

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE
MEXICO

ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS
PROFESIONALES IZTACALA

ANATOMIA COMPARADA DE LA CAUDICULA
DE ALGUNAS ESPECIES DE
Epidendrum L., Neowilliamsia Garay
y Oerstedella Reichb.f. (Orchidaceae).

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE
B I O L O G O
P R E S E N T A N

ROBERTA
EVA

CASTILLO
OBREGON

MARTINEZ
DOMINGUEZ

TLANEPANTLA, EDO. DE MEXICO, ENERO 1986



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

DEDICATORIAS

Al Ing. Eric Hágsater por su acertada asesoría, por su amor a la Naturaleza y su gran apoyo.

Con afecto

EVA Y ROBERTA

Al Dr. E. Mark Engleman por su inmejorable asesoría, su infinita paciencia, su gran calidad humana, sus enseñanzas y afecto.

con cariño

ROBERTEVA

A mi Madre: Por su gran confianza y apoyo en todos los aspectos de mi vida.

A mi hermana Andrea: Como un pequeño homenaje a su nobleza y por la gran confianza y ayuda incondicional que siempre me ha brindado.

A mis hermanos: Claudia, Mario, Agustín, Genaro y Bernabé, con cariño.

A mis maestros y amigos por todo lo bueno que han brindado a mi vida.

ROBERTA

A mis Padres por su apoyo y confianza, a quienes debo lo que tengo.

A mis hermanos Victoria y Eduardo, por sus palabras en el momento justo y necesario.

A Masahiro, por su amor, confianza y apoyo.

A mi abuelita y tios, con cariño.

A mis maestros por sus enseñanzas y confianza.

A mis amigos por estar conmigo en todos los momentos.

A María Luisa por su apoyo y confianza.

EVA

CONTENIDO

RESUMEN	7
INTRODUCCION	8
ANTECEDENTES	11
OBJETIVOS	13
MATERIALES Y METODOS	14
Pruebas preliminares	14
Proceso histológico de inclusión en parafina	15
Proceso histológico de congelación	15
Tinción	15
Acetolisis.....	16
RESULTADOS	17
ANALISIS Y DISCUSION	24
CONCLUSIONES	28
AGRADECIMIENTOS	30
LITERATURA CONSULTADA	31
APENDICE	33

RESUMEN

La anatomía de la caudícula de seis especies de orquídeas: Epidendrum scriptum Rich. & Gal.; E. difforme Jacq.; E. annoglossum Schlhtr.; Neowilliamsia alfaroi (Ames. & Schweinf.) Dressler; Oerstedella myriantha (Lindl.) Hágsater y O. pseudoschumaniana (Fowl.) Hágsater, fue estudiada en el transcurso de su desarrollo ontogenético. Cortes de parafina y congelación se tiñeron con safranina verde-fijo, rojo O de aceite y ácido peryódico-reactivo de Schiff (APS).

Las especies estudiadas tienen dos pares de caudículas, un par para cada mitad del polinario. El par está formado por dos mitades unidas lateralmente. Las descripciones corresponden a una mitad del polinario.

El par de caudículas comienza como una masa de células compactas de pared delgada, situada dentro de la antera y ventralmente a los polinios; en este estado son indiferenciables de las células del polinio. La diferenciación ocurre cuando se inicia la meiosis del total de las células del polinio y de las células ventrales y laterales de la caudícula. Las células restantes sólo sufren mitosis. En estados completamente diferenciados se distinguen tres tipos celulares:

1.- tétrades ventrales y laterales con pared gruesa de esporopolenina,

2.- células de pared delgada situadas dorsalmente, en algunas especies, con esporopolenina asociada a sus paredes en forma de gránulos en E. scriptum y en forma de red en O. pseudoschumaniana y O. myriantha,

3.- células de unión, que es una variante de las células de pared delgada, aplanadas lateralmente y dispuestas perpendicularmente al rostelo.

En N. alfaroi y E. annoglossum la caudícula está limitada por una pared de esporopolenina.

En E. difforme y O. pseudoschumaniana la pared de la antera está invaginada a través de la zona de unión caudícula-caudícula.

En las flores en anthesis, las células de pared delgada se han desintegrado liberando su contenido citoplasmático rico en lípidos, quedando intactas las tétrades y la esporopolenina. En este estado la caudícula está fuera de la antera.

Del análisis de los resultados obtenidos se llegaron a las siguientes conclusiones:

- La caudícula de las especies estudiadas tienen un origen filogenético y ontogenético común.

- La caudícula se originó filogenéticamente como una modificación basal del polinio.

INTRODUCCION

En el reino vegetal, una de las familias más grandes e interesantes es la Orchidácea, sus representantes suman aproximadamente 20,000 a 25,000 especies; es más numerosa aún que las familias Compositae, Leguminosae y Gramineae (Dobzhansky, 1979; Dressler, 1981). La familia tiene importancia biológica y económica, principalmente en aspectos evolutivos, genéticos y tradicionalmente en horticultura.

Las características que agrupan a la familia en términos generales son, según Garay (1960):

- ovario infero,
- gran cantidad de semillas sin endospermo, y
- diferentes grados de fusión de los órganos reproductores masculinos y femeninos formando una estructura única denominada columna o ginostemio.

La columna es una estructura muy variable en la familia. Las especies más primitivas poseen tres estambres fértiles abaxiales, uno del verticilio externo y dos del interno; en ellas es posible aún distinguir los filamentos, mientras que en otro grupo, permanecen fértiles las dos anteras del verticilio interno pero los filamentos están completamente fusionados al estilo. En la mayor parte de las orquídeas (90% aproximadamente) los órganos reproductores masculino y femenino están completamente fusionados y sólo se conserva fértil la antera del verticilio externo. Al parecer las orquídeas con tres anteras fértiles derivaron las líneas con una y dos anteras fértiles (Garay, 1960; Dressler y Dodson, 1960).

Los granos de polen también pueden presentar diferentes grados de fusión, ya sea como mónades, generalmente en las más primitivas o como tétrades en las más avanzadas. En las Apostasiodeae y Cyripediodeae no hay polinios característicos, en las primeras el polen se encuentra en forma de polvo suelto, mientras que en las segundas los granos de polen se encuentran embebidos en una secreción de viscidio (Garay, 1960; Dressler y Dodson, 1960). Cuando los granos de polen forman polinios, pueden presentar diferentes patrones: de consistencia suave y estructura uniforme como en Vanilleae; formados por agregados de paquetes de polen unidos por hilos de elastoviscina, condición denominada séctil, como en Orchideae; o bien, duros y compactos como en la mayoría de los Epidendroideae y Vandoideae (Dressler, 1981). La condición séctil no es un paso evolutivo intermedio entre los polinios suaves y los duros (Dressler, 1981).

La agregación de los granos de polen esta adaptativamente relacionado a la fertilización de un gran número de óvulos en las orquídeas, las cuales son polinizadas preferentemente por animales, principalmente insectos, lo cual trae como ventaja adaptativa para la planta la "necesidad" de producir menor cantidad de polen para la polinización (Saenz, 1978; Dressler, 1981).

Debido a la gran diversidad de sus estructuras vegetativas y reproductoras, la clasificación de las orquídeas ha suscitado polémicas desde la época de Linneo. En 1826 Lindley introdujo el término Orchidaceae para designar a la familia, reconociendo ocho tribus y con siete secciones (Arditti, 1983). Posteriormente, Bentham modificó el sistema, reconociendo cinco tribus y veintisiete subtribus. Fue Reichenbach en 1852, el primer taxónomo que basó su clasificación en las características de los polinios. Sin embargo, esta clasificación fue abandonada y sustituida en 1887 por la de Pfitzer que se basaba primariamente en las características vegetativas, dando por resultado una clasificación muy artificial. Schlechter describió numerosas especies de manera muy detallada y de esta forma corrigió el sistema anteriormente descrito; sin embargo, basó sus nombres en el sistema Pfitzer, pasando por alto las reglas de nomenclatura botánica al no considerar los nombres propuestos por Lindley y Bentham, que son prioritarios (Dressler, 1981). En 1937 Mansfeld propuso un sistema de clasificación basado en la posición de la antera con respecto a la columna. En 1960 Dressler y Dodson hicieron modificaciones al sistema de Schlechter, apoyados en las reglas de nomenclatura botánica (Dressler, 1981).

En general, todos los sistemas de clasificación toman en cuenta el número de los polinios y la posición de la antera con respecto a la columna, así como las características de los polinios, para designar subfamilias y tribus. Actualmente, además se toman en cuenta detalles más finos como son: forma del viscidio, forma y características del polinio (mónades o tétrades para polinios granulares, paquetes de tétrades para polinios en masa y el polinio entero para aquellos que son duros) y la presencia de la caudícula y el estípite (Balogh, 1983). El polinario incluye los polinios de la antera y estructuras asociadas a ellos que son removidos por el agente polinizador como una sola unidad; tiene utilidad taxonómica a nivel genérico y aún de especies para algunos casos (Dressler, 1976; 1981).

La caudícula y el estípite son dos estructuras que pueden formar parte del polinario. En las primeras clasificaciones ambas causaron confusiones, ya que con frecuencia eran manejadas como la misma estructura, lo que suele suceder aún en la actualidad (Dressler, 1984). En 1737 cuando Linneo estableció el género Epidendrum, agrupó en él especies con caudícula y estípite (Hágsater, 1985).

Algunas especies avanzadas pueden presentar ambas estructuras, donde la caudícula es una estructura entre el polinio y el estípite (Van Der Pijl y Dodson, 1966).

Actualmente, el estípite y la caudícula se diferencian principalmente porque el primero es un tejido en forma de banda, no pegajosa y que se origina de la columna, específicamente del rostelo. La caudícula se origina dentro de la antera y es definida por Dressler (1981) como una extensión elástica del polinio, delgada y farinosa, o como una porción farinosa de uno de los extremos del polinio; es parte de la masa de polen. La caudícula de los diferentes grupos varía en forma, tamaño y características (Dressler, 1976; 1981). En *E. ibaguense* tiene una apariencia escamosa debido a la presencia de tétrades (Blackman y Yeung, 1983b). La caudícula sólo es característica de especies con polinios relativamente compactos y duros (Dressler, 1981).

El papel biológico de la caudícula es la conexión de los polinios para ser transportados como una sola unidad (Dressler y Dodson, 1960). Además, durante la polinización la caudícula funciona como un pedúnculo que se fija al insecto por medio del viscidio, funcionando al mismo tiempo como un punto débil que permite que los polinios se desprendan fácilmente una vez que tocan el estigma de otra flor (Dressler y Dodson, 1960; Van Der Pijl y Dodson, 1966). En ciertas especies la caudícula sufre doblamiento o torcimiento, una vez que el polinario ha sido extraído de la flor, cambiando la orientación de los polinios; el movimiento requiere de varios minutos, por lo que aparte de orientar mejor a los polinios para tocar la cavidad estigmática de otra flor, tiende a evitar la autopolinización; un comportamiento similar se ha observado en el estípite (Nieremberg, 1972; Dressler, 1981).

La caudícula en las orquídeas, o bien estructuras análogas como el aparato traductor de asclepias que lleva los granos de polen como una sola unidad, sugieren que juegan un papel importante durante la polinización (Brokman, 1981; Dressler, 1981). Kress (1981) dice que en las plantas adaptadas a la polinización zoidiófila es conveniente que el polen forme paquetes, aceptándose que la evolución de éstos va de acuerdo con la siguiente secuencia: mónades-->tétrades-->poliades-->polinios. Los polinios sólo están presentes en las familias Asclepiadaceae y Orchidaceae y representan una forma muy evolucionada para la polinización cruzada. El transporte de gran cantidad de polen como una sola unidad asegura que la mayor parte de los óvulos de la flor sean fertilizados de una sola vez.

ANTECEDENTES

La información bibliográfica que se tiene actualmente sobre la caudícula es muy escasa, sólo Blackman y Yeung (1983b; 1985) han aportado datos sobre la ontogenia, anatomía y fisiología de una sola especie (E. ibaguense), no existe información publicada para ninguna otra. Para los géneros Neowilliamsia (Garay, 1977) y Oerstedella (Hågsater, 1981) sólo se cuenta con las descripciones someras de la antera. Los trabajos de Blackman y Yeung (1983b) reportan que la caudícula de E. ibaguense se origina de un grupo de células meristemáticas del microsporangio, que se sitúan debajo de la epidermis del mismo, y que durante el proceso de maduración producen dos tipos celulares:

- 1.- estructurales de pared gruesa, y
- 2.- de pared delgada.

