

## ANÁLISIS PALINOLÓGICO DE ALGUNAS HELIANTHEAE (COMPOSITAE) DE LA PROVINCIA DE LA PAMPA (ARGENTINA)

Caramuti, V. E.

Facultad de Agronomía, UNLPam. C.C. 300 (6300),  
Santa Rosa, La Pampa, Argentina.

(Manuscrito recibido el 13 de Diciembre de 2004, aceptado el 3 de Marzo de 2006)

RESUMEN: Se realizó una diferenciación palinológica de *Helianthus annuus* y de otras Heliantheae de floración simultánea, en la región semiárida pampeana. Mediante microscopía óptica y electrónica de transmisión y de barrido se analizaron granos acetolizados de girasol cultivado, *Helianthus annuus* L., y de las especies silvestres *Bidens subalternans* DC. var. *simulans* Sherff., *Helianthus petiolaris* L., *Helianthus tuberosus* L., *Verbesina encelioides* (Cav.) Benth. & Hook. ex A. Gray. y *Wedelia glauca* (Ortega) Hoff. La morfología apertural, con presencia de una mesoapertura, permitió diferenciar los taxa. Esta característica, sumada a las de las espinas y al tamaño de los granos se usaron para elaborar una clave palinológica de diferenciación.

PALABRAS CLAVE: Polen, *Helianthus annuus*, Heliantheae, Asteraceae, Argentina.

SUMMARY: A palynological differentiation of *Helianthus annuus* and other Heliantheae flowering simultaneously in the semiarid region of La Pampa province was made. Acetolized pollen from the cultivated sunflower *Helianthus annuus* L. and the wild species *Bidens subalternans* DC. var. *simulans* Sherff., *Helianthus petiolaris* Nutt., *Helianthus tuberosus* L., *Verbesina encelioides* (Cav.) Benth. & Hook. f. ex A. Gray and *Wedelia glauca* (Ortega) Hoff were examined with light and scanning and transmission electron microscopy. It was found that the apertural morphology, with a mesoaperture, differentiates the taxa. This character, the pollen grain size and the spine characters were use to elaborate a palynological key.

KEY WORDS: pollen, *Helianthus annuus*, Heliantheae, Asteraceae, Argentine.

### INTRODUCCIÓN

En los estudios aeropalínológicos (VALIÑO & RUIZ ZAPATA, 1991; ARAMAYO *et al.*, 1992; CALLEJAS *et al.*, 1993; MANCINI, 1993; LATORRE & BIANCHI, 1997; PAEZ *et al.*, 1997, entre otros), es frecuente agrupar a las Compuestas tubulifloras como tipo morfológico, debido a la similitud de sus caracteres (GUERIN, 1993). Si bien hay autores que logran diferen-

ciar a algunos taxa como *Artemisia* (GALÁN *et al.*, 1998; VEGA MARAY *et al.*, 2002; GARCÍA MOZO *et al.*, 2002) y *Helianthus* (GALÁN *et al.*, 1998; GARCÍA MOZO *et al.*, 2002).

Desde los trabajos básicos de WODEHOUSE (1935) y ERDTMAN (1966), la morfología y ultraestructura de los granos de polen de las Compuestas, ha sido extensamente tratada (STIX, 1960; SKVARLA & LARSON,

1965; SKVARLA & TURNER, 1966; SKVARLA *et al.* 1977; SALGADO-LABOURIAU, 1982a; ROBINSON & MARTICORENA, 1986), incluso en todos sus niveles taxonómicos (SKVARLA & TURNER, 1969; BOLICK, 1978, 1983; SALGADO-LABOURIAU, 1982b, 1983).

La conocida complejidad polínica del grupo suele abarcar también al sistema apertural, compuesto por una ecto y una endoapertura (colpo y os respectivamente), aunque también se ha descrito una tercera apertura o mesoapertura (BLACKMORE *et al.*, 1992) en ciertos taxa, cuyo origen es discutido (DIMON, 1971; EL-GHAZALY, 1980; THANIKAIMONI, 1980; entre otros).

Dentro de la familia, la tribu Heliantheae se caracteriza por mostrar un patrón palinológico muy uniforme. Presenta granos equinados, con tendencia a la forma esferoidal, tricolporados con ora lalongados; exina con la sexina de mayor espesor que la nexina, las cuales en el mesocolpio se encuentran separadas por un espacio vacío o *cavus*, cuya presencia BOLICK (1978) cita como importante adaptación de carácter harmomegático y fisiológico para los ambientes áridos, donde este grupo prevalece.

No obstante, pese a esta mencionada uniformidad morfológica, se han podido establecer para esta tribu diferencias específicas (FÉLIPPE & SALGADO LABOURIAU, 1964; SHUKLA & GUPTA, 1989).

