



Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Estudios Superiores Zaragoza

TESIS DE LICENCIATURA

Morfoanatomía del género *Laelia* en México:

Un análisis de similitud

Entidad de adscripción:

Jardín Botánico del IB-UNAM



PRESENTA

Montserrat Castellanos Ramírez

Directora de Tesis: Dra. Estela Sandoval Zapotitla

Asesor Interno: M. en C. Genaro Montaña Arias

Ciudad de México

2020



Vo.Bo. Dra. Estela Sandoval Zapotitla

Vo.Bo. M. en C. Genaro Montaña Arias



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.

AGRADECIMIENTOS OFICIALES:

Al Instituto de Biología de la UNAM, particularmente al Jardín Botánico, Laboratorio de Apoyo a la Investigación, por todas las facilidades brindadas para la ejecución de mi trabajo de tesis.

A la Dirección de Becas y Enlace con la comunidad UNAM por otorgarme una beca para mi titulación.

A la directora de mi tesis de Licenciatura la Dra. Estela Sandoval Zapotitla por su paciencia y dedicación para formarme como profesionista y como ser humano. Gracias por darme la oportunidad de trabajar en su laboratorio y guiarme con perseverancia en el entendimiento y la relevancia de la anatomía vegetal.

A la jefa de la Carrera de Biología en la FES Zaragoza, la M. en C. Susana Luna Rosales, por abrirme las puertas e introducirme por primera vez al mundo maravilloso de las orquídeas.

Al M. en C Genaro Montaña Arias, por asesorarme con la mejor disponibilidad siempre y darme la oportunidad de colaborar en sus proyectos futuros, es usted un gran maestro.

Al Dr. Ulises Rosas López por brindarme su apoyo, experiencia y conocimiento en mi formación, lo admiro mucho. Gracias por tomarse el tiempo para escucharme y motivarme a mejorar mi trabajo.

A la Biól. Concepción Guzmán Ramos y la Biól. Bárbara Estrada Galván, por su paciencia, amabilidad y apertura desde mi primer día en el laboratorio, su apoyo fue fundamental para la realización de este trabajo.

A los miembros de mi Comité Tutorial:

El M en C. Germán Calva Vásquez por su apertura para recibirme en su laboratorio, resolver mis dudas en clase e introducirme en temas de relevancia como el cambio climático.

Al Biól. Juan Romero Arredondo por su paciencia como profesor y su apoyo durante mi formación en la Unidad de Investigación de Biología Vegetal de la FES Zaragoza.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES:

Este trabajo de tesis la dedico a mis abuelitos: Noé Ramírez Pérez y Altagracia Marcial Paz quienes fueron mis maestros de la vida y me inculcaron que con perseverancia y amor puedes lograr tus objetivos. Gracias por todo su amor incondicional, los llevo conmigo siempre.

A mis padres Fernando Castellanos y Silveria Ramírez quienes se han esforzado por darme lo mejor, y me han apoyado en cada una de mis decisiones gracias, papá, por darme la oportunidad de cumplir mis sueños, dar todo por nuestro futuro y creer en mí, gracias, mamá por los momentos en que me acompañaste y apoyaste durante mis estudios. A ustedes les debo la vida.

A la Dra. Estela por todas las facilidades y oportunidades que me brindó para formarme y capacitarme como profesionista durante toda mi estancia en el laboratorio y al cursar un curso intensivo en el INECOL Xalapa, la clase de morfoanatomía floral y el V Encuentro de Orquideología en Mérida Yucatán, gracias por brindarme su confianza en mi capacidad.

Al Dr. Guillermo Ángeles del INECOL Xalapa por su amabilidad y conocimientos brindados sobre los atributos funcionales de las plantas.

Al Dr. Germán Carnevali del CYCI en Mérida Yucatán y el Dr. Eduardo Pérez como miembro organizador de la AMO por elegir este trabajo para presentar en su encuentro de orquídeas en Mérida, fue una experiencia increíble, se los agradezco.

Al Dr. Ulises y el M. en C. Daniel Martínez por su gran apoyo en la realización de mis análisis de resultados, gracias por su paciencia y asesoría.

A Cony por apoyarme con el conocimiento técnico desde el servicio social, eres una gran persona y te agradezco todas las atenciones y consejos que me has dado.

A Gabriel y Barbarita quienes son personas excepcionales siempre dispuestos a apoyar a los demás.

A la señora Mayela Castro y Ulises por abrirme las puertas cada día que los necesite, por su apoyo y comprensión.

A mis compañeros del laboratorio en particular Gabo, Alba, Rebeca y Vania gracias por los momentos juntos y deseo que todas sus metas se realicen. Gabo gracias por el tiempo que te tomaste para enseñarme a utilizar el criostato.

A mi familia materna Ramírez por apoyarme en mis proyectos, por su cariño y compañía.

“Nuestra recompensa se encuentra en el esfuerzo y no en el resultado. Un esfuerzo total es una victoria completa”.

Mahatma Gandhi

INDICE GENERAL

Resumen.....	9
I.Introducción.....	9
II.Antecedentes.....	10
2.1 Subtribu Laeliinae.....	10
2.2 Clima y distribución de las Laelias de México.....	16
2.3 Descripción de la morfología del género <i>Laelia</i>	19
2.4 Importancia de los estudios anatómicos en la taxonomía.....	20
2.5 Estudios anatómicos en la familia Orchidaceae:.....	21
III. Justificación.....	22
IV. Hipótesis.....	22
V.Objetivo general.....	22
5.1 Objetivos particulares.....	22
VI.Material y Método.....	23
6.1 Obtención del material biológico.....	23
6.2 Selección de caracteres anatómicos y morfológicos.....	23
6.3 Toma de datos y elaboración de la matriz de datos.....	30
6.4 Análisis de conglomerados.....	31
6.5 Análisis estadísticos.....	31
VII.RESULTADOS.....	33
7.1 Descripción anatómica foliar del grupo <i>Laelia</i> de México.....	33
7.2 Análisis estadísticos.....	51
7.2.1 Estadística descriptiva.....	51
7.2.2 Normalidad (Shapiro -Wilk).....	52
7.2.3 Homocedasticidad de las varianzas Levene:.....	53
7.2.4 ANOVA y prueba Post Hoc de Dunnet.....	54
7.2.5 Gráficos de caja y bigote de caracteres anatómico-cuantitativos por especie.....	55
7.2.6 Análisis de correlación de variables cuantitativas continuas en el género.....	66
7.2.7 Análisis discriminante canónico (ADC), de caracteres anatómicos cuantitativos evaluados por especie.....	67
7.2.8 Análisis de conglomerados.....	68
VIII.Discusión.....	74
IX.Conclusiones.....	90
X.Referencias.....	90
XI.ANEXOS.....	(95-105)

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Cladograma de la subtribu Laeliinae.....	11
Figura 2. Vista lateral y frontal de la flor de <i>Laelia eyermaniana</i>	13
Figura 3. Morfología general de <i>Laelia</i>	14
Figura 4. Cladograma de caracteres morfológicos de Alianza <i>Laelia-Cattleya</i>	15
Figura 5. Cladograma de Laelias de México.....	16
Figura 6. Esquema de la clasificación de las Laelias de México (Altitud).....	18
Figura 7. Cutícula.....	34
Figura 8. Distribución y forma de células epidérmicas.....	35
Figura 9. Área de células epidérmicas y distribución de estomas en epidermis abaxial.....	36
Figura 10. Tricomas y papilas en la epidermis.....	37
Figura 11. Largo y posición de células oclusivas, y tipo de desarrollo de rebordes cuticulares.....	38
Figura 12. Índice estomático y ancho y alto de células epidérmicas.....	39
Figura 13. Hipodermis.....	41
Fig. 14. Forma de las células de la hipodermis, y paredes de las células de la hipodermis (adaxial/abaxial).....	42
Fig. 15. Sección transversal, región media y basal: Tipo de hipodermis.....	43
Figura 16. Sección transversal, mesófilo.....	45
Figura 17. Presencia de engrosamientos secundarios y cristales de oxalato de calcio en el mesófilo.....	46
Figura 18. Región basal: Tipo de mesófilo y presencia de espacios aéreos.....	47
Figura 19. Fibras extravasculares.....	48
Figura 20. Sección transversal, zona central.....	49
Figura 21. Tejido vascular.....	50
Figura 22. Gráficos de la distribución normal del ancho de las células epidérmicas (abaxiales/adaxiales) evaluados por especies.....	53
Figura 23. Gráfico de caja y bigotes del índice estomático evaluado por especie.....	55
Figura 24. Gráfico de caja y bigotes del área de células epidérmicas abaxiales, evaluado por especie.....	56
Figura 25. Gráfico de caja y bigotes del área de células epidérmicas adaxiales evaluado por especie.....	57
Figura 26. Gráfico de caja y bigotes del ancho de células epidérmicas abaxiales evaluado por especie.....	58
Figura 27. Gráfico de caja y bigotes del alto de células epidérmicas abaxiales evaluado por especie.....	59

Figura 28. Gráfico de caja y bigotes del ancho de células epidérmicas adaxiales evaluado por especie.....	60
Figura 29. Gráfico de caja y bigotes del alto de células epidérmicas adaxiales evaluado por especie.....	61
Figura 30. Gráfico de caja y bigotes del alto del grosor de la cutícula adaxial evaluado por especie.....	62
Figura 31. Gráfico de caja y bigotes del alto del grosor de la cutícula abaxial evaluado por especie.....	63
Figura 32. Gráfico de caja y bigotes del alto del grosor del mesófilo evaluado por especie.....	64
Figura 33. Gráfico de caja y bigotes del alto del largo de células oclusivas evaluado por especie.....	65
Figura 34. Gráfico de correlación de variables cuantitativas continuas.....	65
Figura 35. Análisis Discriminante Canónico (ADC), para las 15 especies estudiadas.....	68
Figura 36. Fenograma de las 15 especies evaluadas con el coeficiente de distancia taxonómica y el algoritmo de agrupamiento (UPGMA).....	73

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Caracteres anatómico- foliares y estados de carácter <i>en Brassavola</i>	11
Tabla 2. Especies mexicanas del género <i>Laelia</i>	20
Tabla 3. Especies utilizadas para la comparación con el género <i>Laelia</i>	24
Tabla 4. Caracteres y estados de carácter cuantitativos.....	25
Tabla 5. Caracteres anatómicos cualitativos(anatómicos/morfológicos)	27
Tabla 6. Resumen de los métodos empleados en este trabajo.....	32
Tabla 7. Especies analizadas para este estudio y su nomenclatura.....	51
Tabla 8. Nomenclatura de los caracteres cuantitativo-continuos evaluados.....	51
Tabla 9. Datos de estadística descriptiva de los caracteres cuantitativos continuos de las 15 especies analizadas para este estudio.....	52
Tabla 10. Prueba de Normalidad de los caracteres cuantitativos continuos de las 15 especies analizadas.....	53
Tabla 11. Prueba de Levene (Homocedasticidad de las varianzas) de los caracteres cuantitativos continuos de las 15 especies analizadas.....	54
Tabla 12. Análisis de varianza de una vía con las 15 especies como factor, de los caracteres anatómicos cuantitativos.....	54
Tabla 13. Resumen del análisis de discriminante canónico de 11 caracteres anatómicos cuantitativos por especie.....	67
Tabla 14. Representatividad de los 11 caracteres anatómicos, cuantitativos por especie en cada una de las primeras funciones del análisis discriminante canónico.....	67
Tabla 15. Caracteres estructurales de las especies de estudio de acuerdo con la distribución altitudinal.....	70
Tabla 16. Resumen de los caracteres estructurales de las dos especies de <i>Cattleya</i>	72

Resumen

La Subtribu Laeliinae (Epidendroideae-Orchidaceae), es exclusivamente Neotropical, y está compuesta por 43 géneros y 1,466 especies, presentando una gran diversidad floral y vegetativa. El género *Laelia* con distribución geográfica restringida, tiene especies en Brasil y México; sin embargo, en estudios moleculares no se han incluido las especies brasileñas y se ha demostrado que las especies de México forman parte de una alianza; cuya distribución altitudinal va de los 500 a los 3000 m snm. No obstante, la estructura floral en ambos grupos de especies: mexicanas y brasileñas es muy similar. El presente estudio tuvo como objetivo principal analizar caracteres estructurales de las 12 especies de *Laelia* en México con la finalidad de encontrar las relaciones de similitud entre estas especies, conocer si existe relación entre estos caracteres y la distribución altitudinal de las especies y apoyar la propuesta de distinguirlas como un grupo taxonómico. Con el propósito de hacer una comparación, se incluyeron dos especies de *Cattleya* y una de *Broughtonia*. Se elaboró un análisis de correlación entre los caracteres anatómico-cuantitativos de todas las especies de *Laelias* mexicanas. Los datos morfológicos fueron recabados bibliográficamente y los anatómicos estudiados a partir de preparaciones permanentes pertenecientes al Laboratorio de Apoyo a la Investigación del Jardín Botánico. De las preparaciones histológicas se analizaron los tejidos dérmico, fundamental y vascular con las técnicas de iluminación en campo claro, contraste de fases y polarización en un fotomicroscopio (Axioscop, Carl Zeiss). Las *Laelias* de México comparten mayor similitud estructural entre ellas, en comparación con los géneros *Cattleya* y *Broughtonia*, siendo más evidente la similitud entre las especies que comparten intervalos de distribución altitudinal. El Análisis de Discriminante Canónico (ADC), mostró que las *Laelias* mexicanas se separan de *Cattleya* a partir de cuatro caracteres anatómicos. El análisis de correlación muestra que cuatro caracteres están fuertemente correlacionados. En conclusión, se cumplieron todos los objetivos planteados en este estudio ya que el 90% de caracteres estructurales compartidos, ayudan a distinguir a las *Laelias* de México como un grupo taxonómico.

I. Introducción

Las orquídeas son consideradas como una de las familias más grandes del reino vegetal y desde el punto de vista evolutivo, una de las más avanzadas entre las monocotiledóneas (Dressler, 1981). La familia Orchidaceae constituye uno de los grupos de plantas más diversos, con alrededor de 30 000 especies conocidas a nivel mundial (Chase *et al.*, 2003; Dressler, 2005). Las orquídeas se distribuyen en todos los continentes (excepto la Antártida), pero su mayor diversidad se concentra en las regiones tropicales. México, situado en el límite norte del trópico americano, alberga una notable riqueza de orquídeas y han sido registrados en el país alrededor de 1260 especies y 170 géneros (Hágsater *et al.*, 2005; Soto *et al.*, 2007). Este número de taxa continúa incrementándose por el descubrimiento tanto de especies nuevas para la ciencia como de especies que eran conocidas de otros países, pero no habían sido encontradas aquí. Se estima que alrededor del 40% de las orquídeas mexicanas son endémicas (Soto, 1996).