El primer tipo se localiza en la región central de la masa y al momento de la citocinesis produce tétrades lineales; inmediatamente después se inicia la acumulación de una pared secundaria gruesa con propiedades osmofílicas, en la zona externa de la tétrade y la interna es positiva al ácido peryódico-reactivo de Schiff (APS). Debido a sus propiedades de tinción y características estructurales pueden compararse con la pared del polinio. Este tipo celular tiene una función estructural y al madurar da la apariencia escamosa y suelta de la caudícula.

Las células de pared delgada, en los estados jóvenes, se encuentran en la periferia de la masa meristemática y sintetizan un polímero lipídico, que es liberado en forma de gotas al autolizarse dichas células. El polímero lipídico confiere la elasticidad a la caudícula madura. Este tipo celular es el más especializado.

Van Der Pijl y Dodson (1966), Dressler (1981), Blackman y Yeung (1983a; 1983b; 1985) y Hågsater (com. pers.) piensan que la caudícula se originó filogenéticamente del polinio. En apoyo a esta hipótesis, Blackman y Yeung (1983b) aportan la siguiente información, referente a las células estructurales de pared gruesa, derivada de sus estudios en E. ibaguense:

- En los estados esporógenos de desarrollo, la caudícula existe como una masa de células, físicamente separadas del polinio pero indistinguibles en sus estructuras.

- La calosa está presente en los mismos estados de desarrollo en el polinio y caudícula.

- El ciclo de división de la caudícula muestra las mismas características ultraestructurales de la meiosis del polinio.

- En los estados maduros hay una acumulación de pared secundaria gruesa sobre la pared celular. La apariencia y la reacción a la acetólisis evidencian la presencia de esporopolenina.

Los autores mencionan como conclusión lo siguiente:

"La caudícula es un ejemplo de una modificación única de una estructura reproductora haploide para servir a una función vegetativa. El origen de las células estructurales de pared gruesa de la caudícula es clara y consistente con la idea de que la caudícula evolucionó de una parte o de todo el polinio (Van Der Pijl, 1966; Dodson y Gillespie, 1967). Dado que las dos estructuras se originan ontogenéticamente como dos masas discretas, nosotros pensamos que la caudícula evolucionó de un polinio entero".

La presencia de tétrades en la caudícula, propias de estructuras reproductoras ha generado dos hipótesis que tratan de explicar su origen filogenético:

- La caudícula es una extensión del polinio (Whitner, 1974; Dressler, 1981), y

- La caudícula es un polinio entero modificado (Blackman y Yeung, 1983b).

OBJETIVOS

Con base en lo anterior, en el presente estudio se plantearon los siguientes objetivos:

1.- Contribuir al conocimiento de la anatomía comparada de la caudícula en seis especies de tres géneros de la subtribu Laelinae, familia Orchidaceae (clasificación de Dressler, 1981).

2.- Realizar observaciones sobre el desarrollo ontogenético de la caudícula de las seis especies y con base en esto apoyar una de las dos hipótesis postuladas hasta la actualidad sobre el origen filogenético de la caudícula:

a) Se originó como una modificación basal del polinio (Whitner, 1974; Dressler, 1981), y

b) La caudícula se originó a partir de un polinio entero (Blackman y Yeung, 1983b).

MATERIALES Y METODOS

Para este trabajo se utilizaron botones florales en diferentes estados de desarrollo y flores en antesis de plantas en cultivo. Estas fueron colectadas en el campo y determinadas por E. Hágsater. Los ejemplares vivos se encuentran en condiciones de invernadero y en forma de material herborizado, en el invernadero y el herbario respectivamente, de la Asociación Mexicana de Orquideología A.C. (AMO).

Las especies utilizadas en este trabajo fueron:

Epidendrum scriptum Rich. & Gal., procedente de Veracruz, México. Número de colecta de E. Hágsater (E.H.) EH1665.

Epidendrum difforme Jacq., procedente de El Salvador. Número de colecta EH4705.

Epidendrum annoqlossum Schltr., procedente de Costa Rica. Número de colecta EH6130.

Neowilliamsia alfaroi (Ames & Schweinf.) Dressler, procedente de Costa Rica. Número de colecta EH6916.

Derstedella myriantha (Lindl.) Hágsater, cultivada en el Jardín Botánico Selby. Número de registro en el invernadero AMO EH5085.

Derstedella pseudoschumaniana (Fowl.) Hágsater, procedente de Panamá. Número de colecta EH6403.

Pruebas preliminares

Las pruebas preliminares incluyeron la observación de la caudícula de botones y flores en antesis en estado fresco, al microscopio estereoscópico para determinar: apariencia, elasticidad y características de unión con los polinios y entre las caudículas que forman cada par. Asimismo, se observaron los cambios en la forma, elasticidad y adherencia de la caudícula antes y después de ser bañadas con xileno y agua.

Proceso histológico de inclusión en parafina

Se seleccionó el fijador Craff III (Berlyn y Miksche, 1976) para la fijación de botones y flores en antesis. La fijación comprendió un tiempo mínimo de 24 hrs.

Las flores fueron disectadas para obtener las columnas e incluirlas en parafina siguiendo el método propuesto por Curtis (1968). Durante la deshidratación, las columnas permanecieron un tiempo mínimo de 3 horas en cada líquido; posteriormente, se incluyeron en parafina con punto de fusión de 55-60 grados centígrados, según Gaviño et al. (1968) y E. M. Engleman (com. pers.). Los cortes se realizaron con un micrótopo rotatorio con cuchilla de acero, a 10 micras de grosor. Los cortes se montaron con el adhesivo de Haupt y una solución de formalina al 10% para extender lo tejidos (Berlyn y Miksche, 1976). Los planos de corte fueron longitudinal y transversal.

Proceso histológico de congelación

Las columnas en estados indiferenciados y diferenciados de N. annoglossum y E. scriptum se incluyeron frescos en bloques de papa y se congelaron a una temperatura de -20 grados centígrados. Los cortes se recibieron en una solución de formalina al 4%. Posteriormente, se fijaron por medio de baja temperatura (Gray, 1976), y fueron teñidos con rojo O de aceite (E. M. Engleman, com. pers.).

Tinción

Los tejidos se tiñeron con safranina-verde fijo. Para la histoquímica se empleó el ácido peryódico-reactivo de Schiff (APS) y el rojo O de aceite, modificados por E. M. Engleman como sigue:

Safranina.

0.05% safranina (saturada) en 13% de sulfato de amonio acuoso.

Acido peryódico-reactivo de Schiff.

0.1% de fuschina básica .
2% de sulfito de sodio.
4% de ácido cítrico

Rojo O de aceite.

Rojo O de aceite (saturado) en 25% v/v en 1 butanol + 75% v/v etilenglicol.

La coloración y la histoquímica se realizaron según Johansen (1940), Curtis (1968), Gaviño et. al. (1980) y E. M. Engleman (com. pers.).

Las observaciones de los tejidos se realizaron en microscopio de campo claro.

Acetolisis

Para detectar la esporopolenina, se siguió el método propuesto por Gray (1973), pero se varió el calentamiento; se utilizó una platina que permitió la elevación gradual de la temperatura hasta aproximadamente 65 grados centígrados para evitar la ebullición de la mezcla acetólica que dificultaría la observación. La mezcla acetólica se preparó con nueve partes de ácido anhídrico acético y una parte de ácido sulfúrico concentrado.

La técnica fue probada en caudículas enteras frescas y fijadas, y en cortes. Para el último caso sólo se realizó en N. alfaroi, O. myriantha y E. scriptum.

RESULTADOS

Morfología general

El polinario de las especies consideradas en este trabajo, consta de cuatro polinios, cuatro caudículas en dos pares y el viscidio, este último solo presente en Epidendrum y Neowilliamsia.

Los polinos están unidos a la caudícula por la región basal (fig. 1C); en el caso de E. scriptum, E. annoglossum y N. alfaroi la caudícula se desprende fácilmente del polinio, no sucede así en las especies restantes.

Las caudículas se unen lateralmente en pares, una pequeña bifurcación en la zona basal y apical y una fisura en la zona de unión caudícula-caudícula marca el límite entre ellas (fig. 1C); corresponde un par para cada mitad del polinario. Las caudículas de cada par presentan diferencias en cuanto a la facilidad de separación. En E. scriptum, E. annoglossum y N. alfaroi son fácilmente separables durante la manipulación, no sucede así en las especies restantes.

La caudícula está formada por una sustancia blanda, transparente y elástica cubierta en la zona ventral y lateral por tétrades en forma de gránulos con dos formas:

a) Gránulos esféricos de color verde claro o verde amarillento como los polinios en E. difforme, O. myriantha y O. pseudoschumaniana. En esta última se notan gránulos de color más oscuro en la cara ventral y gránulos del color de los polinios en las zonas laterales.

b) Gránulos pequeños de apariencia farinosa, con aspecto comprimido, de color blanquecino como los polinios en E. scriptum, N. alfaroi y E. annoglossum.

Dichas tétrades independientemente de su forma y color se desprenden fácilmente al inicio de la acetólisis.

La elasticidad de la caudícula aumenta considerablemente al ser bañadas con xileno, además se curva principalmente en la zona apical; la forma y las características de la caudícula no se alteran con el agua.

Cuando se trata el polinario directamente con rojo O de aceite, se observa que las caudículas se tiñen intensamente de rojo, los polinios de rojo pálido y un tono intermedio para el viscidio.

Anatomía

Con el fin de facilitar la exposición de los resultados microscópicos, se tomó a E. scriptum como especie patrón. A menos que se indique lo contrario, se presumirá que la anatomía de esta especie, a lo largo de todos sus estados de desarrollo ontogenético es válida para las especies restantes. Las descripciones que se dan a continuación corresponden a una mitad del polinario.

Las características anatómicas de las especies trabajadas aquí, se resumen en el cuadro No. 1.

EPIDENDRUM SCRIPTUM

En los estados indiferenciados, la caudícula está contenida en la antera, una epidermis, dos o tres capas parenquimáticas y una capa de células rectangulares del tapetum forman la pared de la antera debajo de la caudícula.

El par de caudículas se inicia como una masa celular indiferenciada, situada ventralmente con respecto a los polinios. Las células tienen un citoplasma denso y granular, núcleo central y paredes delgadas. Las células del microsporangio y las de la caudícula tienen gran parecido en este estado (fig. 2).

Posteriormente la masa celular se diferencia y forma dos caudículas. En cada caudícula se distinguen tres tipos celulares:

- 1) tétrades con pared gruesa de esporopolenina,
- 2) células de pared delgada sin cubierta de esporopolenina, y
- 3) células de unión.

La diferenciación se inicia cuando un sólo estrato de las células ventrales y laterales de la caudícula sufren meiosis, que es simultánea con la meiosis de las células del microsporangio; en este estado hay continuidad y sincronía celular entre las células del microsporangio y las células ventrales y laterales de la caudícula, evidenciado por la fuerte coloración de los núcleos con safranina (fig. 3).

Posteriormente una capa gruesa de esporopolenina se deposita en la pared externa de cada tétrade, separandolas unas de otras. Cada tétrade es lineal y esporádicamente globular con cuatro núcleos bien definidos; presentan las mismas afinidades hacia los colorantes que las tétrades del polinio (fig. 4).

La mayor parte de la caudícula está formada por células de pared delgada sin cubierta de esporopolenina, pero con gránulos de dicha sustancia adheridos a su pared. Ocasionalmente se observan gránulos dispuestos en pares donde cada uno pertenece a una célula adyacente, los miembros del par están separados por las paredes primarias (fig. 5). Los gránulos son al principio translúcidos y se distribuyen uniformemente; posteriormente, adquieren un color amarillo oro y se localizan preferentemente en la periferia dorsal de la caudícula. Las células de pared delgada son más grandes que el resto celular de la antera y sólo sufren divisiones mitóticas en etapas tempranas (fig. 6).

Las células de unión son de pared delgada y pueden presentar gránulos de esporopolenina. Se diferencian de las otras de pared delgada, ya descritas, por ser aplanadas lateralmente y perpendiculares al rostelo, se ubican en la zona de unión caudícula-caudícula (fig. 7). Presentan las mismas características citoplasmáticas y afinidades a los colorantes que las células de pared delgada. Este tipo celular marca el límite entre las caudículas que forman cada par y es en esta zona donde se produce la separación de las caudículas durante el inicio del tratamiento acetólico y la manipulación.