El presente trabajo tuvo por objetivo el estudio morfológico y ultraestructural de los granos de polen de todas las Heliantheae silvestres y cultivadas de floración simultánea para la región semiárida pampeana (TROIANI & STEIBEL, 1999), a los efectos de su posible diferenciación.

Los resultados obtenidos a partir de este estudio sirven de base para uno posterior

referido a la emisión polínica del cultivo de girasol en la misma región.

## MATERIAL Y MÉTODOS

El material palinológico se obtuvo del Herbario de la Facultad de Agronomía (SRFA), Universidad Nacional de La Pampa, y para la especie *Helianthus annuus* L., también de flores colectadas en el campo y conservadas en ácido acético glacial.

Los granos de polen acetolizados (ERDTMAN, 1960) se montaron en gelatina-glicerina y fueron observados con microscopio óptico (MO) en un aparato Carl Zeiss, objetivo X100/1.32, con cámara fotográfica incorporada mf Matic.

Las mediciones, en  $\mu\text{m}$ , se realizaron sobre 30 granos por ejemplar. Las mismas están expresadas en términos de media y desvío estándar. Los diámetros polar (P) y ecuatorial (E) se midieron en vista ecuatorial (VE), excluyéndose las espinas. Las mediciones de colpo y os fueron realizadas sobre ejemplares con los extremos visibles. Tomando como criterio que los rangos de variación de los caracteres polínicos medidos en los distintos taxa no se superpongan, se consideró colpo ancho o estrecho cuando la abertura máxima en el ecuador fue mayor o menor a 4  $\mu\text{m}$  respectivamente; corto si su longitud fue menor a 17  $\mu\text{m}$ , y largo si fue superior a 18  $\mu\text{m}$ . El os, se denominó corto o largo según su diámetro mayor resultara menor o mayor a 10  $\mu\text{m}$  respectivamente; angosto o ancho según su diámetro menor resultara inferior o igual a mayor de 2.6  $\mu\text{m}$  respectivamente. Las medidas de la exina (excluyendo las espinas) y las espinas (una por ejemplar) se realizaron sobre corte óptico (CO) de las mismas. Se consideraron espinas cortas

cuando su longitud fue menor a 5  $\mu\text{m}$ , largas cuando fue mayor. El número de espinas fue tomado en CO de la vista polar (VP). Las observaciones con microscopía electrónica de barrido (MEB) se realizaron sobre granos acetolizados y metalizados con oro, con un microscopio Jeol, JSM 35 CF, a 5 kV.

Las observaciones con microscopía electrónica de transmisión (MET), fueron realizadas en un microscopio Jeol 100 CX-II, sobre material de *Helianthus annuus* L. sin acetolizar, fijación 1° con glutaraldehído 2.5% en cacodilato de sodio 0.05 M (temperatura ambiente), 4 lavados en el buffer, fijación 2° con tetróxido de osmio 1% en igual buffer (2 hs, a temperatura ambiente), 4 lavados en el buffer; deshidratación en serie progresiva de etanol y 2 lavados en alcohol etílico absoluto (10 minutos en cada concentración); imbibición en resina Spurr, previa centrifugación, curado durante 16 hs a 70 °C; corte con ultramicrotomo con cuchilla de diamante, a un espesor de 70 – 100 nm; contraste con acetato de uranilo 2% (40 min), 4 lavados con agua bidestilada, y citrato de plomo (50 min) con 4 lavados posteriores en agua bidestilada, el primero de los cuales con NaOH 1 N.

La terminología básica empleada corresponde a BLACKMORE *et al.* (1992), habiéndose utilizado también la de SALGADO-LABOURIAU (1982a).

## RESULTADOS

### MORFOLOGÍA GENERAL

MO: Mónades oblato-esferoidales a esferoidales (P/E: = 0.97, mín. = 0.93, máx. = 1.03), con amb circular, generalmente tricolporadas. Colpos marcadamente

fusiformes, de extremos conspicuamente agudos. Ora alargados, con o sin constricción en su parte media y de extremos agudos. Exina equinada, tectada, perforada y baculada, de 1.7 a 4.6  $\mu\text{m}$  de espesor, con cavus; sexina de igual o mayor espesor que la nexina. Espinas supratectales cónicas, de extremos agudos, generalmente en número de 15 ( $\pm 1$ ) en el amb, cuya longitud es 1.5 - 2 veces el diámetro de sus bases, área basal con perforaciones y área apical generalmente con una o dos cavidades (Tab. 1).