Por su parte, la anatomía o el estudio de la forma y la estructura interna de los tejidos y órganos vegetales, es una fuente clásica de datos utilizada en taxonomía vegetal. Estos datos con frecuencia son de gran utilidad para resolver problemas de relaciones taxonómicas o filogenéticas ya que pueden sugerir, las homologías de los estados de carácter y al mismo tiempo ayudan en la interpretación de la polaridad evolutiva de los mismos caracteres o de un grupo de estudio (Stuessy, 1990). En la actualidad se reconoce que los caracteres anatómicos pueden ser tan importantes como los morfológicos, sin embargo, en contraste con lo que ocurre con los caracteres morfológicos de las flores; los caracteres anatómico- vegetativos en este caso de las hojas; son usados con mayor regularidad en el afán de encontrar información diferente de la derivada a partir de los órganos reproductivos (Dickison, 1975).

La presente investigación tuvo como principal propósito analizar la anatomía foliar y la estructura vegetativa de las 12 especies de orquídeas; que representan al género *Laelia* en México. Los caracteres morfológicos (vegetativos y reproductivos) fueron retomados de Halbinger y Soto (1997). Para la realización de este trabajo se analizaron preparaciones histológicas del tejido dérmico, fundamental y vascular de las hojas de 15 especies de orquídeas de los géneros: *Broughtonia* (1 especie), *Cattleya* (2 especies) y *Laelia* (12 especies), con lo cual se construyó una matriz de datos que consta de 107 caracteres estructurales que concretan en conjunto; los análisis estadísticos que soportan la importancia de las relaciones de similitud encontradas en esta investigación para el género *Laelia*, en México. El resultado del Análisis de Discriminante Canónico (ADC) nos muestra que las primeras tres funciones canónicas contribuyen con un 90% de la variación y que los caracteres que presentan mayor peso para el reconocimiento del grupo son: El área de las células epidérmicas abaxiales (A. CE abax), el grosor de la cutícula abaxial (GC Abax) y el grosor del mesófilo (GM). Finalmente, el análisis de conglomerados; con las 15 especies evaluadas separó por un lado al grupo de *Laelias* de México y por otro lado a las especies de *Cattleya*. Se encontró, además, que existe una correlación entre los caracteres estructurales y la distribución altitudinal de las *Laelias* mexicanas.

II. Antecedentes

2.1 Subtribu Laeliinae

Dentro de la subfamilia Epidendroideae (Orchidaceae), se encuentra la Subtribu Laeliinae que es exclusivamente neotropical, compuesta por 43 géneros y 1,466 especies. Esta subtribu presenta mucha diversidad tanto en los caracteres vegetativos como florales. Los miembros de Laeliinae se caracterizan por ser epífitos o terrestres; con tallos alargados o con pseudobulbos, usualmente con diferentes entrenudos; hojas dísticas o terminales sobre el pseudobulbo, duplicadas, usualmente articuladas; inflorescencia terminal o raramente lateral, simple o ramificada, con una a muchas flores, cortas o largas; columna corta o elongada, con pie; antera terminal incumbente o erecta; polinios lateralmente aplanados u ovoides en números de 8, 6, 4 o 2, con caudículas prominentes, algunas con viscidio y estigmas enteros (Dressler, 1993).

A pesar de los avances en el conocimiento de la estructura anatómica de muchos representantes de las Orchidaceae, los estudios anatómicos exhaustivos en la subtribu Laeliinae han sido escasos (Baker, 1972; Oliveira y Sajo, 1999; Stern & Carlsward, 2004; Savelli y Jáuregui, 2011). Baker (1972), caracterizó detalladamente la morfología y anatomía foliar de 36 géneros y 79 taxones de las Laeliinae. Por otra parte, Oliveira y Sajo (1999), estudiaron la anatomía foliar de los géneros: *Prosthechea* y *Encyclia*, además de las especies *Epidendrum campestre* Lindl. y *E. secundum* Jacq., también pertenecientes a las Laeliinae.

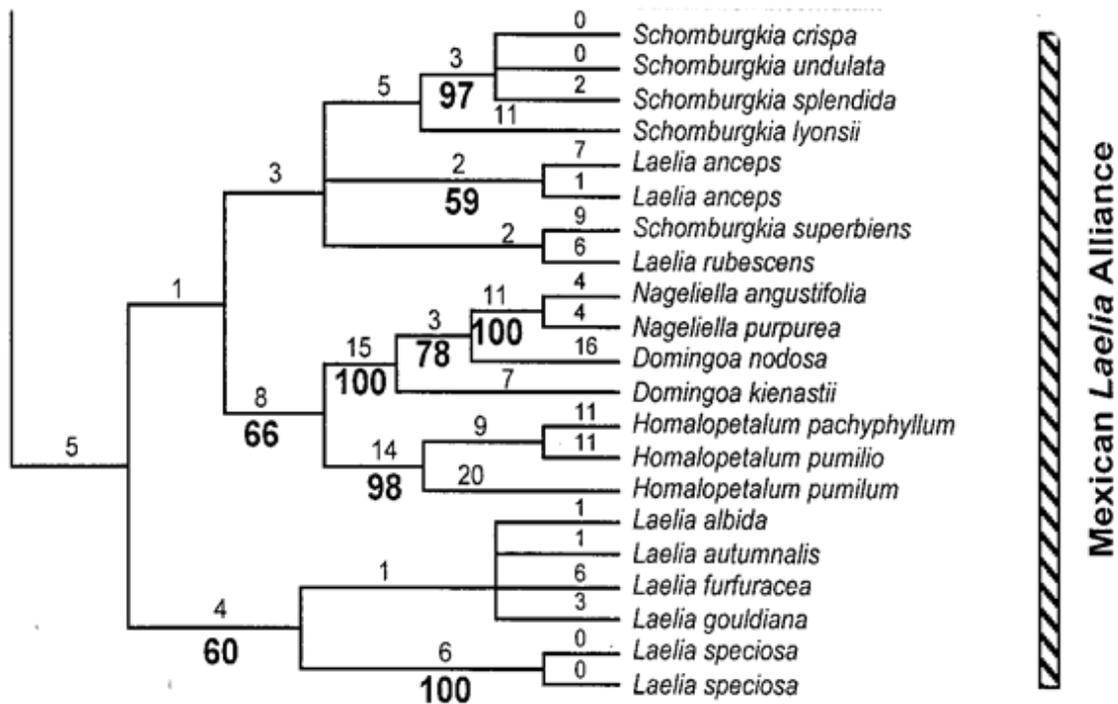
Algunos trabajos se han enfocado a estudios en la importancia de la anatomía comparada y las relaciones filogenéticas entre 11 especies de Laeliinae, haciendo énfasis en el género *Brassavola*, en donde la matriz de datos comprendió 10 caracteres anatómicos cualitativos, que fueron codificados para realizar un análisis filogenético. Los autores concluyen que la conjunción de estos datos con caracteres morfológicos y/o moleculares, podrían contribuir a dilucidar las relaciones filogenéticas de este grupo taxonómico (Savelli y Jáuregui, 2011). A continuación, se muestra una tabla con los caracteres anatómico- foliares de este género (Tabla 1).

Tabla 1. Caracteres anatómico- foliares y estados de carácter para *Brassavola* de la subtribu Laeliinae (Modificado de Savelli y Jáuregui, 2011).

N°	Caracteres anatómicos /estado de carácter
1	Superficie de la cutícula : lisa (0), ondulada (1)
2	Distribución de los estomas : abaxial (0), ad-abaxial (1)
3	Tipo de estomas: tetracítico (0), paracítico (1), anomocíticos (2)
4	Células de pared secundaria con engrosamientos: ausentes (0), presentes (1)
5	Disposición de los paquetes de fibras : adaxial /abaxial (0) , abaxial (1)
6	Presencia de rafidios: ausentes (0), presentes (1)
7	Presencia de drusas : ausentes (0), presentes (1)
8	Distribución de hipodermis foliar : adaxial (0), adaxial-abaxial (1), ausente (2)
9	Organización del mesófilo : heterogéneo (0), homogéneo (1)
10	Tipo de Mesófilo : equifacial (0), bifacial (1)

Por su parte Halbinger y Soto, en 1997 mencionan que las Laelias de México no tienen relación alguna con los grupos de Laelias del Brasil. Por último, recientemente se realizó un análisis con secuencias de DNA de la subtribu Laeliinae (Van Den Berg, 2000), con el propósito de conocer las relaciones de los géneros dentro de la subtribu, así como la filogenia de especies de *Cattleya* y géneros relacionados. Este análisis filogenético se realizó con secuencias de GenBank y se obtuvo un cladograma donde se puede apreciar la ubicación de las Laelias de México. Sin embargo, con base a estos resultados, las Laelias de México parecen ser polifiléticas, además, las relaciones hacia adentro de este grupo aún no están resueltas, ni las relaciones con los géneros afines a las Laelias que de acuerdo con este análisis son: *Schomburgkia*, *Nageliella*, *Homalopetalum* y *Domingoa* (Fig. 1)

Fig.1 Cladograma de la subtribu Laeliinae: Alianza de las Laelias mexicanas (Van Den Berg, 2000).



El género *Laelia* incluye algunas de las orquídeas más bellas y mejor conocidas, además es típicamente mexicano y uno de los más característicos de la flora de nuestro país. Este género fue establecido en 1831 por John Lindley en “The Genera and Species of Orchidaceous Plants” (Los géneros y especies de plantas orquídeas), basándose en las especies mexicanas *Laelia grandiflora* (Llave & Lex) Lindley (= *Laelia speciosa* (H.B.K) Schltr) y *Laelia autumnalis* (Llave & Lex) Lindley (Halbinger y Soto, 1997).

Laelia es uno de los 43 géneros que conforman la subtribu Laeliinae (Dressler, 1993), uno de los grupos característicos de las orquídeas de América. Tradicionalmente *Laelia* es considerada estrechamente aliada a *Cattleya*, un género que se distingue por la presencia de 4 polinios en sus flores, mientras que en *Laelia* son 8 polinios. Esta característica de *Laelia*, ha sido descrita por orquideólogos que han trabajado con el grupo (Halbinger y Soto, 1997).

Lindley (1842), Pfitzer (1889), Withner (1990), Schlechter (1917), Hoehne (1952), y Brieger *et al.*, (1978), consideran al género *Laelia* como un conglomerado que abarca especies distribuidas en dos áreas distintas en Mesoamérica (México, más el norte de Centroamérica) y el sureste de Brasil.

Esta peculiar distribución, con la ausencia de *Laelias* en el área intermedia, es extremadamente anómala entre las orquídeas americanas y ha llevado a otros autores a definir a *Laelia* de una manera diferente. Williams (1941), incluyó en el género *Laelia* diferentes especies que otros autores colocaron en *Schomburgkia*, *Rhyncholaelia*, y *Myrmecophila*. Por otro lado, Jones (1968, 1976), consideró a las *Laelias* rupícolas brasileñas (sect. *Cyrtolaelia*), como un género diferente, *Hoffmannseggella*.

En realidad, las *Laelias* mexicanas y las *Laelias* brasileñas, parecen ser grupos discretos y diferentes, que descienden de dos linajes, aunque comparten una estructura de flor muy similar. Es probable que este paralelismo en especialización se deba a que comparten hábitats frescos y secos, así como polinizadores similares durante la evolución de ambos grupos. La flor de *Laelia* puede considerarse como un gran “esófago-flor”, ya que tiene una estructura llamada labelo que constituye una plataforma de aterrizaje para el polinizador, en el que los lóbulos laterales se vuelven hacia arriba para encerrar la columna, formando una estructura en forma de túnel, donde el polinizador entra en busca de néctar (Fig. 2 : a y b ; Dressler, 1981).

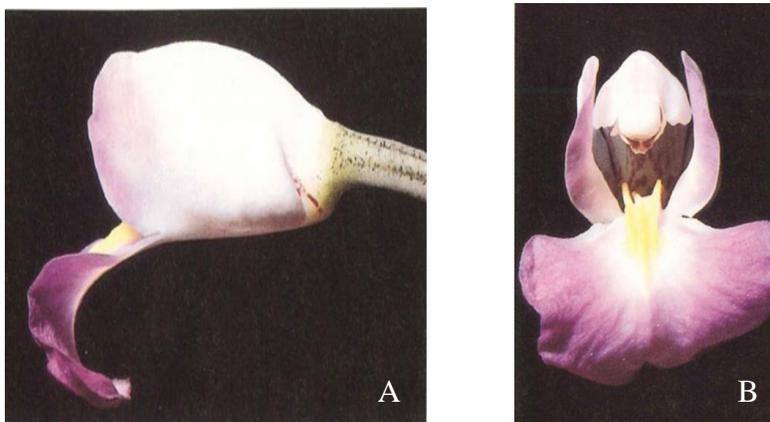


Figura 2. A. Vista lateral de la flor de *Laelia eyermaniana* Reichenbach f, B. Vista frontal de la flor de *Laelia eyermaniana* Reichenbach f, (Halbinger y Soto, 1997)

Muchos grupos de orquídeas comparten esta estructura floral. Nótese la gran similitud de las flores de algunas especies tales como *Arundina*, *Bletia*, *Cattleya*, *Dendrobium*, *Sobralia*, *Trichopilia*, *Vanilla*, etc. Dentro de la subtribu Laeliinae las flores con morfología de “esófago-flor”, están presentes en muchos géneros, incluyendo a: *Broughtonia*, *Cattleya*, *Caularthron*, *Encyclia*, *Laelia*, *Myrmecophila*, *Schomburgkia* y *Sophronitis* (Halbinger y Soto, 1997).

Las Laelias mexicanas exhiben una amplia gama de tamaños de plantas, la más grande es *Laelia superbiens*, y la más pequeña *L. speciosa*. *L. superbiens* es también la especie que se encuentra en áreas más húmedas, a veces en el borde de la selva tropical de montaña, mientras que *Laelia speciosa* habita en áreas increíblemente secas, en las que ninguna otra orquídea epífita puede sobrevivir. Un aspecto importante de la evolución de *Laelia* ha sido la ocupación de lugares cada vez más secos y fríos con clima subtropical. En el esquema (Fig.3), podemos apreciar la morfología general de una *Laelia* (Halbinger y Soto, 1997).

Hay varias otras características morfológicas correlacionadas con el hábitat seco, tales como pseudobulbos ovoides más cortos, inflorescencias cortas, hojas más cortas y estrechas, abreviados rizomas, número reducido de brácteas de la inflorescencia, mayor tiempo de maduración de las cápsulas con semillas y el hábito de hoja caduca en la etapa de plántula los cuales son características asociadas con sitios más áridos, distribución norte y en el caso de *L. furfuracea*, de elevación más alta. La misma tendencia se puede observar en las Laelias brasileñas. La similitud vegetativa entre las plantas como *L. fidelensis* (secta *Crispae*) y *L. anceps*, o entre *Laelia rubescens* y las especies de *Broughtonia*, entre otros casos, se sugieren como convergencias resultado de adaptaciones a hábitats similares (Halbinger y Soto, 1997).

Los caracteres florales muestran aún más paralelismos, ya que estos parecen estar asociados a varios síndromes de polinización bien definidos, y flores morfológicamente similares se encuentran en especies filogenéticamente consideradas como lejanamente relacionadas.

Uno de los ejemplos de estos síndromes es el de las flores polinizadas por abejas carpinteras (por ejemplo, segmentos rígidos, tépalos ondulados de aspecto opaco, columna adpresa a la superficie del labio y fuertemente arqueada, labelo más pálido que tépalos, antera bilobulada), que se encuentra en algunas de las *Cattleyas* bifoliadas brasileñas, en *Schomburgkia* y en *Myrmecophila* (Halbinger y Soto, 1997).

