. y A. Shabbir. 2017. A new generic record of Asteraceae (*Soliva anthemifolia* (Juss.) Sweet & *Soliva pterosperma* (Juss.): addition to the alien invasive flora of Pakistan. *Pakistan Journal of Botany* 49(4): 1327-1333.
- Mukherjee S. K. y B. Nordenstam. 2004. Diversity of carpopodial structure in the Asteraceae and its taxonomic significance. *Comp. Newsl.* 41: 29-50.
- Mukherjee, S.K. y B. Nordenstam. 2012. Diversity of trichomes from mature cypselar surface of some taxa from the basal tribes of Compositae. *Comp. Newsl.* 50: 78-124.
- Novara, L.J. y S. Freire. 2011. Asteraceae (Bercht. Y J. Presl) Tr. IV. Inuleae (Cass.). *Aportes Botánicos de Salta – Ser. Flora* 6(10):1-104.
- Novara, L.J. y E. Urtubey. 2012. Asteraceae Dumort. Subfam. 2. Lactucoideae. *Aportes Botánicos de Salta – Ser. Flora* 8(14): 1-67.
- Paz-Deble, L. 2007. O gênero *Achyrocline* (Less.) DC. (Asteraceae: Gnaphalieae) no Brasil. Tesis de Doctorado. Universidad Federal de Santa María, Santa María, Brasil.
- Pérez-García, F. 2001. Viabilidad, vigor, longevidad y conservación de semillas. Págs. 51-68, en: González-Andrés, F. y J.M. Pita-Villamil (Eds.), *Conservación y Caracterización de Recursos Fitogenéticos*, Publicaciones del Instituto Nacional de Investigación y Tecnología Agraria y Alimentaria (INIA), Valladolid, España.
- Pouchon, C., A. Fernández, J.M. Nassar, F. Boyer, S. Aubert, S. Lavergne y J. Mavárez. 2018. Phylogenomic Analysis of the Explosive Adaptive Radiation of the *Espeletia* Complex (Asteraceae) in the Tropical Andes. *Syst. Biol.* 0(0):1-20.
- Radford, A., W. Dickinson, J. Massey y R. Bell. 1974. *Vascular Plant Systematics*. Harper & Row Publishers.
- Ramsay, P.M. y E.R.B. Oxley. 1996. Fire temperatures and postfire plant community dynamics in Ecuadorian grass páramo. *Plant Ecology* 124(2): 129-144.
- Rauscher, J.T. 2002. Molecular phylogenetics of the *Espeletia* complex (Asteraceae): evidence from nr DNA ITS sequences on the closest relatives of an Andean adaptive radiation. *American Journal of Botany* 89(7): 1074-1084.
- Raven, P.H., R.F. Evert y S.E. Eichorn. 1992. *Biología de las Plantas*. Editorial Reverté, Barcelona, España.
- Rejane, M. y S.T. Sfoggia. 2006. Micromorfologia da superfície do fruto da espécie de *Mikania* (Asteraceae) ocorrentes no Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 20(1): 241-247.
- Revista Trópicos. 2017. Página Web. Missouri Botanical Garden. Disponible en <http://www.tropicos.org/>

Rodríguez-Cabeza, B.V., S. Díaz-Piedrahíta y C. Parra-O. 2014. *Chromolaena* (Asteraceae: Eupatorieae). Págs. 1-148, en: Betancur, J., G. Galeano, J. Aguirre-C. y G. Amat-G. (Eds.), *Flora de Colombia* N° 31. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia.

Rojas-Morales, S. 2010. Análisis de caracteres y descripción floral de los géneros más representativos de la subclase Asteridae (Magnoliopsida) presentes en Colombia. Tesis de Licenciatura, Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá, Colombia.

Rojas-Rojas, J.E., A. Varela-Ramírez y K. Osher-Altsjor. 2018. Plan de conservación y manejo de los frailejones del territorio CAR. Corporación Autónoma Regional de Cundinamarca y Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá, Colombia.

Roque, N. y H. Bautista. 2008. Asteraceae. Caracterização e Morfologia Floral. Universidad Federal da Bahia, Salvador-Bahia, Brasil.