La membrana del colpo se observa con superficie granular y muy delgada (< 1  $\mu\text{m}$ ). Sobre ésta y a la altura del ecuador, es frecuente observar un espacio de contorno longitudinalmente oval o fusiforme (Fig. 1, D-E) que toma el aspecto de una tercera apertura (mesoapertura).

MEB: Las perforaciones de la base de las espinas pueden presentarse en una o dos series, en el último caso siempre son de mayor diámetro las de la serie superior. La superficie de la exina con o sin perforaciones, puede presentarse lisa o con microescultura. En el área colpal frecuentemente se evidencia la presencia de una estructura ornamentada, que podría considerarse equivalente a una mesoapertura, variando la superficie que ocupa sobre la membrana del colpo y cuyos bordes internos conforman un espacio ecuatorial que adopta diferentes contornos (Fig. 2, G-L).

Seguidamente se describen las especies estudiadas, cuyos caracteres más significativos se recogen en la clave. (Ver clave en Pag. 8).

*Bidens subalternans* DC. var. *simulans* Sheriff.

MO: Mónade de colpos siempre cortos,

con ensachamiento ecuatorial, bruscamente agudizado hacia los extremos. Os muy angosto, poco distinguible. Sexina de igual espesor que la nexina; cavus distinguible en la base de las espinas. Espinas supratectales robustas, con área basal con perforaciones poco evidentes y ápice romo o agudo, pudiendo presentar una cavidad.

MEB: Superficie de la exina perforada. Base de las espinas con una serie de escasas perforaciones. Colpo abierto solamente en el área ecuatorial, sin presencia de mesoapertura (Fig. 2, K).

*Helianthus annuus* L. Mónade con

colpos largos y generalmente anchos, cuyos extremos se observan cerrados hasta 1/3 de su radio. Os fusiforme largo y generalmente ancho. Sexina mayor o igual que la nexina; cavus poco distinguible. Espinas supratectales largas, con base ancha, provista de perforaciones y con dos cavidades, una por encima de las perforaciones de la base y otra hacia el ápice, este último puede ser curvo (Fig. 1, A-B).

MEB: Superficie de la exina lisa a escábrida. Base de las espinas con perforaciones notorias, distribuidas en dos series. Membrana del colpo irregularmente granulada. Mesoapertura vestigial, paralela a los bordes del colpo a la

Caracteres morfológicos	<i>Bidens subalternans</i>	<i>Helianthus annuus</i>	<i>Helianthus petiolaris</i>	<i>Helianthus tuberosus</i>	<i>Verbascina encelfoides</i>	<i>Wedelia glauca</i>
Diámetro polar	25.4±0.8	29.9±0.6	25.2±1.4	27.7±0.9	26.4±1.1	26.1±2.3
Diámetro ecuatorial	26.1±1.1	31.7±0.7	25.5±1.2	31.6±3.8	27.4±1.2	27.1±2.0
Largo del colpo	13±3.8	22.5±2.5	20.7±2.4	18.7±2.9	17.2±3.2	18.1±1.9
Ancho del colpo	3.0±0.4	4.3±0.7	3.1±0.7	3.2±0.4	4.0±0.7	4.1±0.5
Diámetro > os	10.4±0.8	13±1.7	12.3±1.2	10.7±2.2	10.8±1.8	8.2±1.1
Diámetro < os	1.4±0.3	3.0±0.6	2.1±0.5	2.0±0.5	2.3±0.5	1.9±0.2
Espesor sexina	1.2±0.4	1.3±0.2	1.2±0.1	1.2±0.2	1.1±0.3	1.9±0.4
Cavus	0.8±0.6	discontinuo	< 0.7	0.6±0.2	0.5±0.2 discontinuo	0.7±0.3-1.3
Espesor nexina	1.3±0.7-1.6	0.7±0.7-1	0.7±0.7-1.3	0.9±0.2	0.7±0.7-1.3	0.8±0.3
Largo de espina	5.1±0.5	6.9±0.6	5.6±0.6	6.3±0.8	5.6±0.5	4.2±0.5
Base de espina	2.8±0.4	3.7±0.4	2.9±0.4	2.8±0.4	3.0±0.5	2.7±0.4
Distancia entre espinas	2.6±0.5	2.0±0.5	2.5±0.6	2.2±0.7	2.0±0.6	2.6±0.6

TABLA 1. Media y desvío estándar (en  $\mu\text{m}$ ) de los caracteres morfológicos de los taxa estudiados.