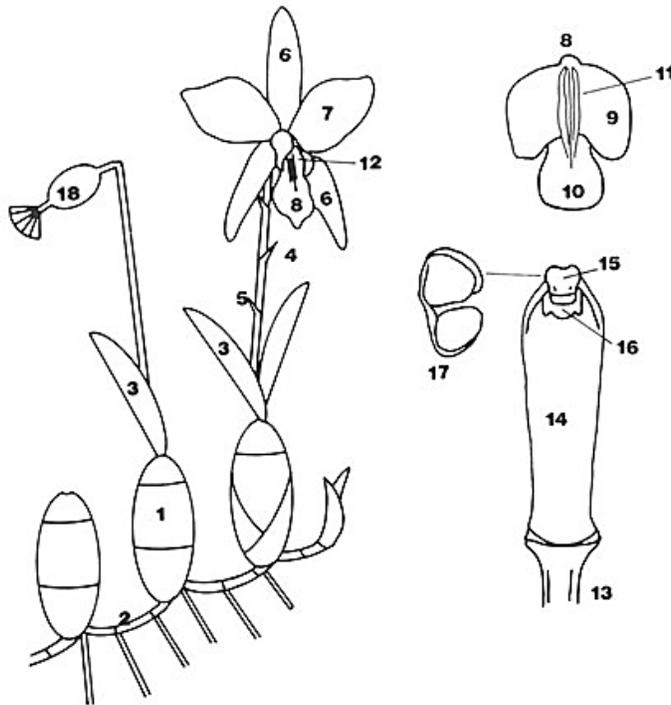


Figura.3. Morfología general de *Laelia*. 1= pseudobulbos, 2=rizoma, 3=hoja, 4=inflorescencia, 5=brácteas, 6=sépalos, 7=pétalos, 8=labelo, 9=lóbulos laterales del labelo, 10=lóbulo medio del labelo, 11= quillas (callo), 12=garganta, 13=ovario, 14=columna, 15=antera, 16=estigma, 17=polinario, 18=cápsula. (Halbinger y Soto, 1997).

Cualquier análisis filogenético basado en caracteres morfológicos en este grupo de orquídeas está determinado por los rasgos adaptativos a las condiciones xerofíticas y polinizadores particulares. Los caracteres correlacionados, deben evitarse en los análisis cladísticos, pero en algunos casos son los únicos disponibles (Halbinger y Soto, 1997).

En un análisis cladístico con caracteres morfológicos, se encontraron clados en 50% o más de los árboles resultantes que puede ser informativo para observar la relación entre *Laelia-Cattleya* (Fig. 4; Halbinger y Soto, 1997). Como se puede apreciar, en pocas ramas del árbol resultante las relaciones están resueltas, pero indican claramente que *Laelia* es un taxón polifilético, e incluso que las especies mexicanas, no forman un grupo natural. La mayoría de las especies mexicanas están estrechamente relacionadas entre sí y son el grupo hermano de *Schomburgkia*, pero *L. rubescens* y *L. aurea* son miembros de un linaje diferente. En el cladograma de la figura 4, la rama que incluye a *L. rubescens*- *L. aurea* aún no se resuelve.

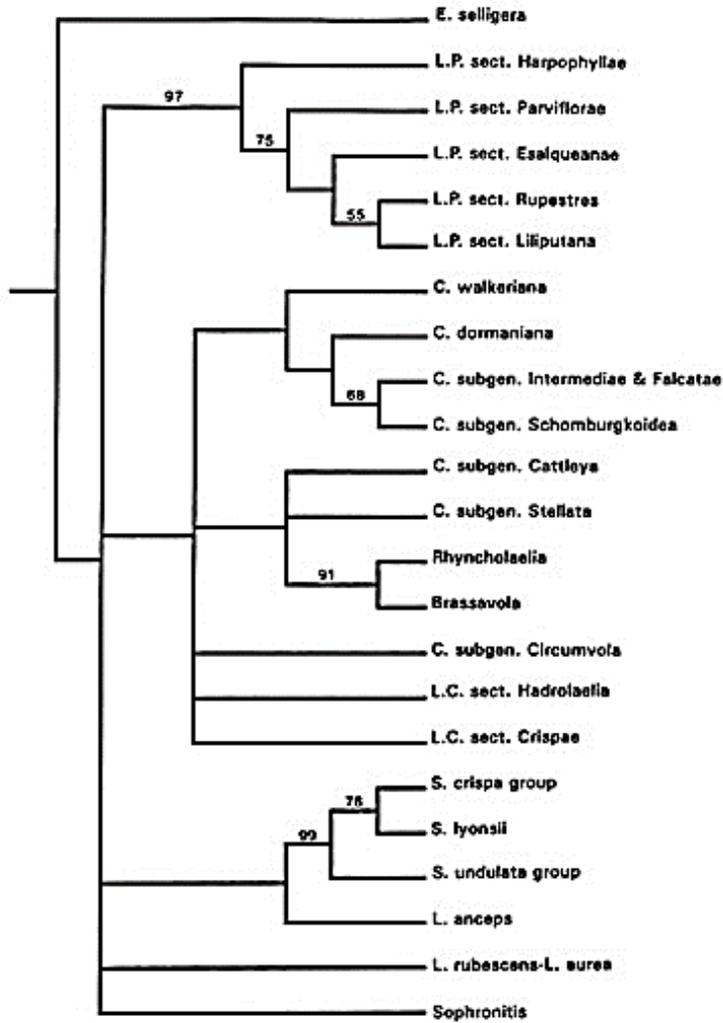


Figura 4. Cladograma de caracteres morfológicos de Alianza *Laelia-Cattleya* (Halbinger y Soto, 1997).

En el mismo año, Halbinger y Soto realizaron un análisis cladístico a partir de 50 caracteres morfológicos (vegetativos y florales), con el fin de mostrar las relaciones entre las especies mexicanas tradicionalmente asignadas al género *Laelia* (Whithner, 1990). De acuerdo con el análisis realizado por Halbinger y Soto (1997); el género *Laelia* se resuelve como un taxón polifilético (Fig. 5).

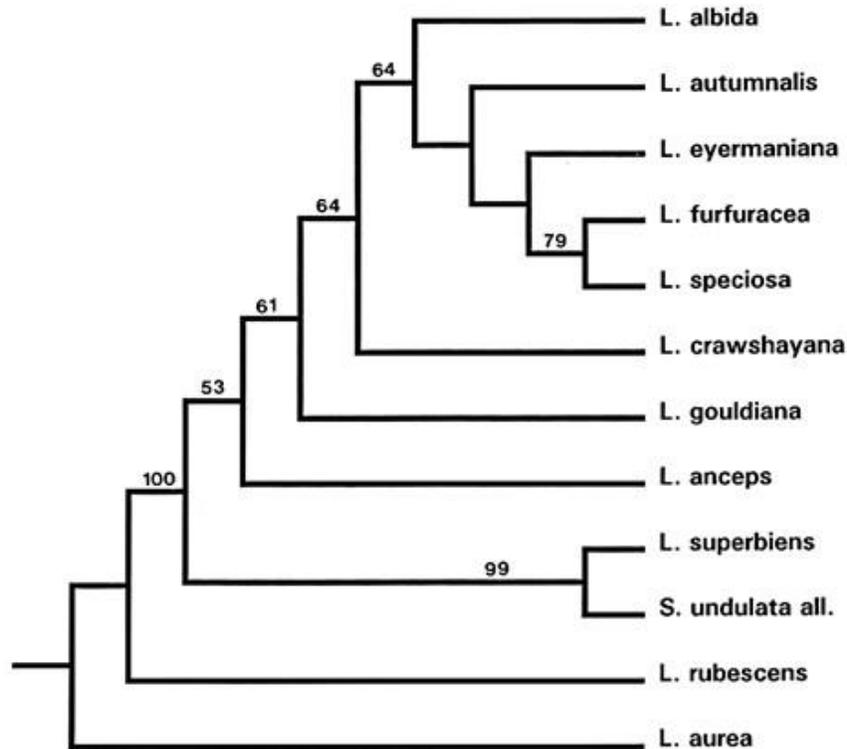


Figura 5. Cladograma de *Laelias* de México (Halbinger y Soto, 1997).

2.2 Clima y distribución de las *Laelias* de México

Las *Laelias* de México son en su mayoría habitantes de las serranías. Casi todas las especies mexicanas se distribuyen en las sierras de Occidente del país (Sierra Madre Occidental, el Eje Volcánico y la Sierra Madre del Sur), mientras que, en las Sierras de la vertiente del Golfo de México, en la Sierra Madre Oriental hay una sola especie, *Laelia anceps*. Se puede interpretar al Istmo de Tehuantepec como una barrera natural para las *Laelias* mexicanas, ya que sólo dos especies, *Laelia anceps* y *Laelia rubescens* se encuentran en ambos lados. En cambio, *Laelia superbiens* es una orquídea que sólo se conoce del territorio que se extiende de Chiapas a Nicaragua (Halbinger y Soto, 1997).

Se puede observar que, básicamente las *Laelias* prefieren árboles hospederos de numerosas especies de encinos (*Quercus*), que forman bosques abiertos, caducifolios, desde los 100 a los 2,700 m de altitud sobre el nivel del mar; en estos bosques las orquídeas reciben mucha luz. Desde luego, también otros árboles albergan *Laelias* y ocasionalmente pueden encontrarse sobre rocas en condiciones favorables, como en la cercanía de un arroyo, o en lo alto de las montañas, en donde llegan los vientos húmedos (Halbinger y Soto, 1997).

La mayor información sobre la ecología de *Laelias* ha sido reunida por Hernández (1992), y Soto-Arenas (1994) quien realizó un estudio demográfico detallado sobre *Laelia speciosa*. Esta especie tiene una mayor tolerancia a la sequía a comparación de las otras especies del género, pero en muchos aspectos todas las especies comparten rasgos.

Las temperaturas medias de la Ciudad de México durante todo el año (ver Fig. 6.1. Alta montaña), pueden ser ilustrativas de las condiciones de crecimiento para las Laelias mexicanas nativas de las montañas con elevación de 2000 m (a saber: *L. albida*, *L. autumnalis*, *L. eyermaniana*, *L. furfuracea*, *L. gouldiana* y *L. speciosa*). La primavera es muy seca y cálida, prácticamente sin lluvia ni niebla, la temperatura suele ser de 25 a 30 °C al mediodía, y puede bajar a 5 °C por la noche. A finales de mayo o principios de junio, los vientos marinos tropicales afectan el clima de todo México, excepto el extremo norte. Estos vientos húmedos significan lluvias diarias y fuertes durante la madrugada y en días nublados, frecuentes nieblas de junio a octubre, las temperaturas en este período son más altas en la noche (10 °C a 12 °C) y más bajas al mediodía (18-24 °C; Halbinger y Soto, 1997). El verano y principios de otoño son las estaciones de crecimiento para las Laelias ya que, se benefician de una alimentación más abundante en este tiempo del año, debido a que al caer algunas hojas de los árboles hospederos que son caducifolios, proveen materia orgánica que ayuda al desarrollo de las orquídeas epífitas. A finales de octubre, a veces a principios de noviembre, los vientos húmedos se detienen, los días suelen ser soleados, secos y a veces, cálidos, a veces bastante frescos, pero la humedad atmosférica se mantiene alta. Las temperaturas a finales de otoño pueden bajar por la noche a 0-5 °C durante algunas horas, pero las Laelias generalmente están protegidas de las heladas por la corona del árbol hospedero y el dosel del bosque (Halbinger y Soto, 1997).

El invierno es seco, muy soleado, con ocasionales heladas (-1 a -3 °C), aunque no todos los años, y las temperaturas al medio día rara vez son superiores a los 18 °C. Especialmente durante diciembre y enero en algunas regiones de México, incluido el Valle de México, pero más típicamente las ubicaciones en el lado del Golfo, experimentan tormentas llamadas "nortes", vientos fríos y húmedos que producen niebla y lluvias prolongadas. Los "nortes" están prácticamente ausentes en áreas donde la influencia del Océano Pacífico es dominante (Halbinger y Soto, 1997).

Las Laelias de montaña que se encuentran por debajo de 2000 m de elevación, considerada como elevación media, (*L. anceps*, *L. crawshayana* y *L. superbiens*), se ven afectados por los mismos patrones dinámicos generales que las Laelias de alta montaña. La principal diferencia es que viven en Bosques húmedos, usualmente cerca de los bosques de alta densidad, reciben además algo de niebla y lluvia durante el invierno y la primavera, la cantidad de lluvia durante el periodo pluvial es notoriamente mayor. Las temperaturas al mediodía son frecuentemente cercanas a 30 °C, y en la noche las temperaturas se mantienen por encima de 5-7 °C; su hábitat está prácticamente libre de heladas (Fig. 6.2. Elevación media; Halbinger y Soto, 1997).

En las tierras bajas habitan *Laelia rubescens* y su especie hermana *Laelia aurea* en las tierras cálidas de las llanuras costeras y las cuencas interiores, por lo general en bosques caducifolios tropicales, bosques de espinas o bosque de encino cálido. La estación húmeda en verano y principios de otoño es seguida por un invierno y una primavera extremadamente secos, cuando las plantas están expuestas a una plenitud de la luz del sol debido al hábito de hoja caduca de sus árboles anfitriones.

Las temperaturas nocturnas son de alrededor de 12 °C en invierno y 16 °C en primavera-verano. Al mediodía, la temperatura puede llegar a 35 °C. Estas plantas son las adecuadas para el invernadero cálido, donde pueden recibir una gran cantidad de luz solar (Fig. 6.3. Tierras bajas; Halbinger y Soto, 1997).

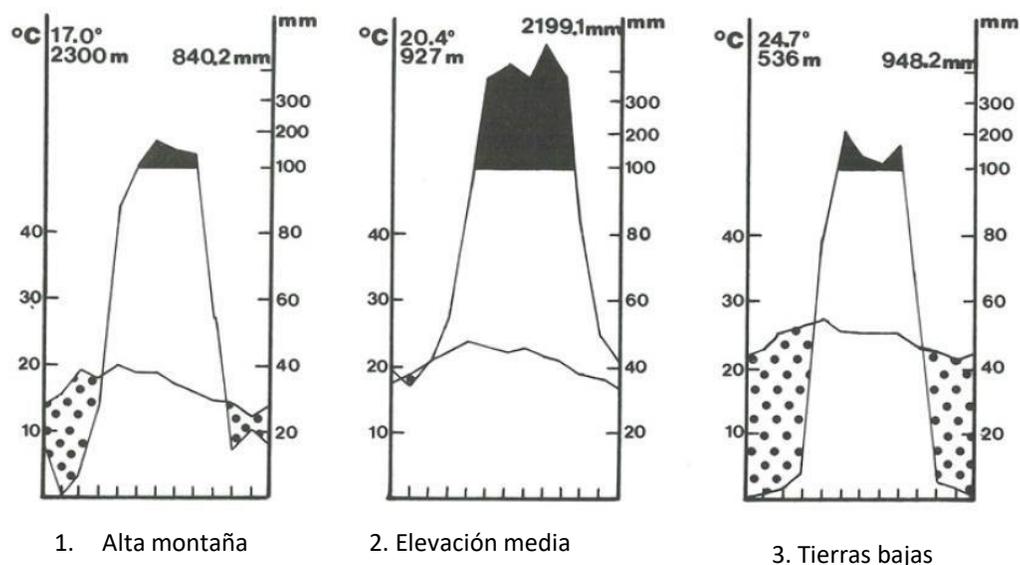


Figura 6 . Esquema de la clasificación de las *Laelias* de México de acuerdo con su altitud (m), Precipitación pluvial (mm), y temperatura (°C). (1) Alta Montaña, (2) Elevación media, (3) Tierras bajas. En este gráfico se muestra la cantidad de lluvia durante el periodo pluvial (fondo negro), y el periodo más pronunciado de deficiencia de agua (fondo de puntos) (Halbinger y Soto, 1997).