En los estados diferenciados próximos a la antesis, las células de pared delgada se desintegran, liberando su contenido citoplasmático rico en lípidos; las tétrades y los gránulos de esporopolenina permanecen intactos. A veces se observan gránulos de esporopolenina unidos unos a otros en forma de rosario.

En las flores en antesis, la pared ventral de la antera se desintegra, quedando la caudícula expuesta y en contacto con el viscidio formado del rostelo.

En la zona de unión polinio-caudícula, en los estados indiferenciados, existe continuidad celular entre las dos estructuras; en ambas, las células presentan las mismas propiedades de tinción y estructurales, de tal manera que no es posible establecer cuáles constituyen a cada una, dando la apariencia de ser una sola estructura. Al avanzar el desarrollo comienzan a diferenciarse, cuando las células ventrales y laterales de la caudícula y el total de las células del polinio inician la meiosis que es simultánea y continua entre ambas (fig. 8). En estados bien diferenciados, en la región cóncava se observa un límite bien definido formado por la pared del polinio, se establece de esta manera una separación entre las tétrades del polinio y las células de pared delgada de la caudícula. Por la región convexa, el polinio se adelgaza gradualmente, hasta que en la zona de unión polinio-caudícula un solo estrato de tétrades se prolonga hacia la zona ventral y lateral de la caudícula. En la zona de transición, una pared delgada de esporopolenina separa las tétrades de ambas estructuras. Cada tétrade de la caudícula está cubierta de una pared gruesa de esporopolenina.

Tanto en estados tempranos, como en estados diferenciados, el tapetum que rodea al polinio se prolonga hacia la caudícula por la región convexa.

Es importante hacer notar que la caudícula, a diferencia del polinio, no tiene una pared que la limite del parenquima fundamental en ningún estado de desarrollo (figs. 2, 4 y 9).

El polinio de esta especie está limitado por una pared continua y gruesa de esporopolenina en forma de mosaico, más o menos uniforme en grosor, que se forma por la esporopolenina de la cara externa de cada una de las tétrades periféricas del polinio (fig. 10).

EPIDENDRUM DIFFORME

La morfología y la anatomía de la caudícula de esta especie son muy semejantes a las descritas para E. scriptum, se presentan algunas diferencias que se describen a continuación:

Las tétrades de la caudícula se disponen en dos estratos, tienen una pared delgada de esporopolenina, pero son semejantes en forma, tamaño y propiedades de tinción que las tétrades del polinio. En ambas estructuras son tetraedrales.

Las células de pared delgada nunca presentan acumulaciones de esporopolenina en forma de red o gránulos.

En la zona de unión caudícula-caudícula no existen células de unión sino que esta ocupada por células de pared delgada que se distribuyen entre las dos mitades, lo que no permite establecer límites entre las caudículas.

Al avanzar el desarrollo, la pared de la antera situada justo debajo de la zona de unión caudícula-caudícula se encuentra invaginada, formando por consiguiente dos lóbulos. Cada lóbulo corresponde a una caudícula. En estados diferenciados, en la zona basal de la antera, los lóbulos se encuentran en forma de "V" invertida con el vértice dirigido hacia los polinios. Conforme se acerca al ápice, el vértice se hace paralelo al rostelo.

En anthesis, las células de pared delgada se desintegran quedando las tétrades intactas.

La zona de unión polinio-caudícula, es semejante a la descrita en E. scriptum con la excepción de que en la región cóncava la pared del polinio que separa ambas estructuras no es continua, sino que está formada por placas ligeramente convexas. Además en la región convexa, dos estratos de tétrades del polinio se prolongan hacia la caudícula y nunca existe una separación entre las tétrades del polinio y la caudícula (fig. 11 y 12).

En la pared del polinio pueden distinguirse claramente dos capas, una interna y otra externa. La externa está formada

por placas ligeramente convexas, una por tétrade, separadas entre sí de tal forma que no constituyen una capa continua. La interna tiene una apariencia granulosa y rodea a todas las tétrades del polinio, pero con mayor acumulación en las tétrades más periféricas (fig. 13).

EPIDENDRUM ANNOGLOSSUM Y NEOWILLIAMSIA ALFAROI

Ambas especies muestran una anatomía muy similar por lo que se describen en forma conjunta. Presentan gran similitud con E. scriptum.

Las tétrades de la caudícula no tienen pared de esporopolenina.

En estados diferenciados la caudícula está limitada por una pared gruesa de esporopolenina, semejante a la pared del polinio (fig. 14), que se interrumpe en la zona de unión caudícula-caudícula (fig. 15).

En cortes de inclusión en parafina, principalmente de los estados diferenciados, sólo se observan contornos en empalizada oblicuos al rostelo (fig. 16); algunas veces se encontraron tétrades dentro de ellos, sobre todo en la zona ventral. En los cortes realizados en micrótopo de congelación de los estados diferenciados e indiferenciados, no se observan los contornos, pero sí se ve su constitución celular.

En las flores en anthesis la caudícula está constituida por la sustancia liberada por las células de pared delgada, las tétrades y la pared de esporopolenina que permanecen intactas.

La zona de unión polinio-caudícula es semejante a la descrita en E. scriptum, con la excepción que en los estados diferenciados la pared de esporopolenina del polinio se prolonga hacia la caudícula por la región convexa (fig. 17).

La pared del polinio es semejante a la descrita para la especie patrón, siendo la capa de esporopolenina gruesa y continua (figs. 18 y 19).

OERSTEDELLA PSEUDOSCHUMANIANA

Los componentes celulares de la caudícula de esta especie son muy semejantes a los descritos para E. difforme.

En esta especie predominan las tétrades tetraedrales, esporádicamente se detectan las formas lineales. Simultáneamente a la formación de la cubierta de esporopolenina sobre las tétrades, en la región dorsal de la zona de unión caudícula-caudícula se detecta la acumulación de esporopolenina entre los espacios intercelulares, formando una red con mayor acumulación en los vértices.

La zona de unión caudícula-caudícula es semejante a la descrita para E. difforme, con la excepción de que en esta especie la esporopolenina que llena los espacios intercelulares de las células de pared delgada en forma de red, arriba mencionada, también se extiende hacia las dos caudículas.

La pared de la antera situada debajo de la zona de unión caudícula-caudícula se encuentra invaginada formando dos lóbulos que siguen el mismo comportamiento descrito para E. difforme (figs. 20 y 21).

En las flores en anthesis, las células de pared delgada se han desintegrado, quedando sólo la red dorsal de esporopolenina y las tétrades. La pared ventral de la caudícula también se ha desintegrado, quedando la caudícula expuesta y en contacto con el rostelo sobre el cual descansa.

La zona de unión polinio-caudícula presenta un patrón similar al descrito para E. difforme.

La pared del polinio esta formada por placas de esporopolenina donde sólo se distingue una capa y esta se prolonga hacia los lados de las tétrades pero sin rodearlas completamente. Una placa cubre cada tétrade periférica (fig. 22). Difiere de la de E. difforme donde se distinguen dos capas

ORSTEDELLA MYRIANTHA

Esta especie muestra similitudes con E. difforme.

En la zona de unión caudícula-caudícula existen células de unión, más comprimidas que las de E. scriptum y que se distinguen menos nitidamente que aquellas, se distribuyen a partir del lado ventral a través de aproximadamente dos tercios de la zona de unión caudícula-caudícula. En la región dorsal de esta zona se forma una red gruesa de esporopolenina semejante a la descrita en O. pseudoschumaniana pero se extiende hacia los lados y a través de la zona de unión caudícula-caudícula (fig. 23). Esta red es más conspicua que la de O. pseudoschumaniana.

En las flores en anthesis las células de pared delgada se desintegran, quedando las tétrades y la red intactas.

La zona de unión polinio-caudícula sigue el mismo patrón descrito para E. difforme.

La pared del polinio presenta similitudes con la de O. pseudoschumaniana pero las placas de esporopolenina se prolongan menos hacia los lados (fig. 24).

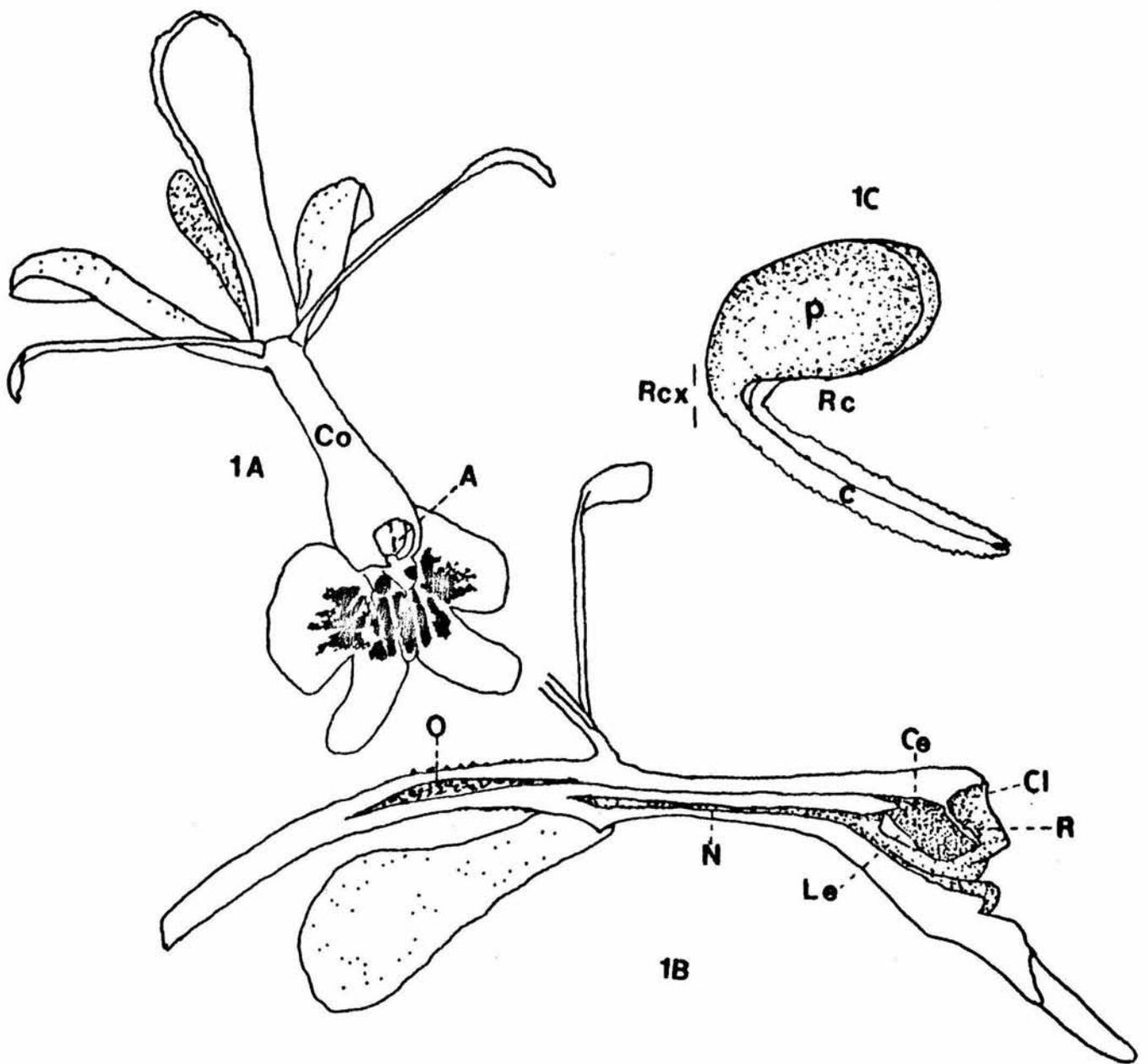


Fig. 1 *E. scriptum*. 1A Flor, columna (Co), antera (A). 1B Corte longitudinal de la flor, clinandrio (Cl), rostellum (R), cavidad estigmática (Ce), nectario (N), Ovario (O) Lóbulo lateral del estigma (Le). 1C Mitad del contenido de la antera, polinio (P), caudícula (C), región convexa (Rcx), región cóncava (Rc). 1A y 1B tomados del dibujo original de E. Hágsater. 1C esquema de Roberta C.