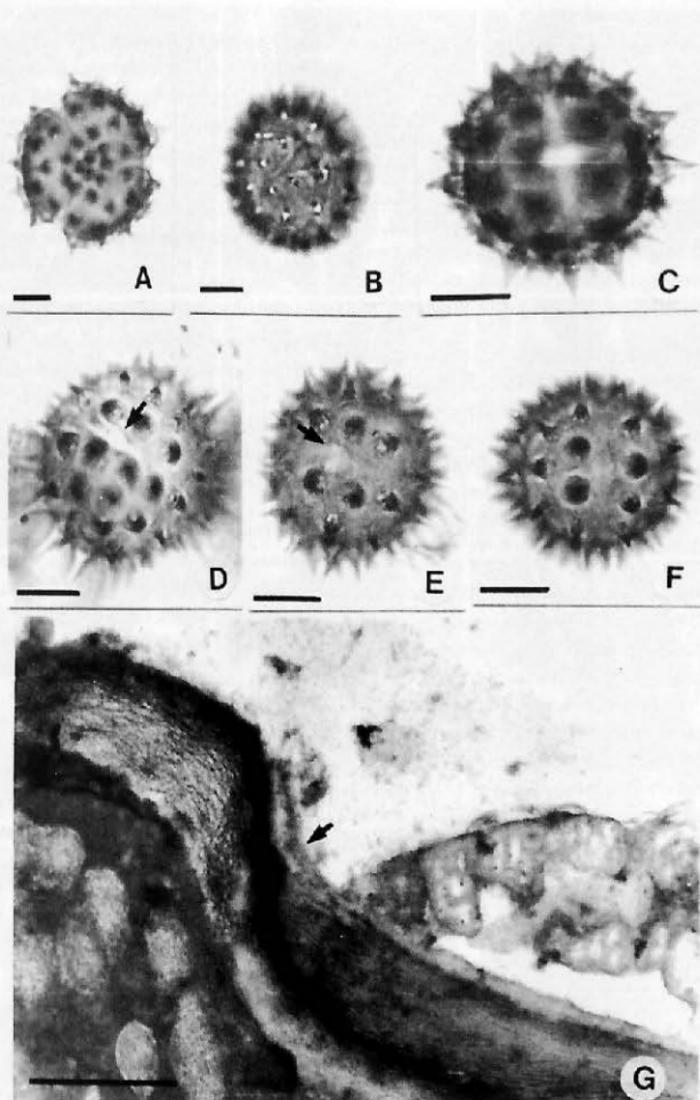


FIGURA 1. Fotomicrografías con MO y con MET. A: VP. B-F: VE mostrando la apertura, la flecha señala la mesoapertura. A-B: *Helianthus annuus*. C: *Wedelia glauca*. D: *H. tuberosus*. E: *H. petiolaris*. F: *Verbesina encellifoides*. G: Corte de la exina de *H. annuus*. La flecha señala la capa basal 2 de la ectexina, que conforma la mesoapertura. Escala: A-F = 10  $\mu$ m; G = 1  $\mu$ m.

altura del os (Fig. 2, A-B, G).

*Helianthus petiolaris* Nutt. Mónade con colpos largos. Os levemente constricto en su parte media. Sobre el os, se observa un espacio de contorno oval a modo de «tercera apertura» o mesoapertura, que se estrecha abruptamente en los extremos (Fig. 1, E). Sexina de mayor espesor que la nexina; cavus poco distinguible. Espinas supratectales con adelgazamiento gradual hacia el ápice.

MEB: Superficie de la exina irregular, densamente perforada. Base de las espinas con dos series de perforaciones. Mesoapertura de superficie levemente granulada, cubriendo una importante superficie del colpo y con los bordes internos conformando un área elíptica sobre el os que se observa en segundo plano. (Fig. 2, E, I).

*Helianthus tuberosus* L. Mónade tri o tetracolporada. Colpos frecuentemente cortos y muy estrechos, que se abren únicamente en el área ecuatorial, donde el contorno es fusiforme. Os angosto, constricto en su parte media. Sobre el os, se observa un espacio de contorno oval a modo de «tercera apertura» o mesoapertura (Fig. 1, D). Sexina de mayor espesor que la nexina; cavus poco distinguible. Espinas supratectales largas con base ancha y posterior adelgazamiento brusco hacia el ápice, pudiendo este último presentarse curvo.

MEB: Superficie de la exina densamente perforada, cuyas perforaciones pequeñas alcanzan la base de las espinas, las cuales presentan una serie de perforaciones de mayor diámetro. Mesoapertura con borde interno fusiforme, con superficie formando una ancha franja escábrida, paralela al borde colpal (Fig. 2, C-D, H).

*Verbesina encelioides* (Cav.) Benth. & Hook. f. ex A. Gray. Mónade con colpos levemente fusiformes. Os de bordes paralelos. Sexina igual o mayor que la nexina; con cavus evidente. Espinas muy agudas por encima de la base, con frecuencia curvadas, con perforaciones en la base, pudiendo presentar una cavidad por encima de la misma (Fig. 1, F).