Por su lado, la hipótesis de que las *Laelias* mexicanas de montañas son el grupo hermano de *Schomburgkia* es geográficamente congruente, ya que las *Laelias* mexicanas de montañas son "vecinos" de las *Schomburgkias* centroamericanas y jamaicanas, y no de las *Laelias* brasileñas, que se distribuyen a miles de kilómetros de distancia. Otros autores previamente han argumentado un vínculo entre las *Laelias* mexicanas y algunas *Schomburgkias*. Jones (1968) sugirió que *L. superbiens* está estrechamente relacionado con una orquídea de Jamaica: *Schomburgkia lyonsii* Lindl. Duveen (1984), también enfatizó una gran similitud entre ambos taxones.

Las *Laelias* de México se reconocen por sus características florales distintivas, pero vale la pena hacer notar que las peculiaridades vegetativas de las plantas nos permiten determinar las especies, siempre y cuando sean plantas adultas típicas, bien cultivadas. Las especies que parecen ser más diferentes y aparentemente especializadas en ambientes xéricos y fríos son *L. speciosa* y *L. furfuracea*. Es probable que *Laelia anceps* sea la especie más ampliamente distribuida y menos especializada, a su vez la más variable y es un taxa intermedio perceptible entre el complejo *L. superbiens*- *L. autumnalis* (Halbinger y Soto, 1997).

2.3 Descripción de la morfología del género *Laelia*

Epífitas o rupícolas, hierbas. Plantas formadas por una sucesión de brotes similares (isomodular); su crecimiento es simpodial, caracterizado por una sucesión de módulos (pseudobulbos), unidos por un rizoma horizontal. El rizoma está formado por una colección de los entrenudos basales de los brotes; estos segmentos son prostrados, dando lugar a una estructura lignificada, robusta, generalmente dorsalmente comprimida; es la única parte de la planta que produce raíces; tiene fundas fugaces, pequeñas, a veces escamosas. Las raíces están cubiertas por velamen, el ápice de la raíz es generalmente verde; las raíces jóvenes son carnosas parcialmente fotosintéticas (Halbinger y Soto, 1997).

El pseudobulbo está formado por los entrenudos muy gruesos y continúan con los que forman el rizoma; los pseudobulbos están frecuentemente dispuestos en tal forma que se producen dos filas, con pseudobulbos subsiguientes a la izquierda o a la derecha. Los pseudobulbos se comprimen lateralmente en varios grados; el límite entre pseudobulbo y el rizoma es el nodo que lleva el brote de renovación; un brote de reserva adicional existe regularmente en el entrenudo inmediatamente debajo del último; en cada nodo del pseudobulbo se produce una vaina que permanece verde solo durante el desarrollo del brote vegetativo. Al final de la temporada de crecimiento, la vaina está seca y escariosa, cubre el pseudobulbo durante un par de años y luego desaparece; y en alguno de los casos, los restos de la vaina están fuertemente adheridos a la superficie del pseudobulbo (Halbinger y Soto, 1997).

Las hojas son articuladas, secundarias, dísticas, tienen una base corta y ancha; las hojas son coriáceas a cartáceas, frecuentemente rígidas, verde y teñidas de púrpura bajo fuertes condiciones de luz. El ápice del pseudobulbo tiene un pedúnculo hecho por pocos o muchos entrenudos con brácteas de varios tamaños, terminando en un racimo de flores dispuestas de forma helicoidal; hay brácteas en los nodos del racimo, verdes o del color de los tépalos, grandes a escamosas, divergentes o adpresas al ovario; las brácteas florales a veces tienen nectarios extraflorales y son pegajosos y brillantes (Halbinger y Soto, 1997).

El ovario es pedicelado, subterete, algo engrosado hacia el ápice, de color verde, liso, verrugoso o escamoso (furfuráceo), y/o glutinoso; en algunos casos, el ovario está retorcido. Las flores suelen ser resupinadas, de color blanco amarillo y comúnmente magenta-lila. Los sépalos son similares a los pétalos, pero más estrechos y carnosos, son subiguales libres, se extienden y articulan, la superficie dorsal puede ser ligeramente escamosa o glutinosa. Los pétalos son más anchos que los sépalos, de naturaleza más delgada, extendiéndose parcialmente paralelos al labelo/columna; la base cuneada o más frecuentemente subunguiculada, la hoja oblongo-oblancoleada a romboidal, son planas a recurvadas, enteras a ampliamente onduladas, con un surco longitudinal en la superficie exterior (Halbinger y Soto, 1997).

El labelo está libre de la columna, de 3 lóbulos, unido a la columna por una estructura diminuta en forma de bisagra; la base es cóncava y ampliamente redondeada, los lóbulos laterales están hacia arriba y forman un tubo alrededor de la columna, la garganta está coloreada por una mancha o líneas de ramificación, pero están ausentes en algunas especies. Hay una ranura axial en la superficie exterior. La columna levemente a fuertemente arqueada, generalmente amarilla y punteada en la misma base; los márgenes ventrales son algo prominentes, a veces con una base alada ampliada, o

más prominente cerca de la cavidad estigmática; el cilindro es cóncavo y tiene 1-3 dientes, presiona fuertemente sobre la antera, y los márgenes están completos. La antera está formada por 8 células, puede ser ovalada, bilobulada, o fuertemente bilobada (Halbinger y Soto, 1997).

El polinario tiene 8 polinias fuertemente ligadas, en cuatro pares, en cada par superior (proximal) y la inferior (distal), las polinias son ligeramente diferentes en tamaño y forma; cada polinio superior e inferior está unido a uno de los extremos de una caudícula granulosa.

La cavidad estigmática es transversal, elíptica o triangular larga, a veces con 3 lóbulos, expuesta a oculta, profundamente a superficialmente cóncava; los lóbulos laterales conspicuos o no, que se proyectan a veces hacia la base. El rostelo está bien desarrollado, hoja transversal oblonga a ovada, que separa completamente la antera de la zona receptiva. En la superficie abaxial puede haber un viscario poco definido (área difusa pegada), o un viscario protuberante, y bien definido, que sirven para unir el polinario al cuerpo del insecto. La cápsula es elipsoide, con pedúnculo corto y apical; tiene costillas y surcos desarrollados de manera diferente (Halbinger y Soto, 1997). En la Tabla 2 se muestran las 12 especies reconocidas en México del género *Laelia*.

Tabla 2. Especies mexicanas del género *Laelia*.

1. <i>Laelia albida</i> Bateman ex Lindl.
2. <i>Laelia anceps</i> Lindl.
3. <i>Laelia aurea</i> (La Llave & Lex.) Lindl.
4. <i>Laelia autumnalis</i> (La Llave & Lex.) Lindl.
5. <i>Laelia crawshayana</i> Rchb. F.
6. <i>Laelia eyermaniana</i> Rchb. F.
7. <i>Laelia furfuracea</i> Lindl.
8. <i>Laelia gouldiana</i> Rchb. F.
9. <i>Laelia halbingeriana</i> Salazar y Soto Arenas.
10. <i>Laelia rubescens</i> Lindl.
11. <i>Laelia speciosa</i> Schltr.
12. <i>Laelia superbiens</i> Lindl.

2.4 Importancia de los estudios anatómicos en la taxonomía

Los caracteres anatómicos, han sido empleados en taxonomía (Radford *et al.*, 1974 Stace 1980; Stuessy, 1990). Algunos de los aspectos donde la anatomía de los órganos vegetativos de las angiospermas puede ser taxonómicamente útil son: 1) La identificación de material fragmentado, 2) la identificación preliminar de especímenes de herbario y 3) como una ayuda hacia el establecimiento de relaciones de taxa, en y por encima del nivel de especie (Dickison, 1975).

Carlquist (1961, citado por Dickison, 1975), estableció que “la hoja es quizá anatómicamente el órgano más diverso de las angiospermas, y su variación anatómica a menudo coincide cercanamente con líneas genéricas y específicas, ocasionalmente familiares”. Aunque los caracteres anatómicos de la hoja son generalmente útiles en la delimitación de taxa, la mayoría de ellos no puede ser fácilmente interpretados en términos ecológicos o evolutivos debido en parte a la variación de cambios adaptativos a las condiciones ambientales. Los caracteres anatómicos de la hoja que tienen

valor sistemático dentro de las angiospermas se presentan en: la ornamentación de la cutícula, epidermis (número de estratos, grosor de pared, tamaño, forma y contenidos de células, tricomas y tipos de estomas), mesófilo (tipo, diferenciación relativa de los estratos celulares, número de estratos del mesófilo esponjoso y empalizada, distribución de canales secretores y cristales, esclerenquima (presencia de fibras y/o esclereidas, forma y distribución de las fibras), patrones de venación y vascularización del pecíolo (Dickison, 1975).

A diferencia de la gran cantidad de publicaciones sobre la anatomía sistemática de algunas familias de monocotiledóneas, la familia Orchidaceae carece de tal registro. Uno de los compendios completos sobre la Anatomía de Orchidaceae se incluyó como parte de la obra *Systematische Anatomie der Monokotyledonen* de Solereder y Meyer (1930). Los caracteres anatómico-vegetativos de esta obra han sido utilizados en la clasificación de la familia Orchidaceae. Williams (1974), propone que el estudio de la anatomía vegetativa de las orquídeas puede ser útil, tanto en niveles superiores (subfamilias, tribus, subtribus) como en inferiores (géneros, subgéneros, especies).

Por su parte, la información más actual de la anatomía de las orquídeas se encuentra el libro "*Anatomy of the Monocotyledons Volume X: Orchidaceae*" (Stern *et al.*, 2014), en dónde se organiza a la familia Orchidaceae de acuerdo con su subfamilia y se proveen ilustraciones de la anatomía general de algunas especies, en particular de la subfamilia Laeliinae que sirven como referencia para este trabajo de investigación.

2.5 Estudios anatómicos en la familia Orchidaceae:

Los estudios anatómicos en Orchidaceae han sido realizados con distintos propósitos, tales como aquellos trabajos en donde solo muestran la descripción anatómica de estructuras vegetativa o reproductivas madura y el desarrollo de estas estructuras en algunos grupos de orquídeas. Algunos ejemplos de dichos trabajos podemos encontrarlos en: Curtis (1917), Swamy (1948), Atwood y Williams, N.H (1978), Borso (1980), Pridgeon (1981a,1981b), Moller y Rasmussen(1984), Pridgeon (1986), Arditti (1992), Lawton *et al.*, (1992) y Rudall (1992).

Otros trabajos que han tenido un enfoque ecológico-fisiológico y tratan de relacionar la estructura anatómica de las orquídeas a las diferentes condiciones ambientales en que viven son: Whithner *et al.*, (1974) y Pridgeon (1986). Sólo unos cuantos autores mencionan los aspectos evolutivos, ya sea de las estructuras y/o de los taxa en estudio: Whithner *et al.*, (1974), Williams (1979) y Sandoval *et al.*, (2010 a).

Otros estudios tratan de buscar caracteres que permitan el reconocimiento de especies para el mismo género (Atwood y Williams 1978; Williams, 1979).

III. Justificación:

Orchidaceae es una de las familias botánicas más importantes, debido a su diversidad, la importancia a nivel ecológico y cultural. Aunque existen algunos trabajos de descripciones anatómicas dentro de la subtribu Laeliinae, no existe un estudio en particular del género *Laelia* en México, por lo cual esta investigación es una aportación en el ámbito de la taxonomía, la ecología y futuros trabajos en el área sistemática para la delimitación de especies.

Si bien es cierto que los caracteres florales son los caracteres comúnmente utilizados en el reconocimiento de las especies particularmente para el género *Laelia*, estudios previos sugieren que los caracteres morfológicos y anatómicos vegetativos también aportan información valiosa, que en muchos casos no ha sido explorada. En el ámbito de la ecología es de vital importancia entender si los caracteres estructurales tienen una relación con el ambiente en el que habitan, e incluso en el ámbito actual del cambio climático y la distribución de las especies, debido a que dentro del género *Laelia* en México hay una distribución altitudinal amplia en las que estas orquídeas logran adaptarse y sobrevivir.

Este estudio hace uso de métodos morfométricos que en su conjunto ayudan al entendimiento de la biología de las orquídeas mexicanas del género *Laelia* y genera nuevas propuestas para el reconocimiento de las relaciones de similitud entre las especies.

IV. Hipótesis

Si se encuentran fuertes similitudes en la anatomía estructural de las 12 especies de Laelias de México, entonces se apoya la propuesta de reconocer a las Laelias de México como un grupo taxonómico.

V. Objetivo general:

*Analizar el nivel de homogeneidad de los caracteres estructurales en las 12 especies de *Laelia* de México y su correlación con su distribución altitudinal.

5.1 Objetivos particulares:

*Definir como son las relaciones de similitud estructural entre las especies de Laelias de México.

*Establecer si existe relación entre los caracteres estructurales y la distribución altitudinal de las Laelias de México.

*Identificar si existen diferencias en los caracteres estructurales entre las Laelias de México y *Broughtonia negrilensis*.

*Conocer las relaciones de similitud de los caracteres estructurales entre las Laelias de México y las especies: *Cattleya mossiae*, y *Cattleya purpurata*.

*Conocer la correlación entre los caracteres anatómico-cuantitativos de las especies de Laelias mexicanas de este estudio.

VI. Material y Método

6.1 Obtención del material biológico

Se analizaron las preparaciones histológicas de 12 especies de Laelias de México pertenecientes a la colección del Laboratorio de Apoyo a la Investigación del Jardín Botánico del IB-UNAM (Tabla 2). Con el propósito de hacer un análisis comparativo, se seleccionaron especies cercanamente relacionadas a *Laelia*. De acuerdo con los estudios de filogenia de Van Den Berg y Chase (2004), se observa que *Broughtonia* y *Cattleya* son géneros relacionados a *Laelia*. Por lo que se eligieron algunas especies de estos géneros como grupo de comparación, tales como: *Broughtonia negrilensis* y *C. mossiae* y *C. purpurata*, todos ellos miembros de la subtribu Laeliinae.

Las preparaciones histológicas de estas tres especies para dicha comparación también provienen de la colección del Laboratorio de Apoyo a la Investigación del Jardín Botánico del IB-UNAM (Tabla 3).