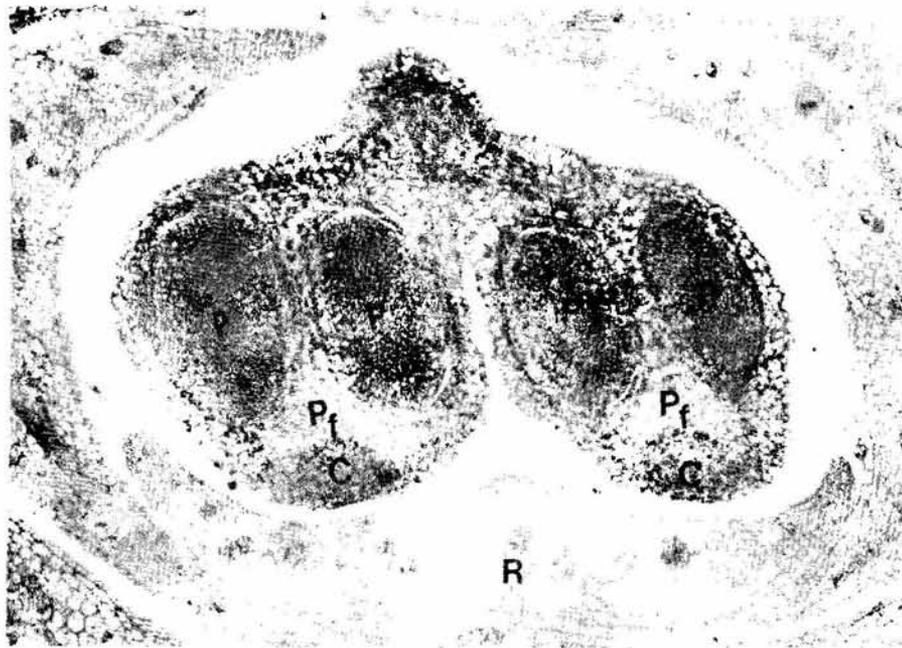


Fig. 2 E. scriptum. Estado indiferenciado. Corte transversal que muestra una vista general de la antera. Se observa la gran similitud entre las células del polinio (P) y la caudícula (C). Rostelo (R). Parénquima fundamental (Pf). X 146.

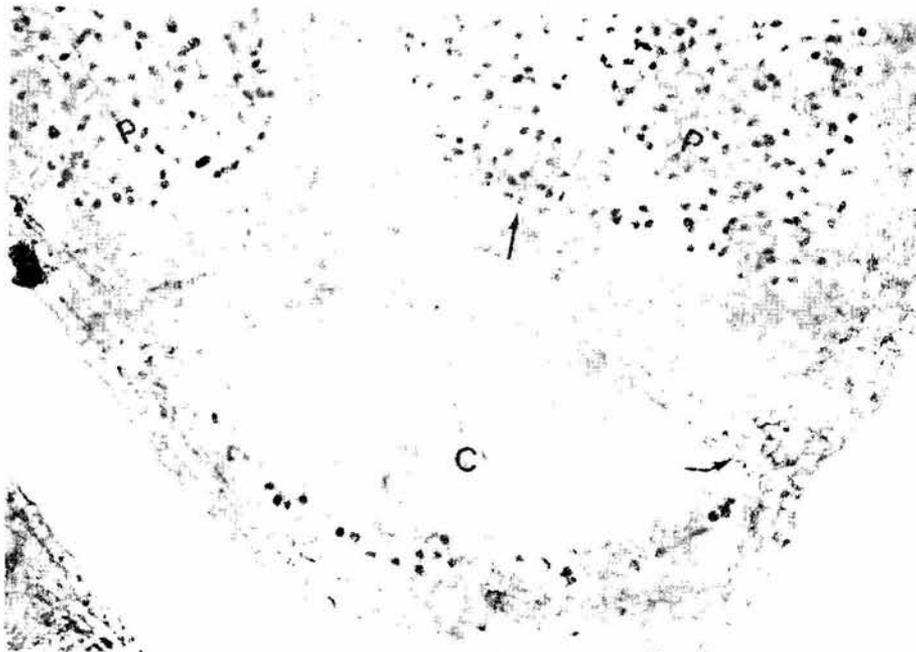


Fig. 3 E. scriptum. Estado en proceso de diferenciación. Corte transversal que muestra la meiosis (↑) simultánea de las células ventrales y laterales de la caudícula (C) y las células del polinio (P). X 233.

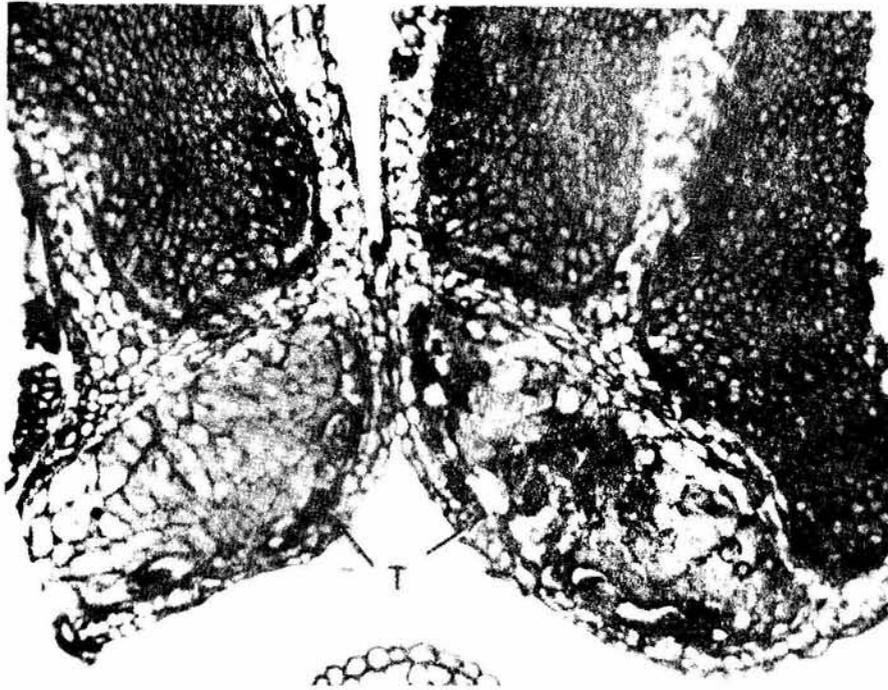


Fig. 4 E. scriptum. Estado diferenciado. Corte transversal mostrando las tétrades (T) con una pared gruesa de esporopolenina, localizadas en las zonas ventral y lateral de la caudícula (C). Se observan las células de pared delgada (Cd) situadas dorsalmente. X 175.

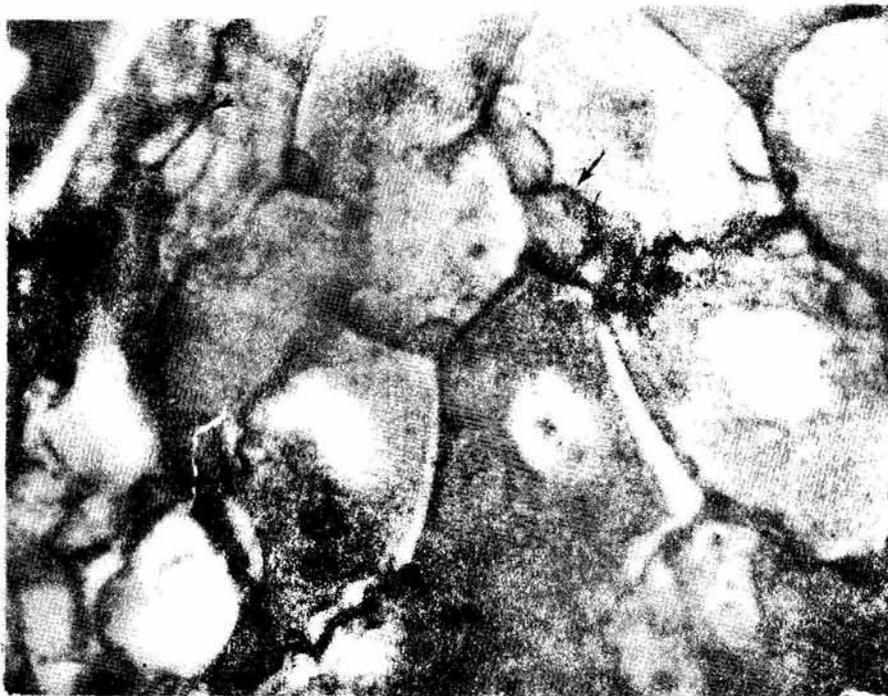


Fig. 5 E. scriptum. Estado diferenciado. Células de pared delgada con gránulos de esporopolenina asociados a las paredes. Se observan solitarios (↑) y en pares (▲). X 1500.



Fig. 6 E. scriptum. Estado en proceso de diferenciación. Corte longitudinal que muestra las células de pared delgada (Cd) en mitosis (▲). También se observan las células de la caudícula y el polinio (P) en meiosis (↑). X 336.



Fig. 7 E. scriptum. Estado diferenciado. Corte transversal mostrando células de unión (Cu) entre el par de caudiculas. Ellas forman el límite entre ambas estructuras. Parénquima fundamental (Pf). X 646.

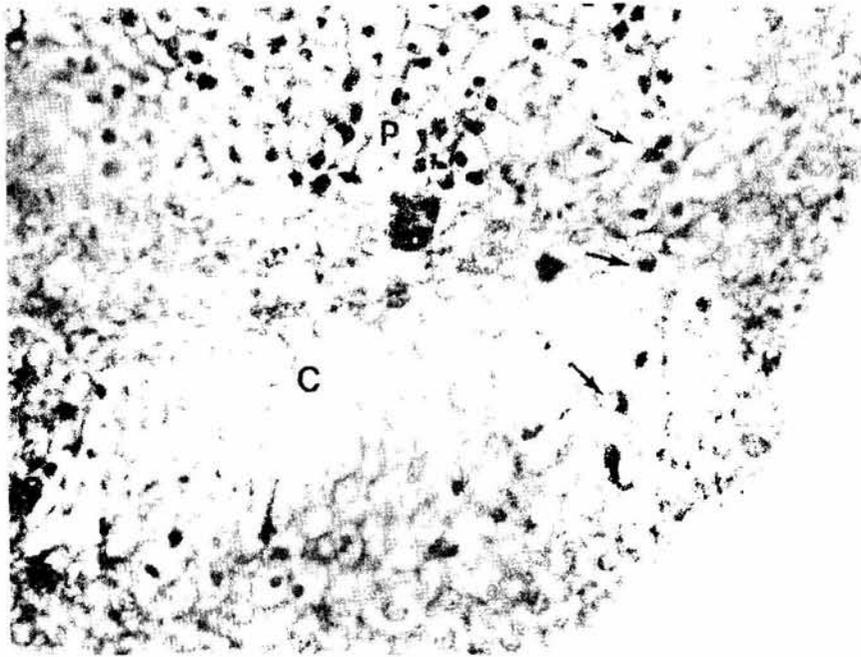


Fig. 8 E. scriptum. Estado en proceso de diferenciación. Corte longitudinal que muestra la continuidad de la meiosis (↑) en la zona de unión entre el polinio (P) y la caudícula (C). X 375.

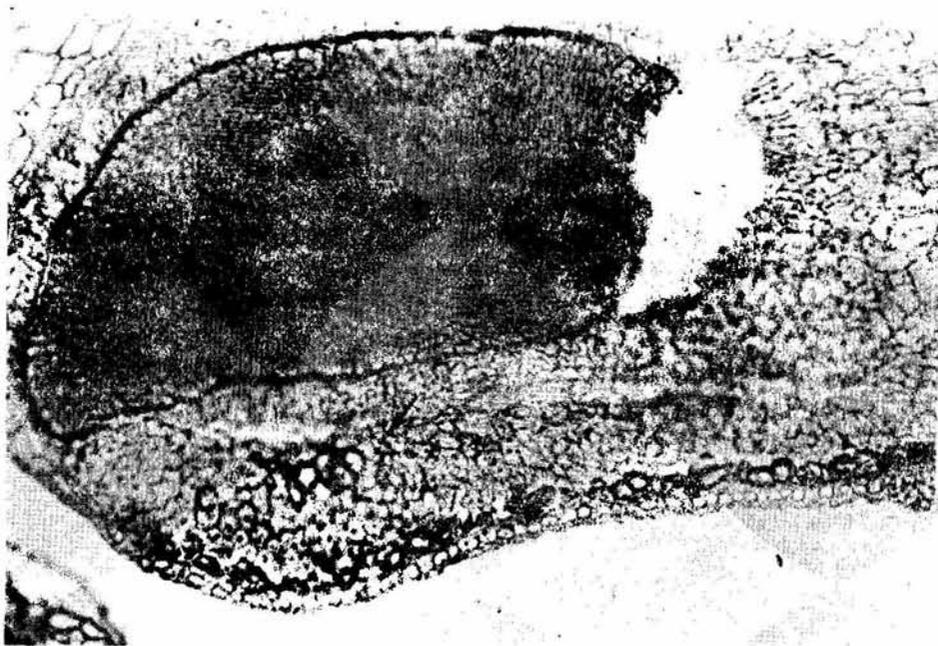


Fig. 9 E. scriptum. Estado diferenciado. Corte longitudinal que muestra la pared de esporopolenina que limita al polinio (P) y la ausencia de pared en la caudícula (C). En la caudícula se observan tétrades (T) en la zona ventral y gránulos (↑) en la zona dorsal. X 131.