MEB: Superficie de la exina no perforada e irregular. Espinas con escasas y pequeñas perforaciones en la base. Colpo de bordes difusos. Mesoapertura con borde interno cortamente fusiforme y superficie formando una delgada franja escábrida, paralela al borde colpal (Fig. 2, J).

*Wedelia glauca* (Ortega) Hoff. Mónade con colpos generalmente largos y anchos. Os corto, de extremos difusos. Sexina más ancha que la nexina; cavus evidente de colpo a colpo. Tectum perforado. Espinas supratectales cortas, sin cavidades evidentes (Fig. 1, C).

MEB: Superficie de la exina micromugulada y perforada. Perforaciones escasas en la base de las espinas. Mesoapertura con borde interno fusiforme y superficie formando una ancha franja escábrida, paralela al borde colpal (Fig. 2, F, L).

## DISCUSIÓN

DIMON (1971) describe para las Compuestas un sistema apertural tripartito, constituido por una apertura externa o ectoapertura (el colpo) que involucra al tectum, una apertura media de forma variable que afecta a la capa basal, y una apertura interna que involucra a la endexina o endoapertura "sensu stricto".

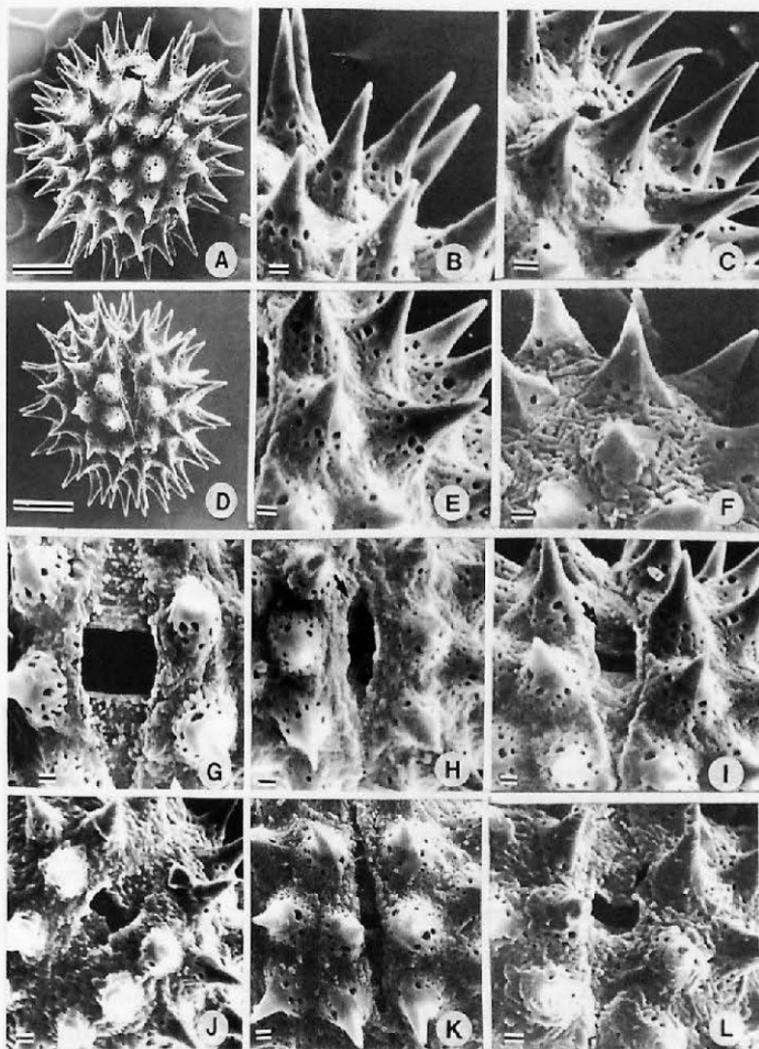


FIGURA 2. Fotomicrografías con MEB. A y D: Vista general. B, C, E y F: Detalle de la superficie de la exina. G-L: Detalle de la apertura, la flecha señala la mesoapertura. A, B y G: *Helianthus annuus*. C, D y H: *H. tuberosus*. E e I: *H. petiolaris*. F y L: *Wedelia glauca*. J: *Verbesina encalioides*. K: *Bidens subalternans* var. *simulans*. Escala: A y D = 10  $\mu$ m; B, C, E-L = 1  $\mu$ m.