Saenz, A. 1981. Anatomía y morfología de frutos de Heliantheae (Asteraceae). *Darwiniana* 23(1): 37-117.

Shagam, R., 1969. Geología de los andes merideños. Informe Inédito del Ministerio de Energía y Minas. Dirección de Geología, División Exploratoria, Mérida, Venezuela.

Shekar, S., A. Pandey y A. A. Anderberg. 2011. *Cypsel*a morphology and anatomy in some genera formerly placed in *Inula* (Asteraceae: Inuleae - Inulinae). *Rheedea* 21(1):13-22.

Silva, J.F., C. Erazo, G. Morillo y B. Briceño. 2011. Biodiversidad de los páramos de Venezuela: breve reseña de su ecología y botánica. Págs. 15-27, en: Morillo, G., B. Briceño y J.F. Silva (Eds.), *Botánica y Ecología de las Monocotiledóneas de los Páramos de Venezuela*. Volumen I, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.

Silva-Moure, K., P. Torrecilla y M. Lapp. 2013. Taxonomía de *Lasiocephalus* Willd. ex Schldl. (Asteraceae) en Venezuela. *Ernstia* 23(2): 91-118.

Sklenar P., J.L. Luteyn, C. Ulloa, P.M. Jorgensen y M.O. Dillon. 2005. *Flora Genérica de los Páramos*. Guías Ilustrada de las Plantas Vasculares. The New York Botanical Garden, New York, U.S.A.

Smithsonian National Museum of Natural History. 2017. Página web. Disponible en <http://collections.nmnh.si.edu/search/botany/>.

The Plant List. 2013. Página Web. Disponible en <http://www.theplantlist.org/>

Universidad Nacional del Nordeste (UNNE). 2010. Asteridae. Diversidad vegetal, biotaxonomía de spermatófitos. Facultad de Ciencias Exactas, Naturales y Agrimensura, Corrientes, Argentina.

Van Der Hammen, T. 1974. The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. *Journal of Biogeography* 1(1):3-26.

Van Der Hammen, T. y A. Cleef. 1983. Datos para la Historia de la Flora Andina. *Revista Chilena de Historia Natural* 56:97-107.

Vareschi, V. 1970. *Flora de los Páramos de Venezuela*. Ediciones del Rectorado, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.

Villarreal, J.A. 2003. Familia Compositae. Tribu Tageteae. Fascículo 113. Págs. 1-89, en: J. Rzedowski-Rotter y G. Calderón de Rzedowski (Eds.), Flora del bajo y de regiones adyacentes. Inecol. México. Disponible en: <http://inecolbajo.inecol.mx/floradelbajo/documentos/fasciculos/ordinarios/Compositae-Tageteae%20113.pdf>

Walters, D.S. 2011. Identification Tool to Weed Disseminules of California Central Valley Table Grape Production Areas. USDA APHIS PPQ CPHST Identification Technology Program, Fort Collins, CO. Página web. Disponible en <http://idtools.org>.

Wiggins, I.L. y D.M. Porter. 1971. Flora of the Galápagos Islands. Stanford University Press. Stanford, California.

Zardini, E.M. 1981. Contribuciones para una monografía del género *Laennecia* Cass. Darwiniana, 23(1): 159-169.

Zhu, S., C. Yilin, C. Yousheng, L. Yourun, L. Shangwu, G. Xuejun, G. Tiangang, Z. Shixin, L. Ying, Y. Qiner, J. Humphries, E. von Raab-Straube, M. G. Gilbert, B. Nordenstam, N. Kilian, L. Brouillet, I. D. Illarionova, D. J. Nicholas-Hind, C. Jeffrey, R. J. Bayer, J. Kirschner, W. Greuter, A. A. Anderberg, J. C. Semple, J. Štěpánek, S. E. Freire, L. Martins, H. Koyama, T. Kawahara, L. Vincent, A. P. Sukhorukov, E. V. Mavrodiev y G. Gottschlich. 2011 Asteraceae (Compositae). Págs. 1-8, en: Wu, Z.Y., Raven, P.H. & Hong, D.Y., (Eds.), Flora of China Volume 20-21 (Asteraceae). Science Press, Beijing y Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.

[www.bdigital.ula.ve](http://www.bdigital.ula.ve)