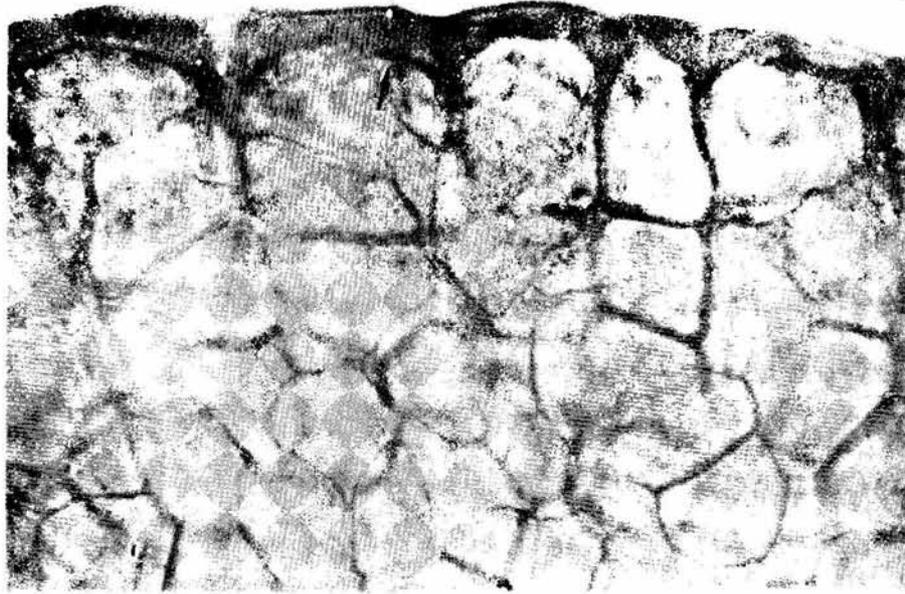


Fig. 10. E. scriptum. Estado en anthesis. Corte transversal que muestra la pared gruesa y continua de esporopolenina (↑) del polinio. X 1440.



Fig. 11. E. difforme. Estado diferenciado. Corte longitudinal donde se observa la continuidad de las tétrades entre el polinio (P) y la caudícula (C), por la región convexa. X 344.

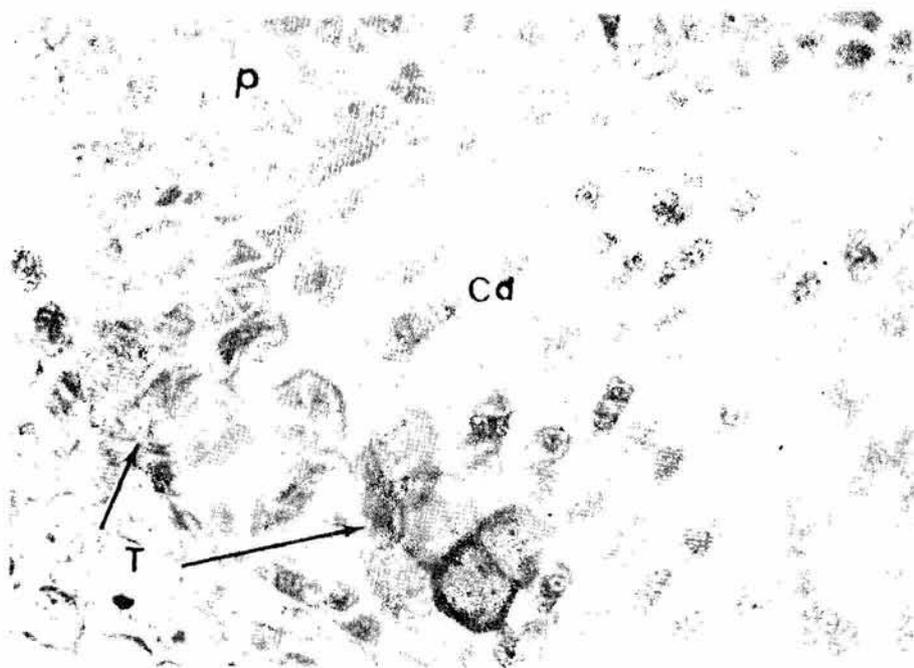


Fig. 12 E. difforme. Estado diferenciado. Corte longitudinal. Zona de unión polinio-caudícula que muestra la prolongación de tetradas (T) hacia la caudícula por la región convexa y células de pared delgada (Cd) en contacto con el polinio por la región cóncava. X 577.

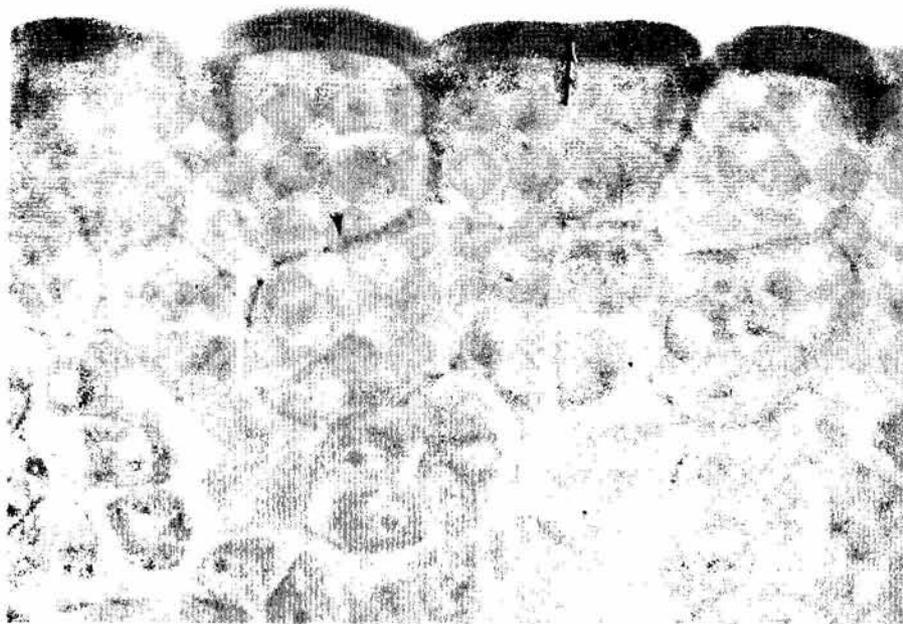


Fig. 13 E. difforme. Estado en anthesis. Corte transversal que muestra la pared del polinio constituida por dos capas: una externa en forma de placas (↑) y una interna granular (↓). X 1600.

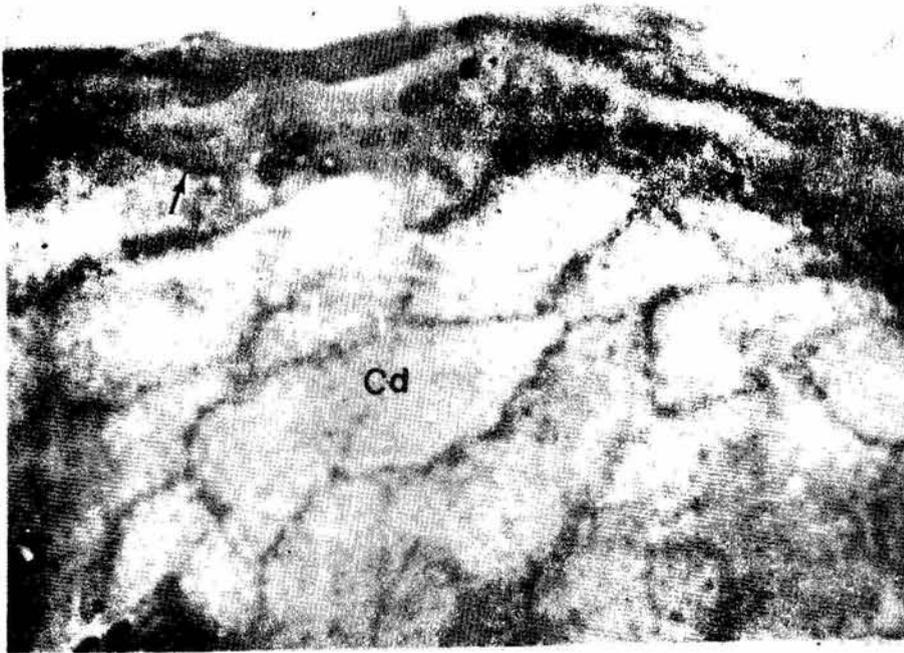


Fig. 14 *E. annoglossum*. Estado diferenciado. Corte longitudinal mostrando las células de pared delgada (Cd) con una pared gruesa y continua de esporopolenina (↑), semejante a la pared del polinio. X 776.



Fig. 15 *N. alfaroi*. Estado en antesis. Corte transversal que muestra la pared (↑) de esporopolenina que limita a la caudícula; se interrumpe en la zona de unión caudícula-caudícula (▲). También se observa la pared de la caudícula en contacto con el viscidio (V) secretado por el rostelo (R). X 225.

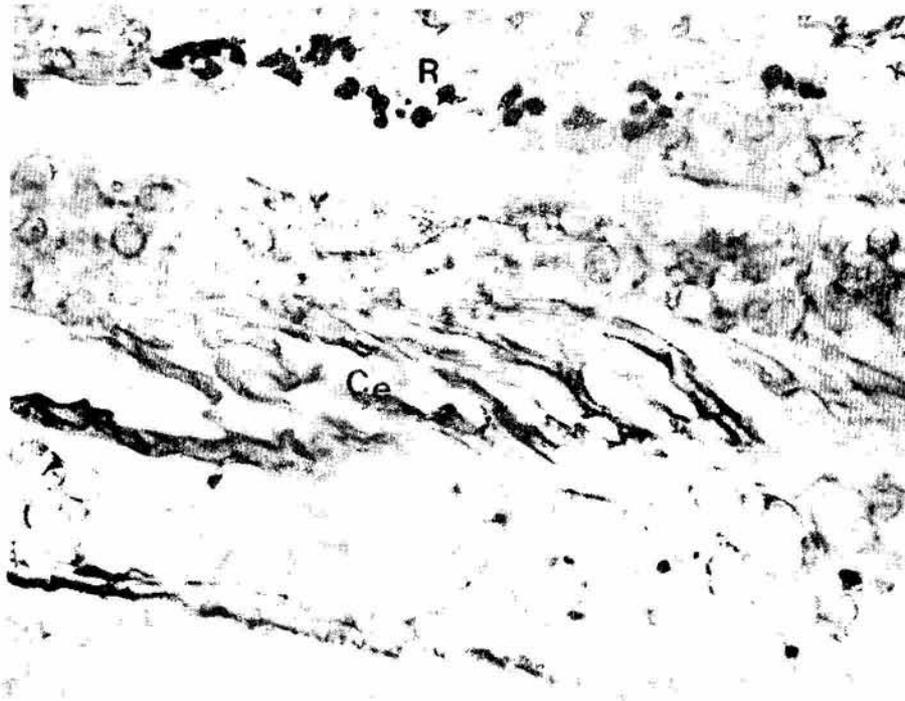


Fig. 16 E. annoglossum. Estado diferenciado. Corte longitudinal que muestra los contornos en empalizada (Ce) oblicuos al rosetelo (R). X 453.



Fig. 17 E. annoglossum. Estado diferenciado. Corte longitudinal que muestra la zona de unión polinio-caudícula, ambas estructuras limitadas por la pared (↑) del polinio. También se observa la prolongación de la pared del polinio hacia la caudícula por la región convexa (↓). X 298.