Varios autores citan la presencia de esta "apertura media" a nivel de tribu. PRAGLOWSKY (1971) lo indica en dos de sus ilustraciones obtenidas con MEB, referidas a *Artemisia laciniata* (Lám. 5, Fig. 4) y *A. rupestris* (Lám. 6, Fig. 4), como "borde del colpo en dos capas". SKVARLA *et al.* (1977) describen e ilustran este rasgo apertural en los géneros de Eupatorias *Kanimia* y *Liatris* (Lám. 2 C y Lám. 3 B) como una delgada capa de exina que acompaña el contorno del colpo, aunque reconocen desconocer el alcance de este "colpo adicional" en las Compuestas. EL-GHAZALY (1980) cita para *Hypochoeridinae* una apertura compuesta por tres unidades: colpo, os I (que involucra a la superficie distal de la endexina) y os II. ROBINSON & MARTICORENA (1986), si bien no hacen referencia alguna, ilustran con MEB esta característica apertural en *Liabeae* (Figs. 41, 43, 140, 142). BLACKMORE (1982) cita para *Lactuceae* una mesoapertura claramente visible con MO. También TORMO-MOLINA & UBERA-JIMENEZ (1990) reconocen esta aper-

tura media o mesoapertura en sus observaciones con MO para la tribu *Cardueae*, la cual involucra, según estos autores, a la capa basal y la capa más externa de la endexina.

Para la tribu *Heliantheae* no se han registrado observaciones sobre la presencia de esta "apertura media" en los granos de polen, si bien éstos han sido exhaustivamente estudiados tanto desde el punto de vista de la estructura de la exina (SKVARLA & LARSON, 1965; SKVARLA & TURNER, 1966; SKVARLA *et al.* 1977), como de su ornamentación (SALGADO-LABOURIAU, 1982a; 1983), incluso en algunos aspectos del desarrollo del polen (HORNER, 1977; ROWLEY & DAHL, 1977; HORNER & PEARSON 1978).

Con el objeto de interpretar la estructura de la exina que participa en esta apertura media o mesoapertura fueron realizados cortes ultradelgados en granos de polen maduro de girasol, perpendiculares al eje polar y transversales al os (Fig. 1, G). Esta ilustra-

1. Mesoapertura evidente con MO .....	2
1. Mesoapertura no evidente con MO .....	5
2. Mesoapertura de contorno oval .....	3
2. Mesoapertura de contorno fusiforme .....	4
3. Diámetro ecuatorial mayor a 28 µm.....	<i>Helianthus tuberosus</i>
3. Diámetro ecuatorial menor a 27 µm.....	<i>Helianthus petiolaris</i>
4. Espinas cortas .....	<i>Wedelia glauca</i>
4. Espinas largas .....	<i>Verbesina encelioides</i>
5. Diámetro ecuatorial mayor a 30 im. Colpos largos y generalmente anchos .....	<i>Helianthus annuus</i>
5. Diámetro ecuatorial menor a 28 im. Colpos cortos y	

CLAVE PALINOLÓGICA. Reconocimiento taxonómico de algunas *Heliantheae* silvestres de La Pampa.

ción resultó similar al esquema presentado por HORNER & PEARSON (1978) como modelo explicativo de las estructuras que describen. De tal forma se puede inferir que esta mesoapertura, reconocida con el MEB como vestigial a la altura del os, correspondería a la «capa basal 2» de dichos autores, la que se encuentra adherida sobre las lamelas de la endexina del colpo, interrumpidas a la altura del os.

Este rasgo estructural que acompaña en mayor o menor medida a la membrana del colpo en los taxa estudiados, ha resultado ser un elemento de valor diagnóstico importante en esta entrega. La imagen, obtenida por la observación con el MO, a modo de tercera apertura, permitió arribar al reconocimiento palinológico de *H. annuus*, tal como se infiere desde la clave palinológica elaborada.

#### AGRADECIMIENTOS

La autora agradece a la Dra. Marta Caccavari por la dirección de este trabajo y a la Dra. Ofelia Naab por su colaboración durante el desarrollo del mismo.

El financiamiento se obtuvo a partir del PIP/CONICET 0011/98 y de la Facultad de Agronomía, UNLPam, Proyecto CyTN° 05/00.

#### MATERIALEXAMINADO

*Bidens subalternans* DC. var. *simulans* Sherff. ARGENTINA. La Pampa. Dpto. Atrreucó: Doblas, Ea. El Refugio, 30/III/84, Troiani y Steibel 7997 (SRFA). Dpto. Lihué Calef: Sierras de Lihué Calef, 6/III/76, Steibel 4035 (SRFA). Dpto. Lóventué: Ea. La Holanda, 3/ I/81, Cano 4947 (SRFA).

*Helianthus annuus* L. ARGENTINA. La Pampa.