6.2 Selección de caracteres anatómicos y morfológicos

Los caracteres anatómicos cuantitativos y cualitativos se obtuvieron mediante la observación y toma de fotomicrografías con microscopio fotónico, las mediciones de los parámetros anatómicos se hicieron con el programa Image- J y los morfológicos se tomaron a partir del trabajo de Halbinger y Soto (1997). En total se examinaron 70 caracteres anatómicos y 37 morfológicos (caracteres cuantitativos :Tabla. 4, caracteres cualitativos :Tabla 5).

Tabla 3. Especies utilizadas para la comparación con el género *Laelia*.

Especie
<p data-bbox="609 304 1023 346"><i>Broughtonia negrilensis</i> Fowlie.</p> 
<p data-bbox="662 697 971 739"><i>Cattleya mossiae</i> Hook.</p> 
<p data-bbox="535 1092 1079 1165"><i>Cattleya purpurata</i> (Lindl. & Paxton) Van Den Berg.</p> 

Las preparaciones histológicas fueron procesadas de acuerdo con el procesamiento histológico vegetal para extracción de epidermis y secciones transversales de la región central, media y basal de la hoja (Sandoval *et al.*, 2005). De las preparaciones histológicas se analizaron los tejidos dérmico, fundamental y vascular con las técnicas de iluminación en campo claro, contraste de fases y polarización en un fotomicroscopio (Axioscop, Carl Zeiss).

Tabla 4. Caracteres y estados de carácter cuantitativos.

ANATÓMICOS	MORFOLÓGICOS
<p>Continuos</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. Alto de células epidérmicas abaxiales, en vista transversal (μm) (0: Mayor a 30. 1: Menor a 30) 2. Alto de células epidérmicas adaxiales, en vista transversal (μm) (0:30 a 36. 1: 24 a 30. 2: 18 a 24) 3. Ancho de células epidérmicas abaxiales, en vista transversal (μm) (0:25 a 29. 1: 29 a 33. 2:33 a 37. 3:37 a 41) 4. Ancho de células epidérmicas adaxiales, en vista transversal (μm) (0:23 a 27. 1:27 a 31) 5. Área de las células abaxiales (μm^2) (0:600 a 800), (1:801 a 1000. 2:1001 a 1200. 3:1201 a 1400) 6. Área de las células adaxiales (μm^2) (0: Mayor a 5000. 1: Menor a 5000) 7. Grosor de cutícula abaxial (μm) (0: Mayor a 18. 1: Menor a 18) 	<p>Discretos</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. Internudos en la inflorescencia (0: Menos de 9 internudos. 1: De 5 a 9) 2. Número de hojas en el pseudobulbo (0: 2 a 3. 1: Una) 3. Número de internudos en el pseudobulbo (0:2. 1: 3. 2: 4. 3: Más de 4) 4. Número de internudos en el rizoma (0:4 a 6. 1:3 a 4) 5. Proporción de la hoja (longitud/anchura) (cm) (0: Menor de 4.2. 1:4.21 a 5.8. 2: 5.81 a 7.4. 3: Mayor de 7.41) 6. Número de flores por racimo (0:1 a 2 flores. 1: 3 a 5 flores. 2: Más de 6 flores)

<p>8. Grosor de cutícula adaxial (μm)(0: Mayor a 12. 1: Menor a 12)</p> <p>9. Grosor del mesófilo (μm) (0:500 a 1000. 1:1001 a 1500. 2:1501 a 2000. 3:2001 a 2500)</p> <p>10. Índice estomático (0: Mayor a 7. 1: Menor a 7)</p> <p>11. Largo de células oclusivas (μm) (0: Mayor a 45. 1:35 a 40 μm. 2: Menor a 35 μm) Discretos</p> <p style="padding-left: 20px;">Región Media</p> <p>12. Grosor de pared de las fibras extravasculares (0: Gruesa 5μm. 1: Delgada 2.5μm)</p> <p>13. No. de estratos de haces de fibras extravasculares adaxiales (0: 1 a 2. 1: 2.1 a 3. 2: 3.1 a 4. 3: 4.1 a 5)</p> <p>14. No. de estratos de haces de fibras extravasculares abaxiales (0. 2 a 4. 1. 4.1 a 6. 2. 6.1 a 9. 3. No aplica)</p> <p>15. No. de estratos de haces vasculares (0. Uno. 1.Dos. 2. Tres)</p> <p>16. No de haces vasculares (a lo largo de la lámina) (0: De 30 a 50 haces vasculares. 1: De 50 a 70. 2: De 71 a 90. 3: Más de 90)</p> <p>17. Número de estratos de células buliformes (zona central) (0: Dos. 1: Tres. 2: Cuatro. 3: Cinco. 4: No aplica)</p> <p>18. Número de estratos de hipodermis adaxial (0: Uno. 1: Dos. 2: No aplica)</p> <p>19. Número de estratos de hipodermis abaxial (0: Uno. 1: Dos. 2: No aplica)</p> <p>20. Proporción del parénquima en empalizada (0:1/3 del mesófilo =0 a 40%. 1: 2/3 del mesófilo =41 al 80%. 2: 1 la totalidad del mesófilo= 81 a 100%)</p> <p>Región Basal</p> <p>21. Número de estratos de hipodermis adaxial (0. Uno.1. Dos o más. 2. No aplica)</p> <p>22. Numero de estratos de hipodermis abaxial (0: Uno. 1: Dos o más. 2: No aplica)</p>	<p>7. Superficie estigmática (Proporción ancho/largo) (0. < 1,0. 1. > 1,1)</p>
--	---

Tabla 5. Caracteres anatómicos/morfológicos cualitativos y estados de carácter.

ANATÓMICOS
Región Media
1. Abundancia de cristales en mesófilo (0: Escaso. 1: No aplica)
2. Cámara subestomática (0: Inconspicua. 1: Conspicua)
3. Células buliformes en la zona central (0: Ausentes. 1: Presentes)
4. Células de agua en el mesófilo (0: Ausentes. 1: Presentes)
5. Cristales de oxalato de calcio (0: Ausentes. 1: Presentes)
6. Distribución de células epidérmicas abaxiales (0: Hileras. 1: Alternas)
7. Distribución de células epidérmicas adaxiales (0: Hileras. 1: Alternas)
8. Distribución de las estomas en la epidermis abaxial (0: Hileras. 1: Alternos)
9. Distribución de los estratos de la hipodermis abaxial (0: Discontinuos. 1: Continuos. 2: No aplica)
10. Distribución de los estratos de la hipodermis adaxial (0: Discontinuos. 1: Continuos)
11. Estegmatos en los haces de fibras no vasculares (0:Ausentes.1:Presentes)
12. Forma de las células de la hipodermis abaxial (0: Oblonga. 1: Poligonal isodiamétrica. 2: Poligonal alargada. 3: No aplica)
13. Forma de las células de la hipodermis adaxial (0: Oblonga.1: Poligonal alargada. 2: Poligonal isodiamétrica)
14. Forma de las células epidérmicas abaxiales (1: Poligonal alargada. 2: Poligonal isodiamétrica. 3: Oblonga)
15. Forma de las células epidérmicas adaxiales (1: Poligonal alargada. 2: Poligonal isodiamétrica. 3: Oblonga)
16. Forma de los cristales (0: Rafidios. 1: No aplica. 2: Rafidios y arena)
17. Grosor de las paredes celulares de la hipodermis abaxial (0: Delgada. 1: Gruesa)
18. Grosor de las paredes celulares de la hipodermis adaxial (0: Delgada. 1: Gruesa)
19. Presencia de hipodermis abaxial (0: Ausente. 1: Presente)
20. Papilas en la epidermis abaxial (0: Ausente. 1:Presente)

21. **Posición de células oclusivas respecto a la epidermis abaxial** (0: A nivel .1:Semi hundido. 2:Hundido)
22. **Células con engrosamientos secundarios en el mesófilo** (0: Presente. 1: Ausente)
23. **Estratos de haces de fibras** (0: Ausentes.1: Presentes)
24. **Textura de superficie de la cutícula** (0: Lisa. 1: Estriada. 2: Granular. 3:Rugosa)
25. **Tipo de desarrollo de los rebordes cuticulares externos de los estomas** (0:Ligero. 1: Profundo)
26. **Tipo de mesófilo** (0:Homogéneo. 1:Heterogéneo)
27. **Tipo de papilas abaxiales** (0: Cuticular. 1: Epidérmica. 2: No aplica)
28. **Tipo de pared celular en hipodermis abaxial** (0: Celulósica. 1: Lignificada. 2: No aplica)
29. **Tipo de pared celular en hipodermis adaxial** (0: Lignificada. 1: Celulósica)
30. **Tipo de parénquima** (0: En empalizada.1: Esponjoso. 2: Ambos)
31. **Tipos de haces vasculares** (0: Tres. 1:Cuatro. 2: Cinco)
32. **Tricomas** (0: Ausentes. 1:Presentes)
33. **Ubicación de estomas** (0:En epidermis adaxial. 1:En epidermis abaxial. 2:En ambas epidermis)
34. **Ubicación de haces de fibras extravasculares** (0: En todo el mesófilo. 1:Abaxial y adaxial)
35. **Ubicación de la hipodermis** (0:Adaxial. 1:Abaxial. 2:Ambas)
36. **Ubicación de los cristales de oxalato de calcio** (0:No aplica. 1:Centro del mesófilo. 2: Hipodermis)
- Región basal:**
37. **Espacios aéreos** (0: Ausentes. 1: Presentes)
38. **Hipodermis** (0: Ausentes. 1: Presentes)
39. **Tipo de mesófilo** (0:Homogéneo. 1:Heterogéneo)
40. **Tipo de parénquima en mesófilo** (0: En empalizada. 1: Esponjoso. 2:Ambos)
41. **Ubicación de la hipodermis** (0:Adaxial. 1:Abaxial. 2:Ambos)

MORFOLÓGICOS

1. **Acomodo de las flores** (0: Helicoidalmente. 1: Sub-dísticamente. 2: Solitarias)
2. **Arreglo de las flores** (0: En un racimo compacto sub-umbelado. 1: En un racimo laxo)
3. **Alas de la columna** (0: Sin alas triangulares basales en la vista lateral. 1: Con alas triangulares basales en la vista lateral)
4. **Brácteas del pedúnculo** (0: Mucho más cortas que los internudos. 1: Por encima de la mitad de la longitud del internudo. 2: Subiguales al internudo)
5. **Brácteas florales (Extendidas /Adpresas)** (0: Extendidas. 1: Adpresas)
6. **Callo del labelo** (0: Con una parte basal como placa. 1: Sin una parte basal como placa)
7. **Color de brácteas florales** (0: Coloreadas como los tépalos. 1: No coloreadas como los tépalos)
8. **Color de flores** (0: Púrpura. 1: Amarilla. 2: Rosadas a blancas)
9. **Color del ovario** (0: Principalmente coloreado como los tépalos. 1: Verde bronceado)
10. **Columna (Arqueada/Recta)** (0: Fuertemente arqueada. 1: Ligeramente arqueada. 2: Recta)
11. **Cuniculus (Conspicuos/ Inconspicuos)** (0: Conspicuos > 2 mm de profundidad. 1: Inconspicuos, < 2 mm de profundidad)
12. **Flores (Resupinadas o no)** (0: Siempre resupinadas. 1: Resupinadas o no)
13. **Forma de brácteas florales** (0: Como escamas. 1: Más cortas que el ovario. 2: Subiguales al ovario)
14. **Forma de la capa de la antera** (0: En forma de silla de montar. 1: Ligeramente lobada. 2: Ovoide-cordiforme)
15. **Forma de pétalos** (0: Basalmente cuneados. 1: Sub con garras)
16. **Forma de polinios inferiores** (0: Oblongo cuadrados. 1: Triangular oblanceolados. 2: Caudículas liguliformes)
17. **Forma del pseudobulbo** (0: Fusiforme. 1: Elipsoide-ovoide. 2: Cónico-ovoide. 3: Subgloboso. 4: Discoide)
18. **Forma del margen de los pétalos** (0: Ondulados. 1: No ondulados)
19. **Forma del margen de sépalos** (0: Ondulados. 1: No ondulados)
20. **Garganta del labelo** (0: Sin una gran mancha marrón. 1: Con una gran mancha marrón)
21. **Hábitat (Media /Baja /Alta)** (0: Altitud media: De 800 a 2000 msnm. 1: Altitud baja: 500 msnm. 2: Altitud alta: De 2000-3000 msnm)
22. **Lóbulos estigmáticos** (0: No sobresaliendo en el margen inferior. 1: Sobresaliendo en el margen inferior)
23. **Pedúnculo** (0: Elongado, mucho más largo que las hojas subtendidas. 1: Ligeramente más largo que las hojas)
24. **Presencia de líneas del labelo** (0: Con líneas ramificadas de color púrpura en la garganta. 1: Sin líneas ramificadas de color púrpura en la garganta).
25. **Presencia de viscidio en el rostelo** (0: Sin un viscidio bien definido. 1: Con un viscidio bien definido)
26. **Quillas del labelo** (0: Ondulado-dentado en la vista lateral. 1: Enteras en la vista lateral. 2: Ausentes).
27. **Rizomas** (0: Alargado. 1: Corto. 2: Abreviado)

28. **Superficie de pseudobulbo** (0: Sulcados. 1: Más arrugados)
29. **Superficie del ovario** (0: Lisa. 1: Escamosa)
30. **Superficie estigmática** (0: No oculta por el rostelo. 1: Oculta por el rostelo)
31. **Tamaño de pétalos** (0: Tan amplios como los sépalos. 1: Conspicuamente más anchos que los sépalos)
32. **Temporada de floración** (0: En otoño. 1: En invierno. 2: En primavera)
33. **Textura del labelo** (0: Glabro. 1: Pubescente)
34. **Tipo de cápsula** (0: Quilla conspicua, crestas oscuras, puntuación verrucosa, tipo Schomburkia. 1: Quilla baja, crestas inconspicuas, lisa, tipo *Laelia anceps*. 2: Quilla alta, crestas embotadas, lisa, tipo *L. autumnalis*. 3: Quilla alta, crestas bien definidas, lisa, tipo *L. speciosa*. 4: Quilla angosta y baja, crestas oscuras, minutamente papilosa, tipo *L. rubescens*. 5: Cápsula elipsoide)
35. **Tipo de hojas** (0: Coriáceas carnosas. 1: Coriáceas cartáceas)
36. **Tipo de inflorescencia** (0: Desde el pseudobulbo maduro. 1: Desde el pseudobulbo en desarrollo)
37. **Tipo de pseudobulbo** (0: Con tallo. 1: Sésil)

6.3 Toma de datos y elaboración de la matriz de datos:

Se tomaron 30 mediciones para cada uno de los 11 caracteres cuantitativos continuos y para cada especie (Tabla 4), con el programa ImageJ v.1.48 (Rasban, 2012), y partir de fotomicrografías tomadas en un aumento total de X400. El cálculo del índice estomático (I.E), se determinó con la ecuación propuesta por Wilkinson (1979). Los caracteres anatómicos cuantitativos continuos de las 12 especies mexicanas de *Laelia* de este estudio, fueron examinados a partir de un análisis de correlación para entender cómo están relacionados entre sí dentro de las especies.