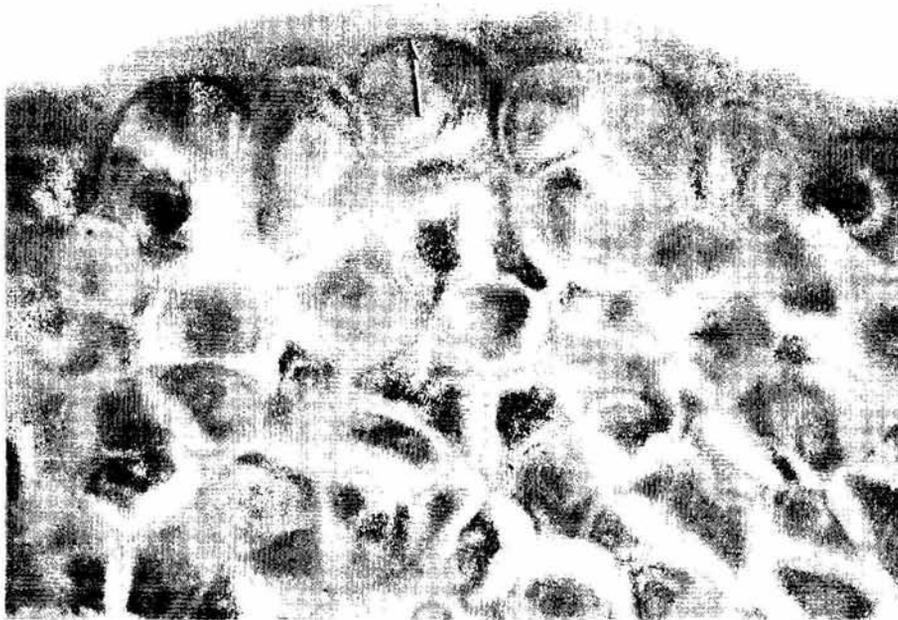


Fig. 18 E. annoglossum. Estado en antesis. Corte transversal que muestra la pared (↑) gruesa y continua del polinio. X 1880.

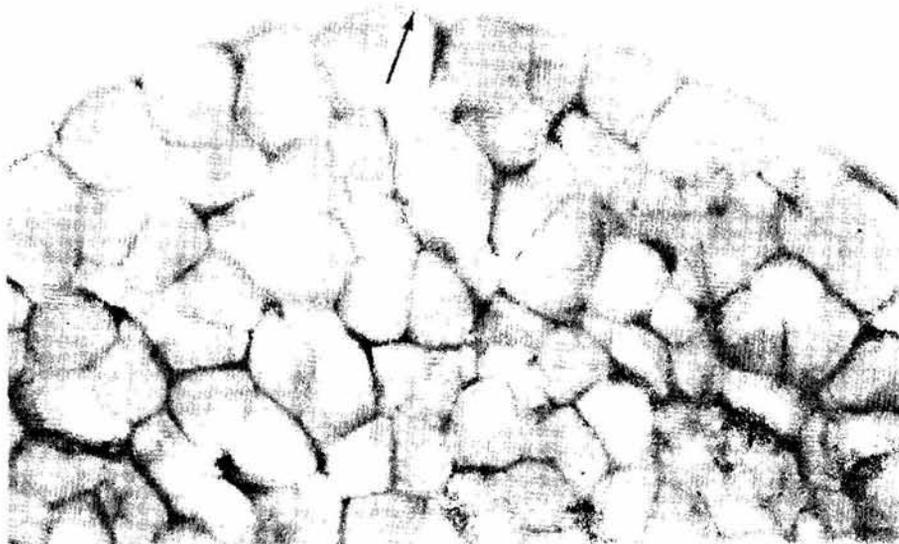


Fig. 19 N. alfaroi. Estado en antesis. Corte transversal que muestra la pared (↑) continua del polinio. X 594.

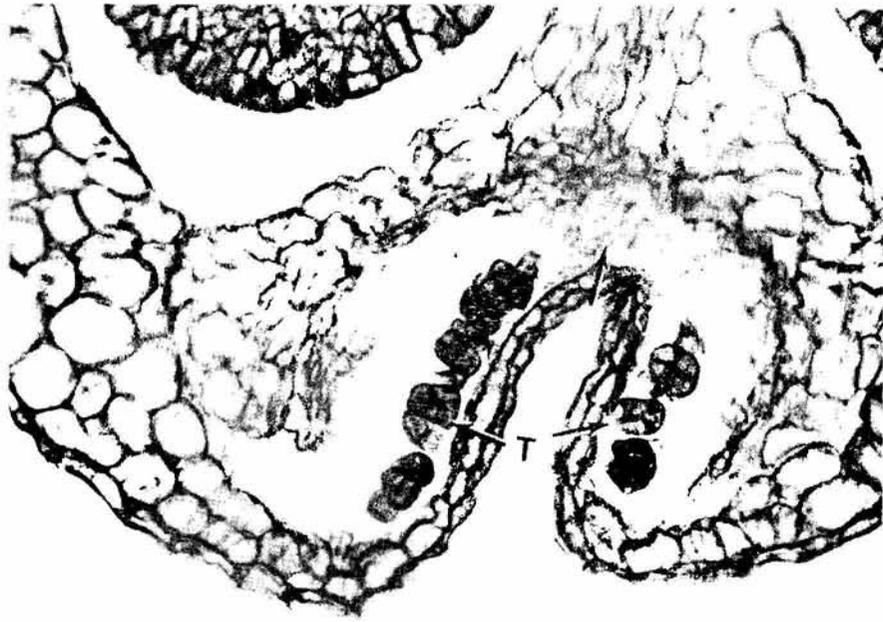


Fig. 20 O. pseudoschumaniana. Estado diferenciado. Corte transversal de la zona basal de la antera que muestra la red (↑) de esporopolenina, tétrades (T) y la invaginación de la pared de la antera situada debajo de la zona de unión caudícula-caudícula con el vértice dirigido hacia los polinios. X 660.

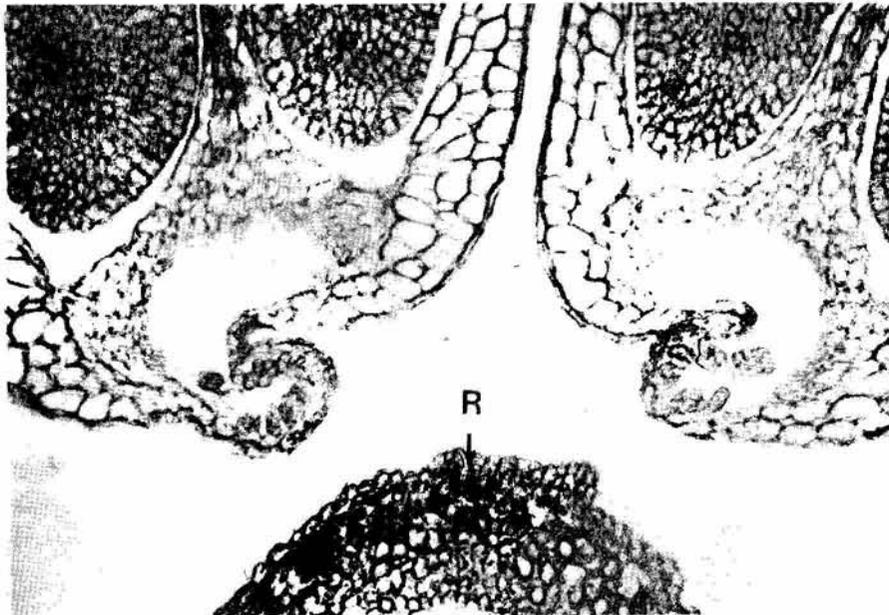


Fig. 21 O. pseudoschumaniana. Estado diferenciado. Corte transversal de la zona apical de la antera que muestra la invaginación de la pared de la antera situada debajo de la zona de unión caudícula-caudícula con el vértice paralelo al rostelo (R). X 235.

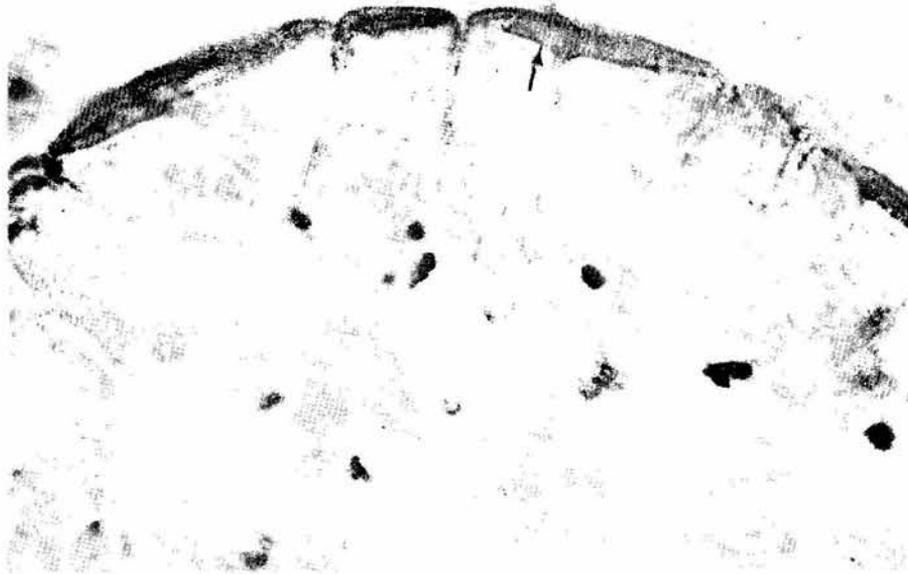


Fig. 22 O. pseudoschumaniana. Estado en antesis. Corte transversal que muestra la pared (↑) del polinio constituida por placas. Sólo se distingue una capa. X 1600.

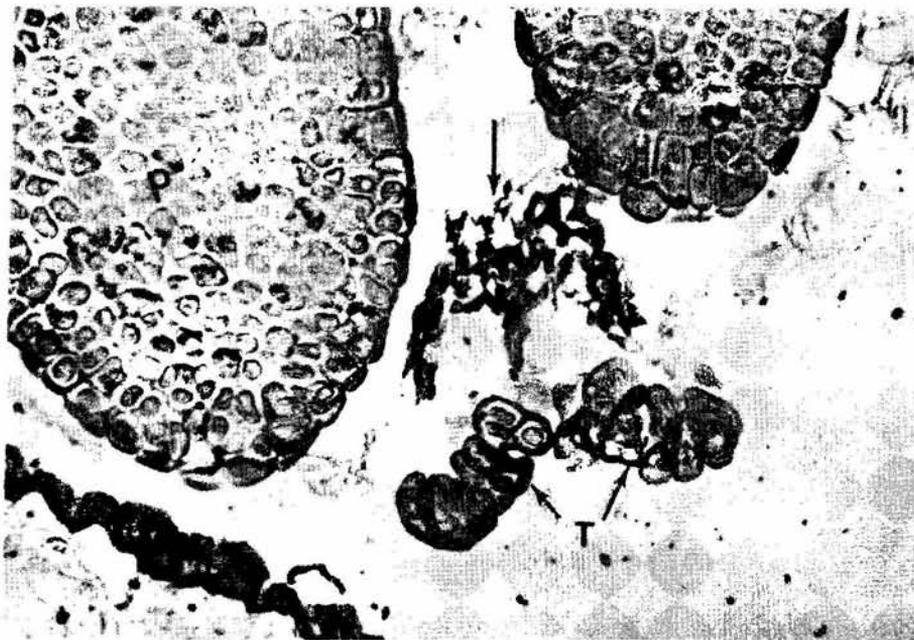


Fig. 23 O. myriantha. Estado en antesis. Corte transversal que muestra la red (↑) de esporopolenina que se prolonga a través de la zona de unión caudícula-caudícula y hacia los lados. También se ven tétrades (T) ventrales. X 347.