Dpto. Capital: Santa Rosa, Facultad de Agronomía, Campo de Enseñanza, 13/I/99, Caramuti 884 (SRFA).

*Helianthus petiolaris* Nutt. ARGENTINA. La Pampa. Dpto. Lihué Calef: El Carancho a Lihué Calef, 5/III/76, Steibel 3982 (SRFA). Dpto. Lóventué: Victoria, 15/III/72, Cano 4639 (SRFA).

*Helianthus tuberosus* L. ARGENTINA. La Pampa. Dpto. Chapaleufú: Bernardo Larroudé, 8/ II/89, Troiani y Prina 9720 (SRFA); 5/III/ 85, Troiani y Steibel 8622 (SRFA).

*Verbesina encelioides* (Cav.) Benth. & Hook. f. ex A. Gray. ARGENTINA. La Pampa. Dpto. Capital: Santa Rosa, Facultad de Agronomía, 19/XII/75, Steibel 3480 (SRFA). Dpto. Lóventué: Telén, 5/XII/64, Cunqueiro 1081 (SRFA). Dpto. Rancul: Caleufú, 29/III/76, A. Ruiz 120 (4880) (SRFA).

*Wedelia glauca* (Ortega) Hoff. ARGENTINA. La Pampa. Dpto. Capital: Santa Rosa, III/83, Troiani 7525 (SRFA); Facultad de Agronomía, III/76, Troiani, 4410 (SRFA). Dpto. Chapaleufú: Bernardo Larroudé, 27/III/96, Troiani, Steibel y Martínez 12135 (SRFA).

#### BIBLIOGRAFÍA

- ARAMAYO, E.; VALLE, A.; ANDRADA, A. & LAMBERTO, S. (1992). Relevamiento aeropolínico de la ciudad de Bahía Blanca (Prov. de Buenos Aires, Argentina). Período X/87-IX/88. VIII Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología, Asoc. Paleontol. Argent., Publ. Espec. N° 2, pp. 15-18. Buenos Aires.
- BLACKMORE, S. (1982). The apertures of *Lactuceae* (*Compositae*) pollen. *Pollen et Spores* 24(3-4):453-462.
- BLACKMORE, S.; LE THOMAS, A.; NILSSON, S. & PUNT, W. (1992). *Pollen and spore terminology*. Onderwijs Media Instituut, University of Utrecht, Netherlands.
- BOLICK, M.R. (1978). Taxonomic, evolutionary and functional considerations of *Compositae* pollen ultrastructure and sculpture. *Plant*