El análisis discriminante canónico (ADC), se realizó con todas las especies para conocer cuáles son los caracteres de mayor peso en la separación de grupos (Tabla 6).

La matriz de datos se elaboró a partir de los 107 caracteres estructurales, ya mencionados (Tabla 4 y 5). Con el propósito de conocer las relaciones de similitud entre los taxa a partir de un análisis de conglomerados, los estados de carácter de los caracteres anatómicos (cuantitativos continuos), fueron codificados a partir de un análisis post hoc con la prueba de Dunnett con el programa JMP® v.7 (SAS Institute Inc.). Cabe mencionar que en el caso particular de uno de los caracteres anatómico-cuantitativos discretos (la proporción del parénquima en empalizada), se tomaron en cuenta las proporciones correspondientes a la superficie que abarca el mesófilo de cada una de las especies en donde: 1/3 de la superficie del mesófilo= 0 a 0.4, 2/3 de la superficie del mesófilo= 0.41 a 0.8 y 1 que corresponde la totalidad de la superficie del mesófilo respectivamente= 0.8 a 1. En cuanto a los morfológicos, se consultó información sobre la descripción morfológica de cada una de las especies en este estudio de los géneros *Laelia*, *Broughtonia* y *Cattleya*, y se codificó los estados de carácter retomando la propuesta de Halbinger Soto en 1997.

6.4 Análisis de conglomerados

Se elaboró un análisis de conglomerados de los 107 caracteres a partir del programa NTSYS- PC v.2.1(Exeter Software, 2000), para lo cual se generó una matriz de datos mixta incluyendo los caracteres cualitativos codificados como binarios o multiestado sin orden específico y los caracteres cuantitativos. Por su parte, se obtuvo una matriz de similitud mediante el coeficiente de distancia taxonómica y se utilizó el ligamiento promedio (UPGMA), como algoritmo de agrupamiento.

6.5 Análisis estadísticos

Se realizó estadística descriptiva para los 11 caracteres cuantitativos continuos incluyendo las especies de los géneros *Cattleya* y *Broughtonia*. En particular los caracteres evaluados fueron 11 caracteres anatómicos cuantitativos continuos con 30 repeticiones por especie. Posteriormente una prueba de normalidad (Shapiro-Wilk) y homocedasticidad de las varianzas (Levene), con la finalidad de conocer el comportamiento de los 11 caracteres. A cada carácter se le aplicó un análisis de varianza (ANOVA), de una vía con 15 especies como los niveles, estos análisis, gráficos de caja y bigote para cada uno de los caracteres, se elaboraron con el programa R-Studio Inc ®(RStudio PBC, 2009).

Tabla 6. Resumen de los métodos empleados en este trabajo.

Método	Datos y/o herramientas utilizados
Obtención de caracteres anatómicos	Datos bibliográficos (Baker, 1972) y mediante la observación de preparaciones histológicas, en fotomicroscopio.
Obtención de caracteres morfológicos	Datos bibliográficos (Halbinger & Soto, 1997)
Medición con Image J v.1.48 (30 mediciones por especie) **Determinación de Índice estomático	11 caracteres anatómicos cuantitativos continuos **El cálculo del IE [1] se realizó a través de la ecuación sugerida por Wilkinson (1979): IE = NE / (CE+NE) X100 Donde: IE = Índice estomático. NE = Número de estomas por campo de observación. CE = Número de células epidérmicas en el campo de observación.
Prueba de Normalidad (Shapiro-Wilk) Prueba de Homocedasticidad de las varianzas (Levene)	11 caracteres anatómicos cuantitativos continuos.
ANOVA de una vía con 15 especies como niveles	11 caracteres anatómicos cuantitativos continuos.
Gráficos de caja y bigote	11 caracteres anatómicos cuantitativos continuos.
Análisis de correlación de caracteres y especies (R-Studio)	11 caracteres anatómicos cuantitativos continuos de las especies mexicanas de <i>Laelia</i> .
Análisis de Discriminante Canónico (ADC) (Separación de grupos)	11 caracteres anatómicos cuantitativos continuos de todas las especies.
Prueba de Poshoc de Dunnet JMP v.7 (para la codificación de los caracteres cuantitativos continuos)	11 caracteres anatómicos cuantitativos continuos de todas las especies.
Matriz de datos mixta	107 caracteres anatómicos y morfológicos codificados (cualitativos y cuantitativos) de todas las especies.
Análisis de conglomerados (NTSYS- PC v.2.1)	Matriz de datos mixta.

VII. RESULTADOS:

7.1 Descripción anatómica foliar del grupo *Laelia* de México REGIÓN MEDIA

Tejido dérmico.

Cutícula adaxial generalmente estriada (Figura 7, A), excepto en *L. rubescens* y *L. halbingeriana* que es lisa (Figura 7, B); grosor de cutícula adaxial de 5 a 11 μm ($<12 \mu\text{m}$; Figura 7, C), a excepción de *L. rubecens* que es $>12 \mu\text{m}$ (Figura 7, D), grosor de cutícula abaxial de 5 a 14 μm (<18 ; Figura 7, E-F). Células epidérmicas adaxiales distribuidas en hileras (Figura 8, A), en *L. gouldiana*, *L. rubecens* y *L. halbingeriana*, el resto de las especies con células distribuidas de forma alterna (Figura 8, B); las células epidérmicas abaxiales son en hileras (Figura 8, C) y alternas (Figura 8, D). Células epidérmicas adaxiales y abaxiales generalmente de forma poligonal isodiamétrica (Figura 8, E y H), excepto *L. eyermaniana*, *L. rubecens* y *L. superbiens* donde son poligonales alargadas (Figura 8, F y G). Área de células epidérmicas adaxiales $<5000 \mu\text{m}^2$ (Figura 9, A- B), células abaxiales de 801 a 1400 μm^2 , a excepción de *L. aurea* donde es de 600 a 800 μm^2 (Figura 9, C-D). Estomas sólo en la epidermis abaxial, distribuidos en hileras (Figura 9, E), excepto en *L. albida* y *L. autumnalis*, *L. furfuracea*, *L. superbiens* y *L. halbingeriana* que es alterna (Figura 9, F). Tricomas presentes en los márgenes de la superficie adaxial, denotados por la permanencia de las células basales del tricoma (Figura 10, A), excepto en *L. albida*, *L. crawshayana*, *L. eyermaniana* y *L. halbingeriana* (Figura 10, B).

Papilas presentes en la epidermis abaxial (Figura 10, C), excepto en *L. albida*, *L. eyermaniana*, *L. furfuracea* y *L. halbingeriana* (Figura 10, D), las papilas son epidérmicas (Figura 10, E), excepto en *L. anceps* y *L. speciosa* donde son cuticulares (Figura 10, F). El largo de las células oclusivas es de 30 a 40 μm , excepto en *L. superbiens* que es mayor de 45 μm (Figura 11, A- C). El desarrollo de los rebordes cuticulares es ligero en *L. albida*, *L. anceps*, *L. eyermaniana* y *L. halbingeriana* (Figura 11, D) y profundo en el resto de las especies (Figura 11, E). La cámara subestomática es conspicua (Figura 11, F), con excepción de *L. aurea*, *L. rubecens* y *L. halbingeriana* que es inconspicua (Figura 11, G). Estomas generalmente semi-hundidos (Figura 11, H), con excepción de *L. autumnalis*, *L. eyermaniana*, *L. furfuracea* y *L. speciosa* que están a nivel de la epidermis (Figura 11, I) y en *L. aurea* que están hundidos (Figura 11, J). Índice estomático de 2 a 6 (<7 ; Figura 12, A). Alto de células epidérmicas adaxiales de 18 - 24 μm (Figura 12, B), excepto en *L. albida*, *L. anceps*, *L. autumnalis*, *L. furfuracea*, y *L. gouldiana* que va de 24 a 30 μm (Figura 12, C). Ancho de las células epidérmicas adaxiales de 23 a 27 μm en *L. anceps* y *L. crawshayana* (Figura 12, D), de 28 a 31 μm en *Laelia aurea* (Figura 12, E) y en *L. furfuracea*, *L. speciosa* y *L. superbiens* es de 32 a 35 μm (Figura 12, F). Alto de las células epidérmicas abaxiales menor a 30 μm como en *Laelia furfuracea* (Figura 12, G). Ancho de las células epidérmicas abaxiales de 25 a 37 μm como en *Laelia aurea* (Figura 12, H), excepto en *L. speciosa* que es de 38 a 41 μm (Figura 12, I).

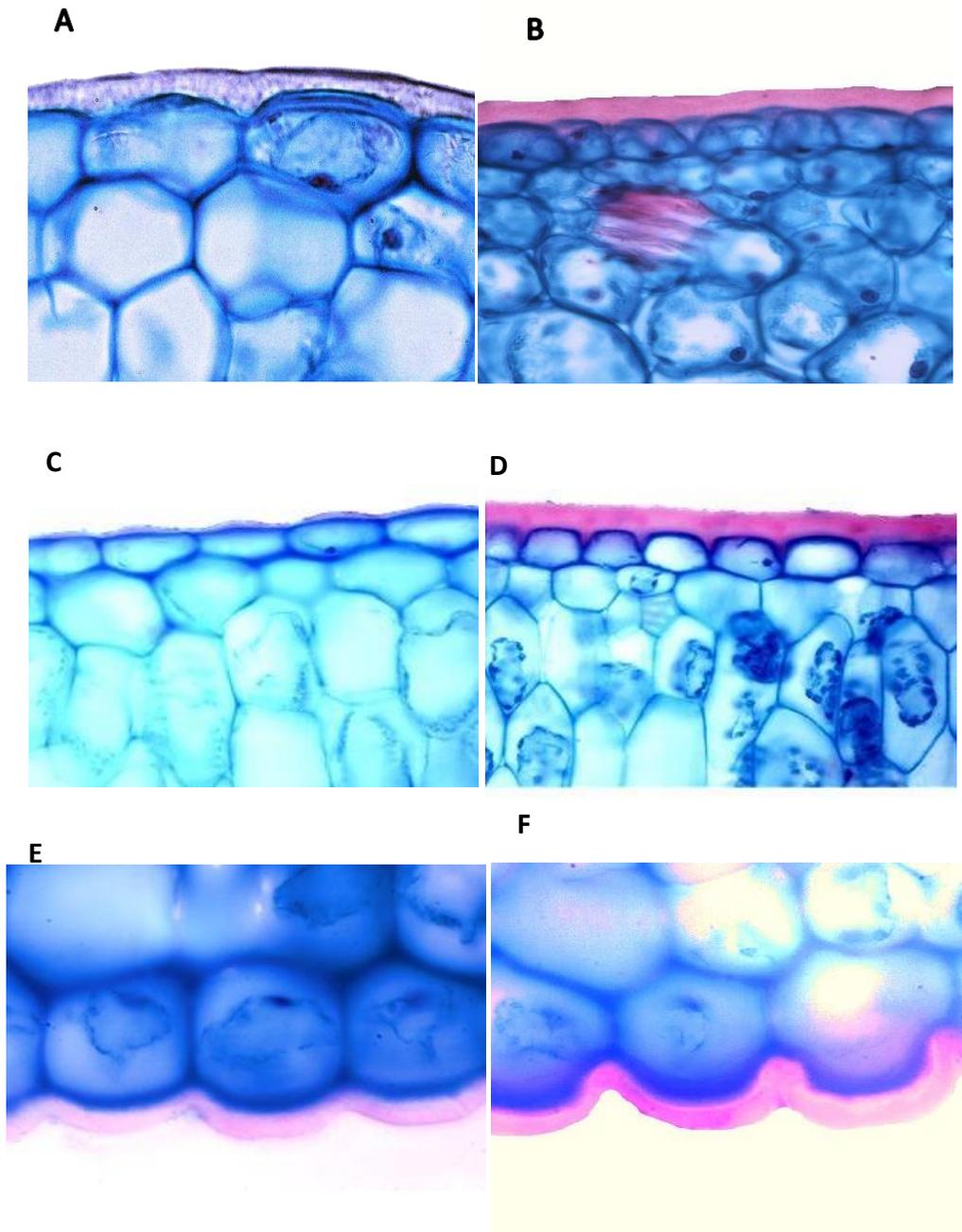


Figura 7. Cutícula. A. *Laelia crawshayana*, cutícula estriada. B. *Laelia rubecens* (cutícula lisa), X1000. C. *Laelia speciosa* (grosor de cutícula adaxial <math><12\ \mu\text{m}</math>). D. *Laelia rubecens* (grosor de cutícula adaxial >math>>12\ \mu\text{m}</math>), X400. E. *Laelia albida* (grosor de cutícula abaxial >math>>18\ \mu\text{m}</math>). F. *Laelia gouldiana* (grosor de cutícula abaxial >math>>18\ \mu\text{m}</math>), X1000.

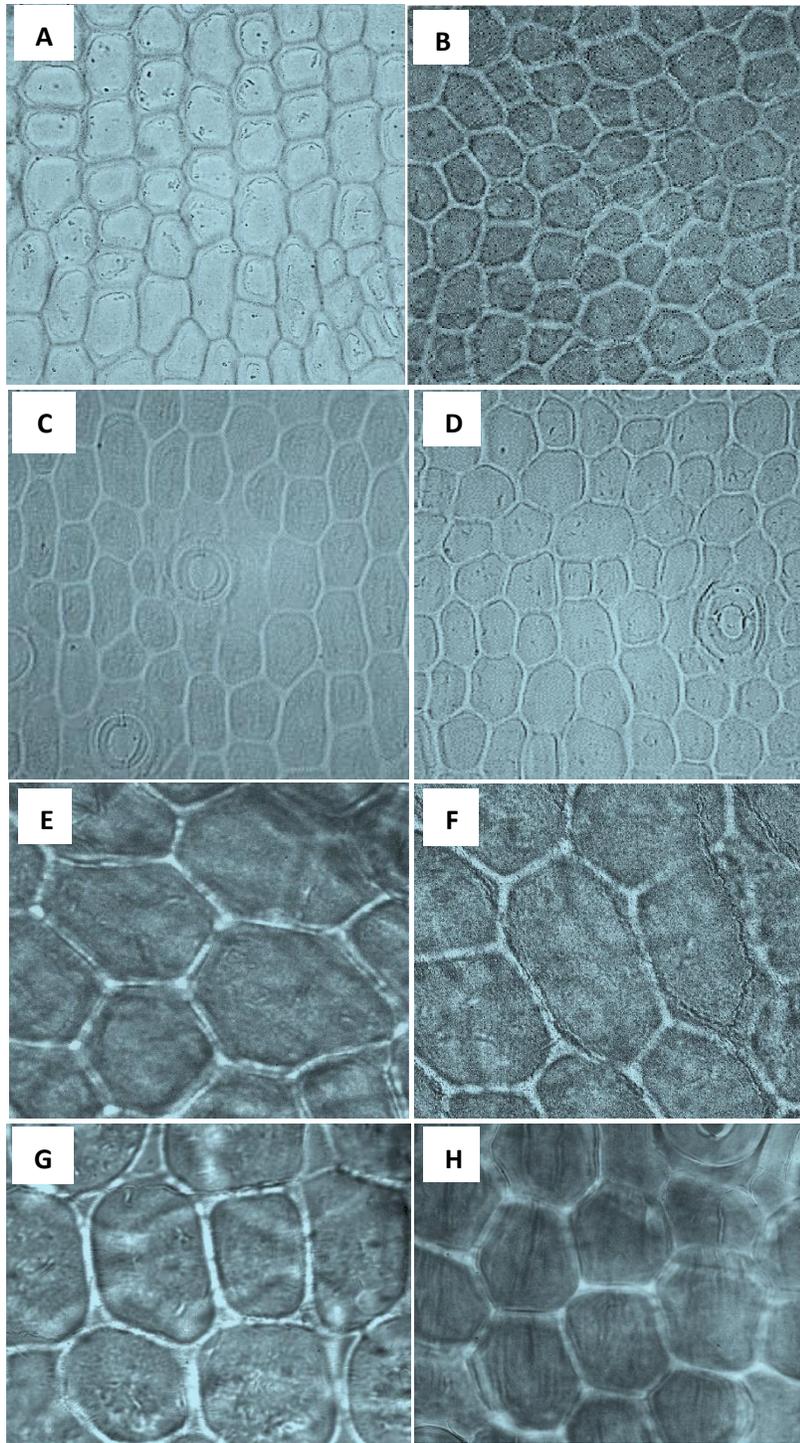


Figura 8. Distribución y forma de células epidérmicas. Distribución de células epidérmicas: A. *Laelia rubecens* (células adaxiales en hileras). B. *Laelia furfuracea* (células adaxiales alternas). C. *Laelia crawshayana* (células abaxiales en hileras). D. *Laelia albida* (células abaxiales alternas), X400. Forma de las células epidérmicas: E. *Laelia aurea* (poligonales isodiamétricas, epidermis adaxial). F. *Laelia eyermaniana* (poligonales alargadas, epidermis adaxial). G. *Laelia eyermaniana* (poligonales alargadas, epidermis abaxial), H. *Laelia aurea* (poligonales isodiamétricas, epidermis abaxial), X1000.