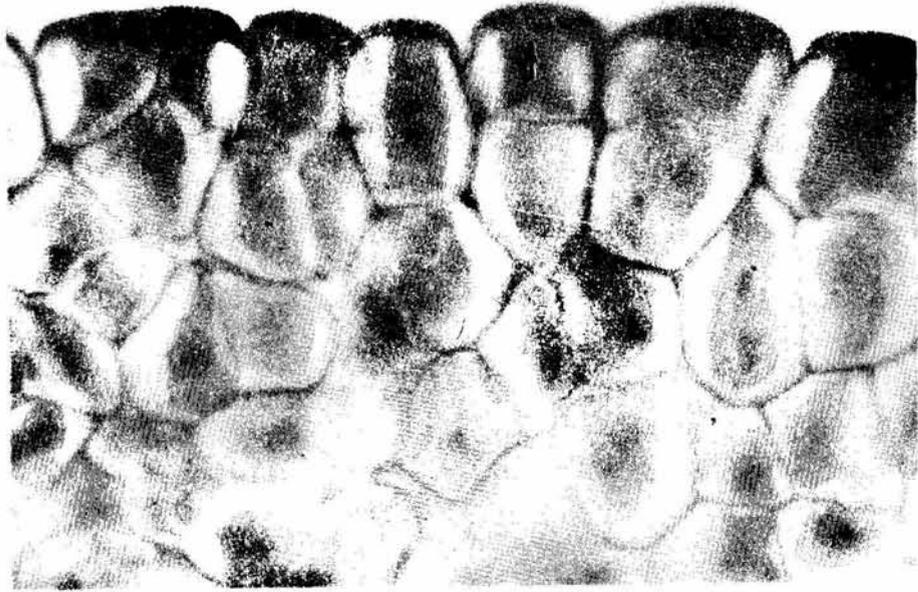


Fig. 24 O. myriantha. Estado en antesis. Corte transversal que muestra la pared (↑) del polinio formada por placas donde sólo se distingue una capa. X 1520.

CUADRO No. 1 Características anatómicas de las especies estudiadas.

	<u>E. scriptum</u>	<u>E. difforme</u>	<u>E. annuolossus</u>	<u>M. alfaro</u>	<u>O. pseudoschumaniana</u>	<u>O. myriantha</u>
Granulos dorsales						
		X				
Red de esporopolenina						
					X	
						X
Pared de esporopolenina						
				X		
					X	
Cavidades en empalizada						
				X		
					X	
Celulas de union						
		X		X		
						X
Invaginacion en zona de union C-C						
			X			

X = presencia

C-C = caudícula-caudícula

ANALISIS Y DISCUSION

El estudio de la anatomía de la caudícula, podría aportar información sobre las relaciones entre las seis especies utilizadas para el desarrollo de este trabajo.

La caudícula empieza a ser considerada como una estructura interesante para los orquideólogos. Su variabilidad anatómica justifica este interés. La caudícula tiene gran parecido macroscópico con el polinio, con el cual se piensa tiene una relación que va más allá de su mera funcionalidad (Van Der Pijl y Dodson, 1966; Blackman y Yeung, 1983b).

De acuerdo con los resultados aquí presentados la relación de la caudícula con el polinio está apoyada por varios aspectos tanto macroscópicos (color y apariencia) como microscópicos (origen de las células y anatomía). El gran parecido entre el polinio y la caudícula a nivel macroscópico es complementado a nivel microscópico por las observaciones siguientes:

- En los estados indiferenciados, la masa celular que inicia la formación de la caudícula tiene gran parecido con las células del microsporangio, de tal manera que en las zonas de unión polinio-caudícula, no pueden establecerse los límites estructurales entre ambas. En las afinidades por los colorantes tampoco hay diferencias.

- En los estados diferenciados se mantiene una continuidad entre las tétrades del polinio y la caudícula, manteniendo su similitud en sus afinidades a los colorantes; generalmente tampoco hay diferencias en la forma y tamaño de las tétrades.

- La presencia de esporopolenina en la caudícula y el polinio.

Blackman y Yeung (1983a; 1983b; 1985) han reportado los componentes celulares de la caudícula de E. ibaguense a lo largo de su desarrollo ontogenético tal como se ha descrito en el transcurso de este trabajo. Los actuales resultados concuerdan esencialmente con los de estos autores. Los tipos celulares descritos por Blackman y Yeung (1983b), (células de pared delgada y células estructurales de pared gruesa) se encontraron en las especies estudiadas aquí. Las principales diferencias son:

a) El sitio de origen de los tipos celulares. Blackman y Yeung establecen para E. ibaguense el origen de las tétrades en el centro de la masa meristemática y las células de pared delgada en la periferia; posteriormente sufrirían migración. En las especies estudiadas en este trabajo los tipos celulares permanecen constantes en su sitio de origen en todos los estados de desarrollo.

b) Sugieren que la caudícula es una estructura haploide que sirve para cumplir una función no reproductora. Se establece en este trabajo, que la mayor parte de la caudícula, formada de células de pared delgada no sufre meiosis y se supone que sólo las tétrades son haploides.

c) Mencionan que se presentan tétrades sobre la caudícula con una pared muy gruesa de esporopolenina que les confiere infertilidad. En éste trabajo se encontraron tétrades en las zonas ventral y lateral de la caudícula que presentan apariencias diferentes. Se propone que las variaciones en la apariencia (ver morfología general) pueden deberse a diferentes grados de degeneración donde las tétrades esféricas serían el tipo menos degenerado y el tipo farinoso, de aspecto comprimido representaría el caso contrario. En lo referente a la fertilidad de las tétrades se piensa que por lo menos las de E. difforme y las dos especies de Oerstedella, podrían estas conservar su capacidad para emitir tubos polínicos, dado que son similares en estructura a las tétrades del polinio. Las tétrades de las especies restantes sugieren, debido a su forma, infertilidad, por esto se supone que las tétrades de la caudícula de estas últimas especies sólo funcionan como partes estructurales que dan forma y rigidez al sitio donde se localizan.

d) Además, ellos dudan sobre el origen ontogenético de las células que constituyen la caudícula. Las autoras del presente trabajo establecen para las especies estudiadas la ontogenia de los tres tipos celulares de la caudícula de la siguiente forma: Las células de pared delgada, las células de unión y las tétrades se originan a partir de una misma masa celular. En los primeros estados de desarrollo esta masa se encuentra indiferenciada, posteriormente las células ventrales y laterales se diferencian como tétrades. El resto dorsal sólo sufre mitosis.

Otras diferencias anatómicas encontradas en las especies examinadas aquí con respecto a E. ibaguense son :

- La presencia de células de unión en E. scriptum E. annoglossum y N. alfaroi.

- El contenido de esporopolenina en forma de red o gránulos entre las células de pared delgada en E. scriptum O. pseudoschumaniana y O. myriantha.

- La pared de la antera invaginada a través de la zona de unión caudícula-caudícula en O. pseudoschumaniana y O. myriantha.

- La presencia de contornos en empalizada oblicuos al rostro, así como una pared gruesa de esporopolenina que limita a la caudícula en E. annoglossum y N. alfaroi. Una característica particular para estas especies es la dificultad para conservar sus componentes celulares en cortes de inclusión en parafina, principalmente de los estados diferenciados, pero los cortes en micrótopo de congelación revelan el contenido celular. Se supone que la ausencia de los componentes celulares se debe a la

abundancia de sustancias lipídicas liberadas por las células de pared delgada, que se disuelven durante el proceso histológico.

Dressler (1981) menciona que la caudícula del género Neowilliamsia es tan dura como el polinio, tal vez la pared de esporopolenina que la limita, semejante a la del polinio, explique dicha dureza.

En la zona de unión polinio-caudícula en los estados indiferenciados existe continuidad celular entre ambas estructuras, pero en los estados diferenciados en la región cóncava, donde colindan las tétrades del polinio y las células de pared delgada de la caudícula, se separan por la pared del polinio. Este comportamiento es similar en todas las especies. Sin embargo por la región convexa, donde las tétrades de ambas estructuras colindan, en E. scriptum, E. annoqlossum y N. alfaroi las tétrades de ambas estructuras están separadas por una pared delgada de esporopolenina. Al contrario, en E. difforme, O. myriantha y O. pseudoschumaniana, la continuidad de tétrades persiste. Las anteriores características tal vez podrían explicar las diferencias en cuanto a la facilidad de separación entre las dos estructuras en los estados maduros. Las especies que en la región convexa están separadas por una pared de esporopolenina son fácilmente separables, en contraste con las especies donde las tétrades son continuas entre ambas estructuras.

También los pares de caudículas de las especies en cuestión muestran diferencias en la facilidad de separación en los estados diferenciados. En E. scriptum, E. annoqlossum y N. alfaroi los pares son fácilmente separables durante la manipulación; se supone que esta característica está dada por la presencia de células de unión, además de la ausencia de la pared de esporopolenina en la zona de unión caudícula-caudícula en las dos últimas especies. En E. difforme y las dos especies de Oerstedella las caudículas no pueden separarse sin que se rompan, esto podría explicarse porque en la zona de unión caudícula-caudícula, existen células de pared delgada, así como la red de esporopolenina en el caso de las Oerstedella que es compartida entre el par. En O. myriantha aunque existen células de unión, sólo se distribuyen parcialmente, pues en la zona dorsal se interrumpen por la red de esporopolenina y las células de pared delgada. Las características anteriormente mencionadas, no permiten establecer un límite preciso entre las caudículas formadoras de los pares de dichas especies, lo que lleva a pensar que ambas forman una unidad. Sin embargo, la bifurcación de sus extremos, así como la invaginación de la pared de la antera a través de la zona de unión caudícula-caudícula por la región ventral en dos de las especies, podrían tomarse como límites parciales entre ambas caudículas. Las anteriores observaciones hacen pensar que se está llevando un proceso de fusión de los pares de caudículas, habiendo por consiguiente una reducción del número de estructuras, que es una de las tendencias del proceso evolutivo (Stebbins, 1974).

Se estima que las células de pared delgada, células de unión y tétrades cumplen una función específica y se sitúan en una zona definida. Las células de pared delgada se desintegran al acercarse a la madurez y liberan su contenido citoplasmático rico en lípidos que da la elasticidad a la caudícula madura y es en esta zona, entonces, donde pueden ocurrir cambios en la forma. Compartimos con Blackman y Yeung la idea de que las células de pared delgada son las más especializadas. Las tétrades ventrales y laterales por su pared gruesa de esporopolenina dan forma y rigidez al sitio donde se localizan.

Dressler (1981), menciona que las caudículas alargadas pueden tener un origen intralocular o interocular. Con base en esta definición, las caudículas de las especies estudiadas tienen un origen interocular, pero la masa celular que origina a la caudícula no es similar a la del parénquima fundamental sino a las células del microsporangio.

Por todo lo anteriormente expuesto, queda claro que la caudícula tiene un origen filogenético a partir de una parte o de todo el polinio; la presencia de tétrades, los granulos y la red de esporopolenina en las células de pared delgada, así como la pared, de la misma sustancia, que rodea a la caudícula de dos especies, pueden considerarse como residuos de su origen filogenético a partir del microsporangio. Blackman y Yeung apoyan la hipótesis que la caudícula se originó de la modificación de todo un polinio, sin embargo nuestras observaciones apoyan la hipótesis que sugiere que la caudícula es la modificación de una parte del polinio y que son:

- La gran similitud de las células de la caudícula y del polinio en etapas tempranas, que no permite establecer límites en la zona de unión polinio-caudícula, dando la apariencia de ser una sola estructura.

- La meiosis simultánea que se establece entre las células del polinio y las células ventrales y laterales de la caudícula, lo que sugiere una estrecha relación entre ellas; quizá por la presencia de canales citoplasmáticos que Cutter (1978) menciona se observan entre las células que originan el polinio.

- La continuidad de tétrades entre el polinio y la caudícula que se observa aún en los estados maduros.

- La prolongación del tapetum que rodea al polinio hacia la caudícula por la región convexa, que sugiere un tapetum común para ambas estructuras.

Las diferencias macroscópicas entre el polinio y la caudícula podrían deberse a sus diferentes especializaciones celulares, composición química y ubicación de las tétrades.

CONCLUSIONES

De los resultados obtenidos, se deducen las siguientes conclusiones :

1.- la caudícula de las especies examinadas aquí tiene un origen filogenético y ontogenético común, dado que comparten características similares, como son:

- Tienen siempre un origen ventral con respecto a los polinios,

- en los primeros estados de desarrollo, la caudícula es una masa compacta e indiferenciada, donde no pueden establecerse diferencias estructurales entre las caudículas de las seis especies,

- en los estados diferenciados, el cuerpo de la caudícula de estas especies, está formado de células haploides y diploides, aproximadamente en la misma proporción y disposición,

- el desarrollo ontogenético sigue el mismo patrón.