## Systematics and Evolution 130:209-218.

- BOLICK, M.R. (1983). Exine structure of *Trichospira verticillata* (L.) Blake (Compositae) and its implications for the tribal position of the genus. *Amer. J. Bot.* 70(3):463-465.
- CALLEJAS, M.; ROSSIGNOL-STRICK, M. & DUZER, D. (1993). Atmospheric pollen content of West Africa. *Rev. Paleob. Palin.* 79:335-368.
- DIMON, M.T. (1971). Problèmes généraux soulevés par l'étude pollinique de composées méditerranéennes. *Naturalia monspeliensis, sér. Bot.* 22:129-144.
- EL-GHAZALY, G. (1980). Palynology of *Hypochoeridinae* and *Scolyminae* (Compositae). *Opera bot.* 58:1-48.
- ERDTMAN, G. (1960). The acelolysis method. A revised description. *Sv. Bot. Tidskr.* 54:561-564.
- ERDTMAN, G. (1966). Pollen morphology and Plant Taxonomy. Angiosperms. (An Introduction to Palynology. I.). Hafner Publ. Com. New York.
- FELIPPE, G.M. & SALGADO-LABOURIAU, M.L. (1964). Pollen grains of plants of de "Cerrado". VI-Compositae- Tribu *Heliantheae*. Instituto de Botânica, Sao Paulo, SP 36(1):85-101.
- GALÁN, C.; CARIÑANOS, P.; ALCÁZAR, P.; INFANTE, F.; CASTRO, A. & DOMÍNGUEZ, E. (1998). Aerobiología en Andalucía: Estación de Córdoba (1995-1996). *REA* 3:13-16.
- GARCÍA-MOZO, H.; GALÁN, C. & DOMÍNGUEZ, E. (2002). Aerobiología en Andalucía: Estación de El Cabril (2000). *REA* 7:55-58.
- GUERIN, B. (ed.). (1993). *Pollen et allergies*. Allergio. Paris.
- HORNER, H.T.JR. (1977). A comparative light and electron microscopic study of microsporangogenesis in male-fertile and cytoplasmatic male-sterile sunflower (*Helianthus annuus*). *Amer. J. Bot.* 64(6):745-759.
- HORNER, H.T.JR. & PEARSON, C.B. (1978). Pollen wall and aperture development in *Helianthus annuus* (Compositae: Heliantheae). *Amer. J. Bot.* 65(3):293-309.
- LATORRE, F. & BIANCHI, M.M. (1997). Relación entre aeropolen y vegetación arbórea en Mar del Plata (Argentina). *Polen* 8:43-59.
- MANCINI, M.V. (1993). Recent pollen spectra from forest and steppe of South Argentina: a comparison with vegetation and climate data. *Rev. Paleobot. Palynol.* 77:129-142.
- PAEZ, M.M.; VILLAGRÁN, C.; STUTZ, S.; HINOJOSA, F. & VILLA, R. (1997). Vegetation and pollen dispersal in the subtropical-temperate climatic transition of Chile and Argentina. *Rev. Paleobot. Palynol.* 96:169-181.
- PRAGLOWSKI, J. (1971). The pollen morphology of the Scandinavian species of *Artemisia* L. *Pollen et Spores* 13(3):381-404.
- ROBINSON, H. & MARTICORENA, C. (1986). A palynological study of the *Liabeae* (Asteraceae). Smithsonian contribution of Botany 64:1-49.
- ROWLEY, J.R. & DAHL, A.O. (1977). Pollen development in *Artemisia vulgaris* with special reference to glycolyx material. *Pollen et Spores* 19:169-284.
- SALGADO-LABOURIAU, M.L. (1982a). On cavities in spines of *Compositae* pollen. *Grana Palynol.* 21:97-102.
- SALGADO-LABOURIAU, M.L. (1982b). Pollen morphology of the *Compositae* of the Northern Andes. *Pollen et Spores* 24(3-4):397-452.
- SALGADO-LABOURIAU, M.L. (1983). Key to the *Compositae* pollen of the Northern Andes. *Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 28(141):127-152.
- SHUKLA, B. & GUPTA, S.N. (1989). Palynological studies in some species of *Helianthodeae* (Asteraceae). *J. Indian. Bot. Soc.* 68:80-83.
- SKVARLA, J.J. & LARSON, D.A. (1965). An electron microscopic study of pollen morphology in the *Compositae* with special

- reference to the *Ambrosiaceae*. *Grana Palynol.* 6:210-219.
- SKVARLA, J.J. & TURNER, B.L. (1966). Systematic implications from electron microscopic studies of *Compositae* pollen. A review. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 53(2):220-256.
- SKVARLA, J.J. & TURNER, B.L. (1969). Fine structure of the *Petrobiniae* (*Compositae-Heliantheae*) pollen walls. *Amer. J. Bot.* 56(4):418-419.
- SKVARLA, J.J.; TURNER, B.L.; PATEL, V.C. & TOMB, A.T. (1977). Pollen morphology in the *Compositae* and in Morphologically Related Families. In: HEYWOOD, HARBORNE AND TURNER (eds.). *The Biology and Chemistry of the Compositae*, pp. 141-248. Academic Press, London.
- STIX, E. (1960). Pollenmorphologische untersuchungen an *Compositen*. *Grana Palynol.* 2:41-114.
- THANKAIMONI, G. (1980). Complexities of aperture, columella and tectum. *Proc. IVth Intern. Palynol. Conf.* 1, pp. 228-239. Lucknow.
- TORMO-MOLINA, R. & UBERA-JIMÉNEZ, J.L. (1990). The apertural system of pollen grains in *Anthemideae* and *Cardueae* (*Compositae*) with special reference to the mesoaperture. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 62(1-2):1-9.
- TROIANI, H.O. & STEIBEL, P.E. (1999). Sinopsis de las *Compuestas* (*Compositae Glecke*) de la Provincia de La Pampa, Argentina. *Rev. Fac. Agronomía, UNLPam* 10(1):1-86.
- VALIÑO, D. & RUIZ ZAPATA, B. (1991). Variabilidad de la lluvia polínica en los transectos TP1 y TP2 del Valle de Ambles (Avila). *Actas VIII Simposio de Palinología, APLE, Serie Informes* 35:147-157.
- VEGA MARAY, A.M.; FERNÁNDEZ-GONZÁLEZ, D.; VALENCIA-BARRERA, R.M.; FERNÁNDEZ SALEGU, A.B.; SANTOS, F. & LATASA, M. (2002). Acrobiología en Castilla y León: Estación de León (2000-2001). *REA* 7:119-124.
- WODEHOUSE, R.P. (1935). *Pollen grains. Their structure, identification and significance in science and medicine*. Hafner Publ. Com., New York.