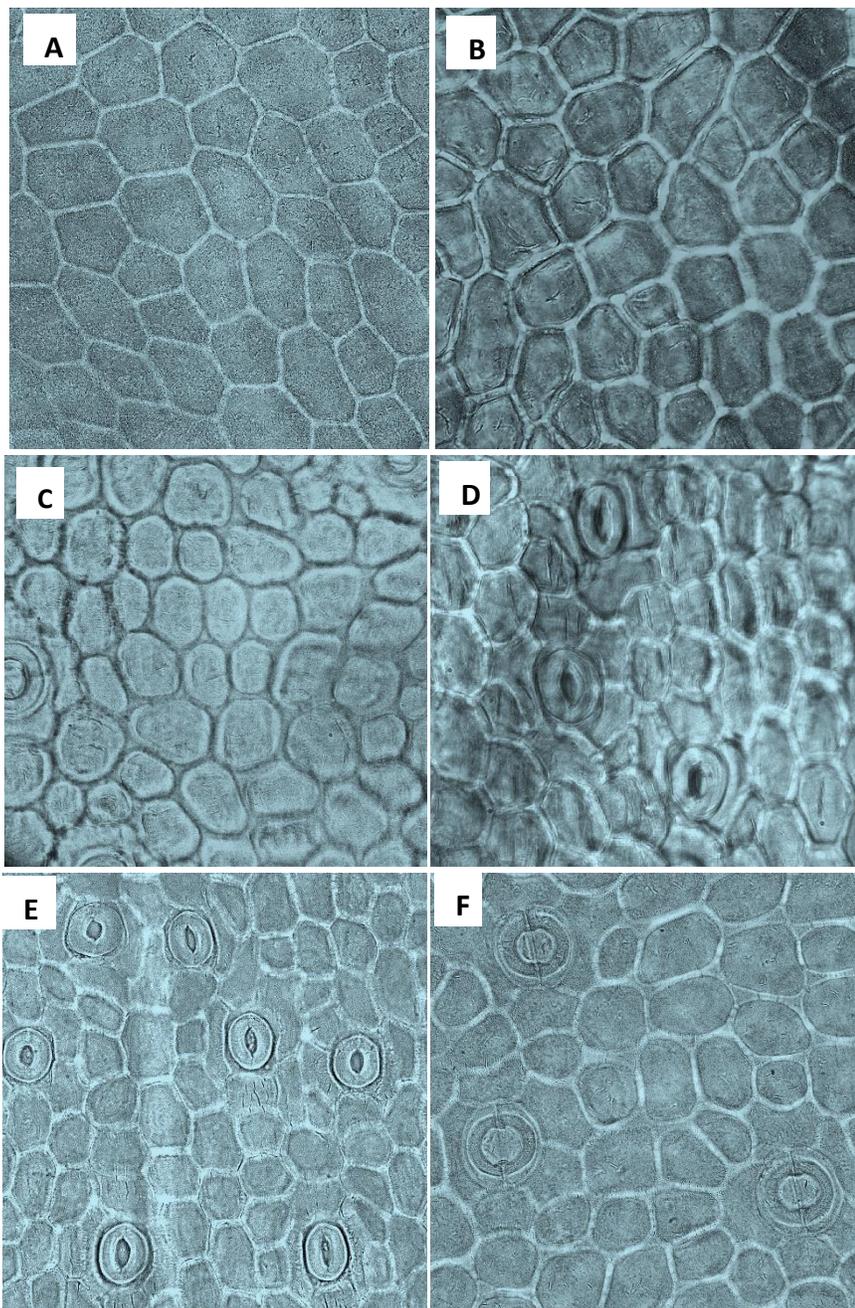


Figura 9. Área de células epidérmicas y distribución de estomas en epidermis abaxial. Área de las células epidérmicas: A. *Laelia eyermaniana* (células adaxiales de 801 a 1400 μm^2). B. *Laelia aurea* (células adaxiales de 801 a 1400 μm^2). C. *Laelia eyermaniana* (células abaxiales 600 a 800 μm^2). D. *Laelia aurea* (células abaxiales 600 a 800 μm^2). Distribución de las estomas en epidermis abaxial: E. *Laelia anceps* (hileras), F. *Laelia autumnalis* (alterna), X400.

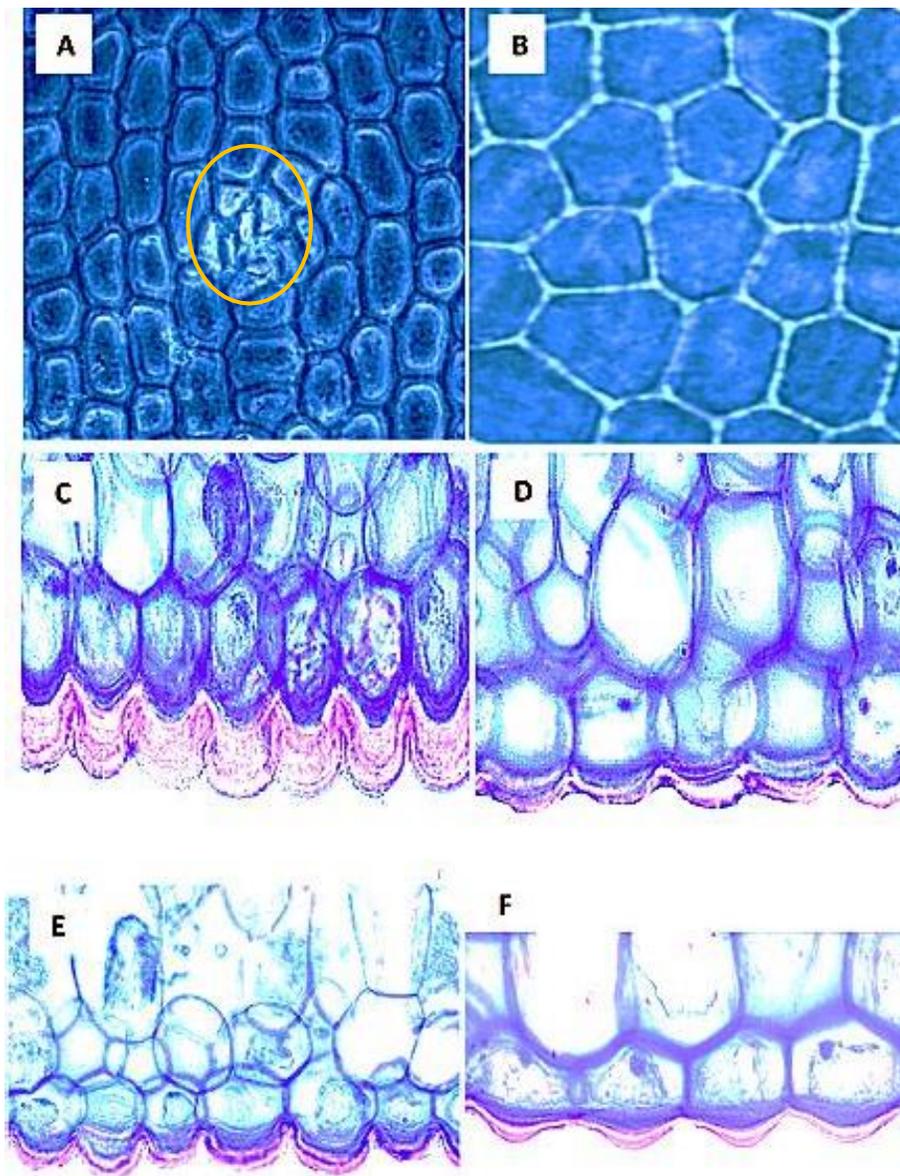


Figura 10. Tricomas y papilas en la epidermis. Vista superficial de epidermis adaxial: Base de tricomas (Contraste de fases). A. *Laelia rubecens* (presente). B. *Laelia halbingiana* (ausente). Sección transversal de epidermis abaxial: C. *Laelia aurea* (papilas epidérmicas presentes). *Laelia albida* (papilas epidérmicas ausentes). E. *Laelia gouldiana* (papilas epidérmicas). F. *Laelia speciosa* (papilas cuticulares), X400.

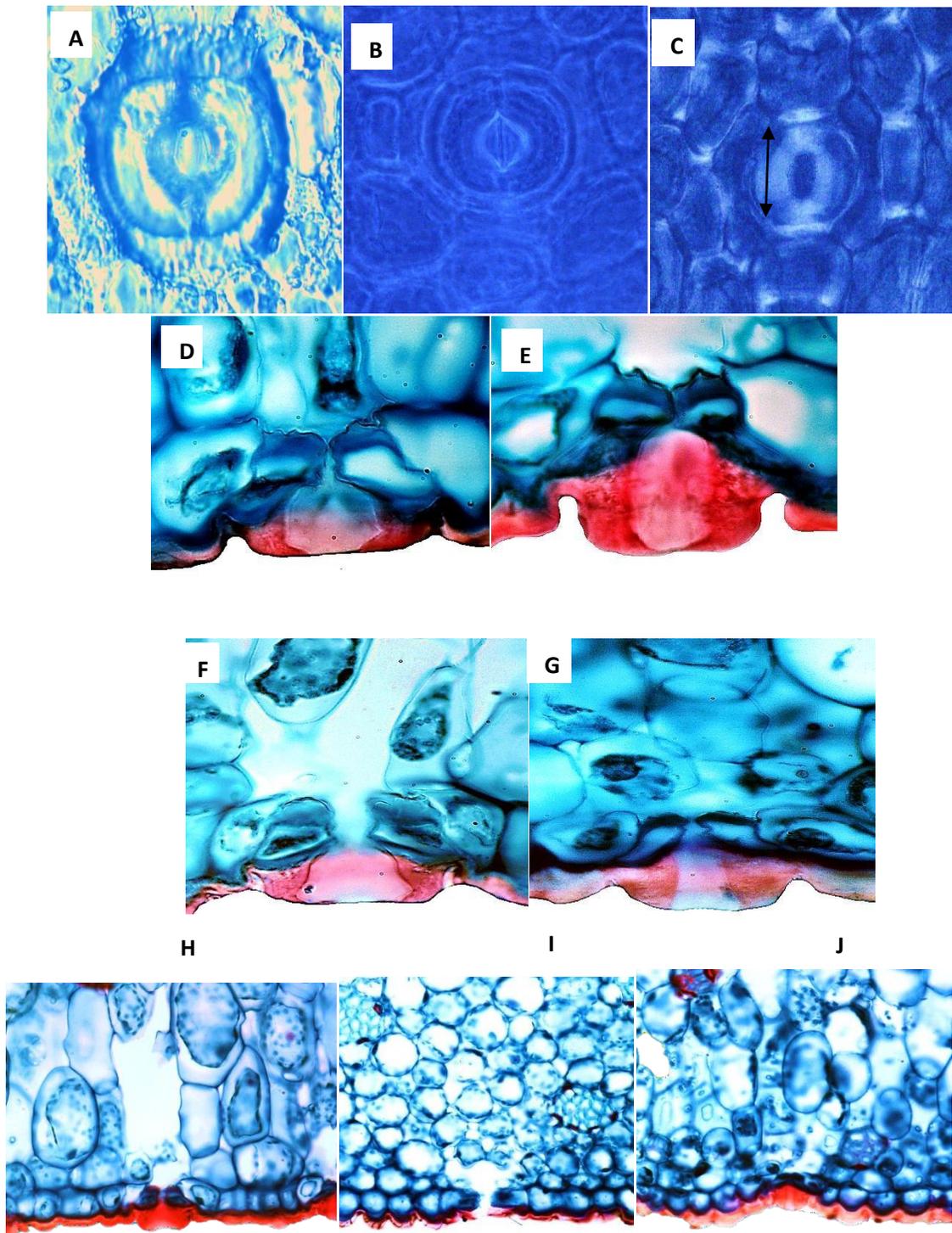


Figura 11. Largo, posición de células oclusivas y tipo de desarrollo de rebordes cuticulares. Vista superficial de la epidermis abaxial. Contraste de fases. Largo de células oclusivas: A. *Laelia superbiens* (mayor a 45 μm). B. *L. furfurácea* (35 a 40 μm). C. *Laelia rubecens* (menor a 35 μm). Sección transversal. Campo claro. Tipo de desarrollo de los rebordes cuticulares: D. *Laelia albida* (ligero). E. *Laelia rubecens* (profundo). Cámara subestomática: F. *Laelia gouldiana* (conspicua), G. *Laelia aurea* (inconspicua). Posición de las células oclusivas: H. *Laelia anceps* (semi hundido). I. *Laelia autumnalis* (a nivel). J. *L. aurea* (hundido). A- G: X1000, H-J: X400.