2.- Es en los estados diferenciados donde pueden establecerse interesantes similitudes y diferencias anatómicas entre las caudículas de las seis especies aquí estudiadas.

3.- Teniendo en cuenta que el número de especies trabajadas es reducido, resulta difícil decidir sobre los criterios a elegir para tratar de caracterizarlas, sin embargo, con la información del cuadro No. 1 se observa que si se toma en cuenta la forma de distribución de la esporopolenina que no forma parte de las tétrades, es posible agrupar a las especies de la siguiente manera:

E. annoglossum y N. alfaroi. se caracterizan por la pared gruesa de esporopolenina que rodea a la caudícula, semejante a la pared que limita al polinio.

D. pseudoschumaniana y D. myriantha se caracterizan por la red de esporopolenina situado dorsalmente en la zona de unión caudícula-caudícula.

Resulta difícil caracterizar al género Epidendrum. E. scriptum tiene gránulos de esporopolenina adheridos a las paredes de las células de pared delgada y de unión, mientras que E. difforme no presenta evidencias de esporopolenina. En E. ibagueense, única especie estudiada y publicada hasta el momento, encontramos diferencias con respecto a las especies examinadas aquí, por lo que se sugiere que el grupo requiere de más estudio, como ha sido indicado por Hågsater (1985).

4.- En lo referente al origen de la caudícula, los resultados de este trabajo permiten suponer que la caudícula se originó filogenéticamente como una modificación de la zona basal del polinio y que ha sufrido especializaciones en sus componentes, pero que aún conserva restos de su origen filogenético a partir de células esporógenas. Sin embargo es claro que la información con que se cuenta es insuficiente y aunque quizá resultaría más fácil explicar las diferencias citológicas entre ambas estructuras, sería más difícil explicar los cambios filogenéticos que ha sufrido la caudícula hasta adquirir su posición actual.

5.- Se observa en algunas especies (E. difforme, O. pseudoschumaniana y O. myrintha) la tendencia a la reducción del número de caudículas de cuatro a dos por la fusión parcial de cada par. Lo que hace suponer, que desde el punto de vista de las caudículas estas especies serían más avanzadas.

6.- La caudícula es un ejemplo más de una de las modificaciones florales en las orquídeas para asegurar una mayor eficacia en la polinización.

7.- De lo anterior surge como comentario final del trabajo, la necesidad de un muestreo más amplio, que considere desde aquellos grupos establecidos como más primitivos hasta los más avanzados, de entre los que poseen caudícula, lo que seguramente conducirá hacia un conocimiento más natural del grupo Epidendrum y géneros afines y esclarecerá especialmente el origen filogenético de la caudícula.

AGRADECIMIENTOS

Nuestro sincero agradecimiento al Ing. Eric Hågsater por dirigir el presente trabajo, sugerir el tema de tesis, así como su buena disposición para nuestro acceso a las instalaciones del herbario e invernadero de la Asociación Mexicana de Orquideología A.C.

Nuestro no menos sincero agradecimiento al Dr. E. Mark Engleman por facilitarnos el acceso a las instalaciones del Laboratorio de Anatomía y Morfología, Centro de Botánica, Colegio de Postgraduados para el desarrollo del trabajo experimental, así como por su valiosa asesoría en la interpretación de los cortes y la minuciosa revisión del manuscrito a lo largo de toda su elaboración.

Al Biol. Ignacio Aguirre O. Curador del Herbario de la Asociación Mexicana de Orquideología A.C. por su invaluable ayuda, tiempo dedicado y la fina revisión del manuscrito.

Agradecemos en forma especial al M. en C. Ernesto Aguirre L., al Biol. Daniel Tejero D., a la Biol. Beatriz Flores P. y al Biol. Carlos Rojas Z. por la revisión del anteproyecto de tesis y sus valiosas sugerencias para la elaboración del manuscrito final.

Externamos también nuestro agradecimiento al M. en C. Luis Manuel Finzón P., Jefe del Laboratorio de Biodeterioro del Instituto de Biología, U.N.A.M., por su cordial y valiosa ayuda, detallada revisión del manuscrito y amistad. A la M. en C. Guillermina Gómez del Laboratorio de Anatomía de Maderas del mismo Instituto, por sus consejos y apoyo. Al Lic. Manuel Pontes G. Jefe del Departamento de Extensión Universitaria de la E.N.E.P.I. por su entusiasta estímulo. Al Biol. José del Carmen Benítez F. del Laboratorio de Histopatología de la E.N.E.P.I. por su valiosa ayuda. A la M. en C. Petra Yañez, al Biol. Masahiro Tanikawa y al Sr. Miguel Vega, del Laboratorio de Anatomía y Morfología, Centro de Botánica, por su valiosa colaboración y a la Biol. Gloria Garduño S. del Invernadero-Jardín Botánico E.N.E.P.I por su gran apoyo y amistad.

Este trabajo fue posible, en parte, gracias a la ayuda brindada por el Instituto Chinoin en lo referente al material de Laboratorio y Papelería.

LITERATURA CONSULTADA

- BALOGH, P. 1982. Morfología del polinario de Orchidaceae mexicana. Subtribu Laeliinae. Orquidea (Méx) 8(2): 327-342.
- 1982. Generic Redefinition in Subtribe Spiranthinae (Orchidaceae). Amer. J. Bot. 69(7):119-1132.
- BACKER, H. G. 1963. Evolutionary Mechanisms in Pollination Biology. Science 139(3558): 877-883.
- BERLYN, G.P. Y J.P. MISKCHE. 1976. Botanical Microtechnique and Cytochemistry. Iowa University Press. Ames. 326 p.
- BLACKMAN, J. S. Y E. C. YEUNG. 1983a. Comparative Anatomy of Pollinia and Caudicles of an Orchid (Epidendrum). Bot. Gaz. 144(3): 331-337.
- 1983b. Structural Development of the Caudicles of an Orchid (Epidendrum) Amer. J. Bot. 70(1): 97-105.
- 1985. Floral Biology of Epidendrum ibaguense -2 The Caudicle. Amer. Orch. Soc. Bull. 54(4): 456-463.
- BROOKMAN, S.S. 1981. The Morphology of Asclepias spaciosa (Asclepiadaceae) in Relation to Pollination and Clarification in Terminology for the Genus. Amer. J. Bot. 68(5): 675-679.
- CORTES, F. 1980. Histología Vegetal Básica. H. Blume. Madrid. 300 p.
- CURTIS, P. J. 1968. Técnicas Histológicas y Citológicas. Escuela Nacional de Agricultura. Departamento de Fitotecnia. Chapingo, México. 150 p.
- CUTER, E. 1978. Plant Anatomy. Experiment and Interpretation. Part 2: Organs. Edward Arnold. Londres. 350 p.
- DAHLGREN, R. Y T. CLIFFORD. 1982. The Monocotyledons. A Comparative Study. Academic Press. Nueva York. 400 p.
- DOBZHANSKY, TH. et al., 1979. Evolución. Imprenta Juvenil. Barcelona. 558 p.

- DRESSLER, R. L. 1976. The Use of Pollinaria in Orchid Systematic. First Symposium on Scientific Aspects of Orchids. Detroit, U.S.A.
- 1979. The Subfamilies of the Orchidaceae. Selbyana 5(2): 197-206.
- 1981a. El género Neowilliamsia Garay. Orquídea (Méx.) 8(1): 27-33.
- 1981b. The Orchids. Natural History and Clasification. Harvard University Press. 332 p.
- 1982. Dos nuevas especies atractivas de Derstedella de Panamá. Con notas sobre el género. Orquídea (Méx) 8(2): 343-350.
- 1984. La delimitación de géneros en el complejo Epidendrum. Orquídea (Méx.) 9(2): 277-290.
- DRESSLER, R.L. y C.H. DODSON. 1960. Classification and Phylogeny in the Orchidaceae. Ann. Missouri Bot. Gard. 47: 25-68
- ESAU, K. 1972. Anatomía Vegetal. Omega. Barcelona. 581-588 pp.
- GARAY, L. 1960. On the Origin of the Orchidaceae. Report of The Third World Orchid Conference.
- 1972. On the Origin of the Orchidaceae. J. Arnold. Arbor. 53(2): 201-215.
- GAVINO, DE LA TORRE G. et al. 1980. Técnicas Biológicas Selectas de Laboratorio y Campo. Limusa. México, 251 p.
- GRAY, P. 1973. Encyclopedia of Microscopy and Microtechnique. Van Nostrand Reinhold. 456-458 pp.
- HAGSATER, E. 1981. Notas sobre Derstedella:1. Orquídea (Méx.) 8(1): 19-24.
- 1985. Toward and Understanding of the Genus Epidendrum. Proceedings of the 11th World Orchid. Conference, Miami. Singapore.
- JOHANSEN, D.A. 1940. Plant Microtechnique. Mc. Graw Hill Book. Company. New York. 523 p.
- KRESS, W. J. 1981. Sibiling Competition and Evolution of Pollen Unit, Ovule Number and Vector in Angiosperms. Systematic Botanic 6(2): 101-112.

- NIEREMBERG, L. 1972. The Mechanisms for the maintenance of Species Integrity in Sympatrically Occurring equitant *Oncidium*s in the Caribbean. *Amer. Orchid. Soc. Bull.* 41: 873-881.
- NILSON, L. A. 1983. Processes of the Isolation and Introgressive Interplay between *Platanthera bifolia* (L.) Richard *P. chloranta* (Custer) Reichb. (Orchidaceae). *J. Linn. Soc. Bot.* 87(4): 325-350.
- SAENS, C.. 1978. *Polen y Esporas*. H. Blume. Madrid. 90 p.
- STEBBINS, G. L. 1974. *Flowering Plants. Evolution Above the Species Level*. The Bepnap Press of Harvard University. 300 p.
- Van Der PIJL, L. 1960. Aspects of Flower Evolution. I Phyletic Evolution. *Evolution* 14: 403-416.
- Van Der PIJL and C. A. DODSON. 1966. *Orchids Flower. Their Pollination and Evolution*. University of Miami Press. 214 p.
- WHITNER, C. 1974. *The Orchids. Scientific Studies*. John Wiley y Sons. U.S.A. 604 p.
- YEUNG, E. C. Y S. J. BLACKMAN. 1983. Floral Biology of *Epidendrum ibaguense* H.B.K. I. Development of the Pollinium. *Amer. Orch. Soc. Bull.* 52(8): 836-840.

APENDICE

Caudícula.- Estructura alargada que se origina dentro de la antera; se encuentra unida a la base de los polinios. Se unen en pares que pueden ser fácilmente separables entre sí o no.

Esporopolenina.- Sustancia que forma la exina del grano de polen; compuesto de polímeros oxidativos de carotenoides y/o ésteres carotenoides; es extremadamente resistente a la descomposición o cambios químicos.

Estado en antesis.- Cuando el perianto está abierto y la caudícula expuesta.

Estado diferenciado.- Etapa del desarrollo que presenta los tipos celulares de la caudícula.

Estado indiferenciado.- Etapa del desarrollo donde no se han establecido los tipos celulares de la caudícula.

Parénquima fundamental.- Tejido que rodea a los polinios y la caudícula, sin incluir epidermis, tapete y haz vascular.

Polinario.- Unidad polinizadora, en las especies consideradas aquí, formada por cuatro polinios, dos pares de caudículas y en algunas especies el viscidio.

Polinio.- Agregación del polen que forma una masa más o menos compacta y coherente; usualmente es el contenido de una teca de la antera, o de una mitad de la teca (Dressler, 1981).

Viscidio.- Una parte gelatinosa del rostelo la cual está claramente definida y es removida con los polinios como una unidad, sirve para atar los polinios a un insecto u otro agente (Dressler, 1981)

Zona apical.- Extremo de la antera más expuesto.

Zona basal.- Extremo de la antera hundido en la columna.

Zona dorsal.- Lado opuesto al rostelo.

Zona de unión polinio-caudícula.- Sitio en la base de la antera donde el polinio y la caudícula se ponen en contacto. Se reconocen dos regiones:

1.- Región convexa: Es la más basal y es el sitio donde las tétrades del polinio y la caudícula colindan.

2.- Región cóncava: Es la más interna y es donde las tétrades del polinio y las células de pared delgada de la caudícula colindan.

Zona de unión caudícula-caudícula.- Región donde las caudículas formadoras de cada par se ponen en contacto, esta marcada por una fisura longitudinal.

Zona ventral.- Lado orientado hacia el rostelo