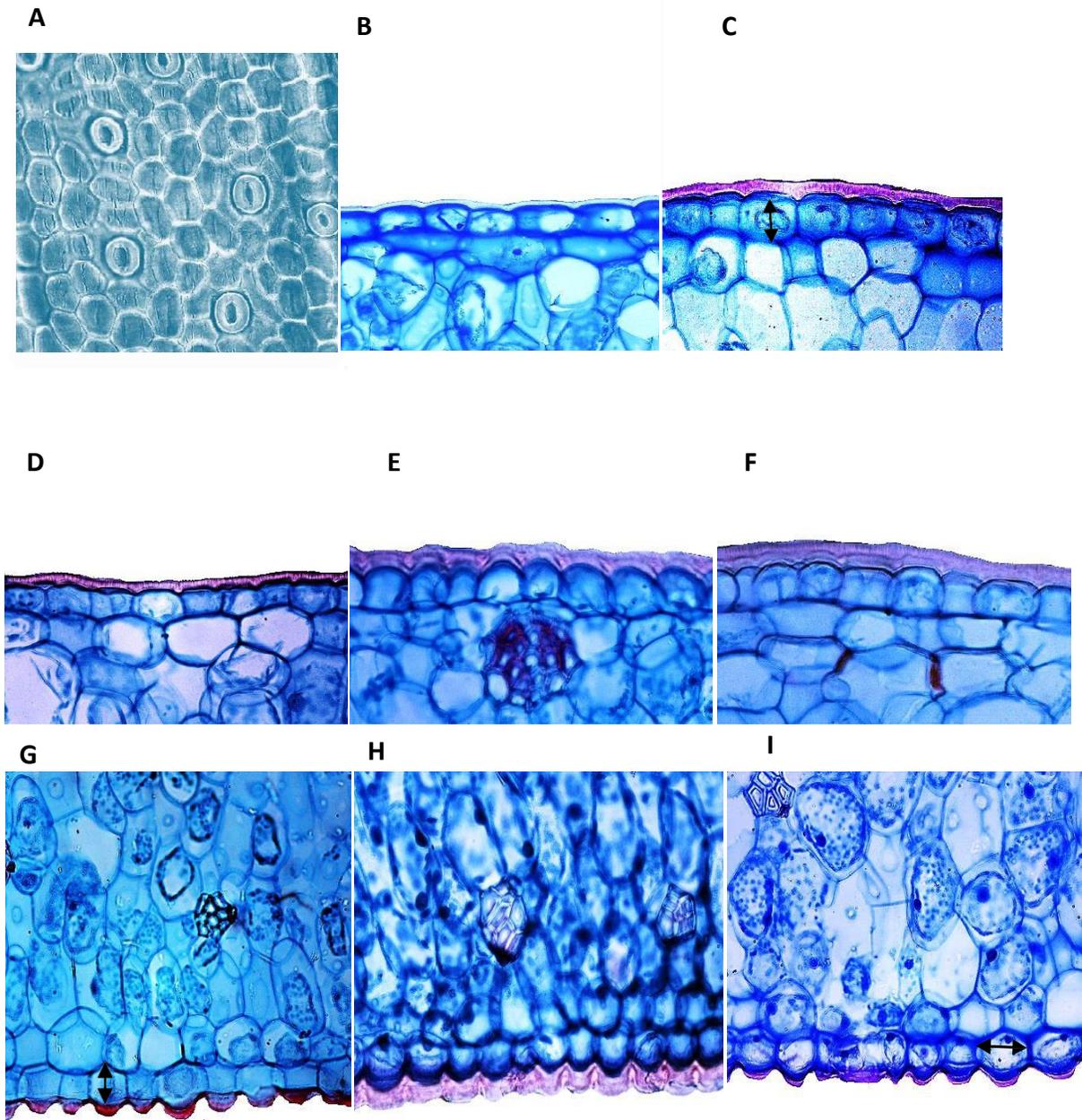


Figura 12. Índice estomático, ancho y alto de células epidérmicas. Vista superficial de la epidermis abaxial: A. *Laelia aurea* (<7). Sección transversal de epidermis adaxial, alto de células epidérmicas: B. *Laelia eyermaniana* (18 - 24 μm). C. *Laelia furfuracea* (25 a 30 μm). D. Ancho de células epidérmicas: *Laelia anceps* (23 a 27 μm). E. *Laelia aurea* (28 a 31 μm). F. *Laelia superbiens* (32 a 35 μm). Sección transversal de epidermis abaxial: G. *Laelia furfuracea* (alto de las células epidérmicas menores a 30 μm). H. *Laelia aurea* (ancho de las células epidérmicas abaxiales de 25 a 37 μm). I. *Laelia speciosa* (ancho de las células epidérmicas de 38 a 41 μm). X400.

Tejido fundamental.

Hipodermis. Presente en la hoja de todas las especies, ubicada tanto en la superficie adaxial como abaxial (Figura 13, A-B), con excepción de *L. speciosa* que únicamente se presenta en la superficie adaxial (Figura 13, C). Las especies que presentan ambas hipodermis tienen un estrato en su hipodermis abaxial (Figura 13, D), la hipodermis adaxial presenta generalmente un estrato (Figura 13, E), con excepción de *L. superbiens* que presenta dos estratos (Figura 13, F). Forma de las células de la hipodermis adaxial es oblonga excepto por *L. rubecens* que presenta células con forma poligonal alargada y *L. speciosa* con células poligonales isodiamétricas (Figura 14, A-C). Forma de las células de la hipodermis abaxial, poligonal isodiamétrica excepto en el caso de *L. anceps*, *L. superbiens* y *L. halbingeriana* que son oblongas y *L. rubecens* que presenta células con forma poligonal perpendicularmente alargada (Figura 14, D-E). Paredes celulares gruesas en la hipodermis adaxial (Figura 14, F), excepto *L. crawshayana* y *L. rubecens* que es delgada (Figura 14, G). En la hipodermis abaxial las paredes son en algunas especies gruesas (Figura 14, H) y en otras delgadas (Figura 14, I). El tipo de pared tanto en la hipodermis adaxial como en la abaxial es celulósica (Figura 15, A), excepto en *L. superbiens* y *L. halbingeriana* que es lignificada (Figura 15, B). La distribución de los estratos de la hipodermis adaxial es continua para todas las especies (Figura 15, C), en cuanto a la distribución de los estratos en la hipodermis abaxial es continua (Figura 15, D), con excepción de *L. crawshayana*, *L. aurea*, *L. anceps*, *L. eyermaniana* y *L. speciosa* que es discontinuo (Figura 15, E). Por su parte en la región basal la presencia de hipodermis se encontró en todas las especies (Figura 15, F). La ubicación es en ambas superficies (adaxial/abaxial; Figura 15, G), con excepción de *L. eyermaniana* donde es únicamente abaxial (Figura 15, H). Se presenta un estrato de la hipodermis adaxial (Figura 15, I), con excepción de *L. superbiens* y *L. crawshayana* que presentan dos o más estratos (Figura 15, J). En el caso de la hipodermis abaxial, solo hay un estrato para todas las especies (Figura 15, K).

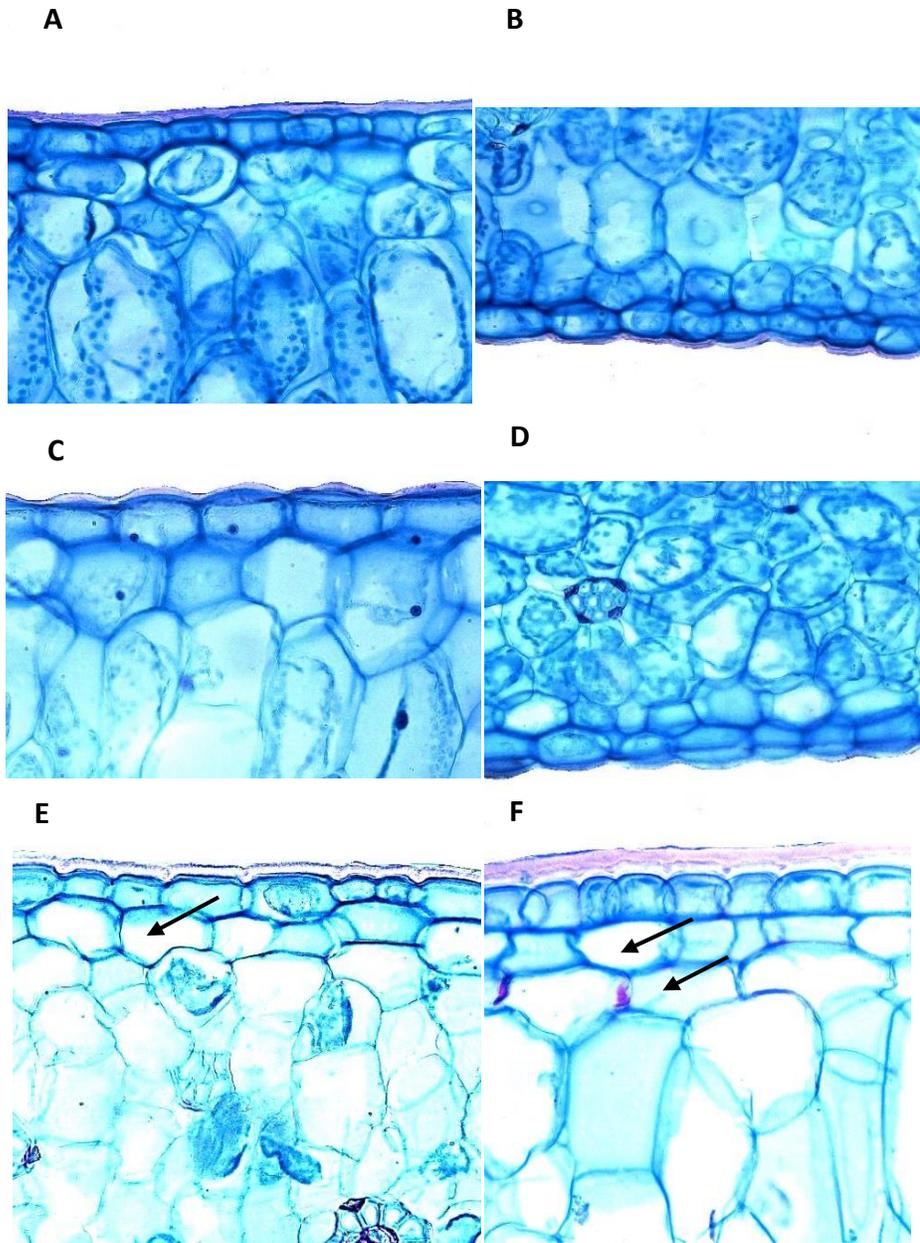


Figura 13. Hipodermis. Sección transversal. Presencia de hipodermis. A. *Laelia anceps* (hipodermis adaxial). B. *Laelia anceps* (hipodermis abaxial). C. *Laelia speciosa* (hipodermis adaxial). D. *Laelia autumnalis* (hipodermis abaxial de un estrato). E. *Laelia gouldiana* (hipodermis adaxial, un estrato). F. *Laelia superbiens* (hipodermis adaxial, dos estratos), X400.

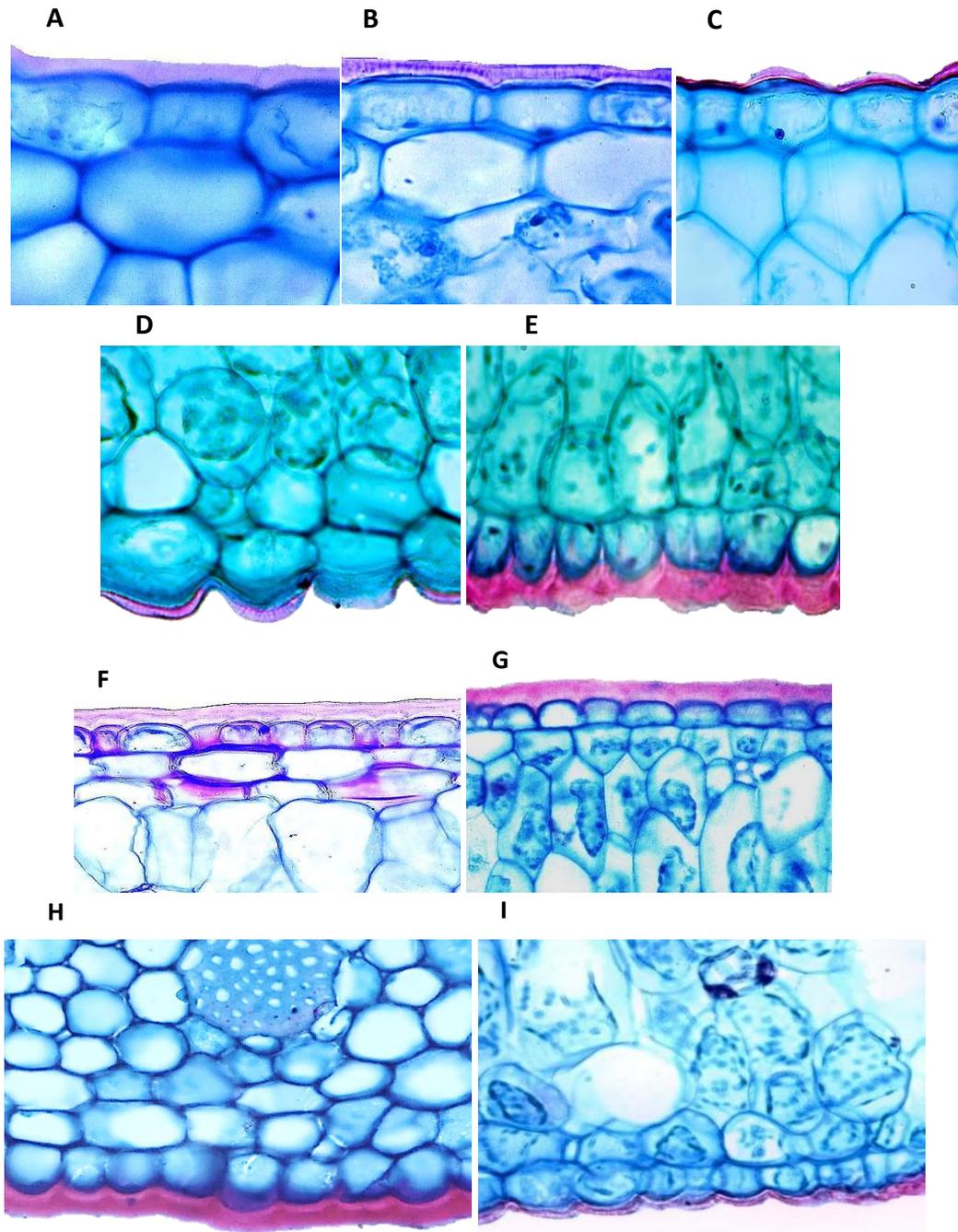


Fig. 14. Forma y paredes celulares de las células de la hipodermis adaxial/abaxial. Sección transversal. Forma de las células de la hipodermis adaxial. A. *Laelia albida* (células oblongas). B. *Laelia rubecens* (células poligonales alargadas). C. *Laelia speciosa* (células poligonales isodiamétricas). Forma de las células de la hipodermis abaxial. D. *Laelia autumnalis* (células poligonales isodiamétricas). E. *Laelia rubecens* (células poligonales perpendicularmente alargadas). F. *Laelia superbiens* (paredes de las células hipodérmicas adaxiales gruesas). G. *Laelia rubecens* (paredes de las células hipodérmicas adaxiales delgadas). H. *Laelia aurea* (paredes de células hipodérmicas abaxiales gruesas). I. *Laelia anceps* (paredes de células epidérmicas abaxiales delgadas). Campo claro. A-F: X1000, G-I: X400.

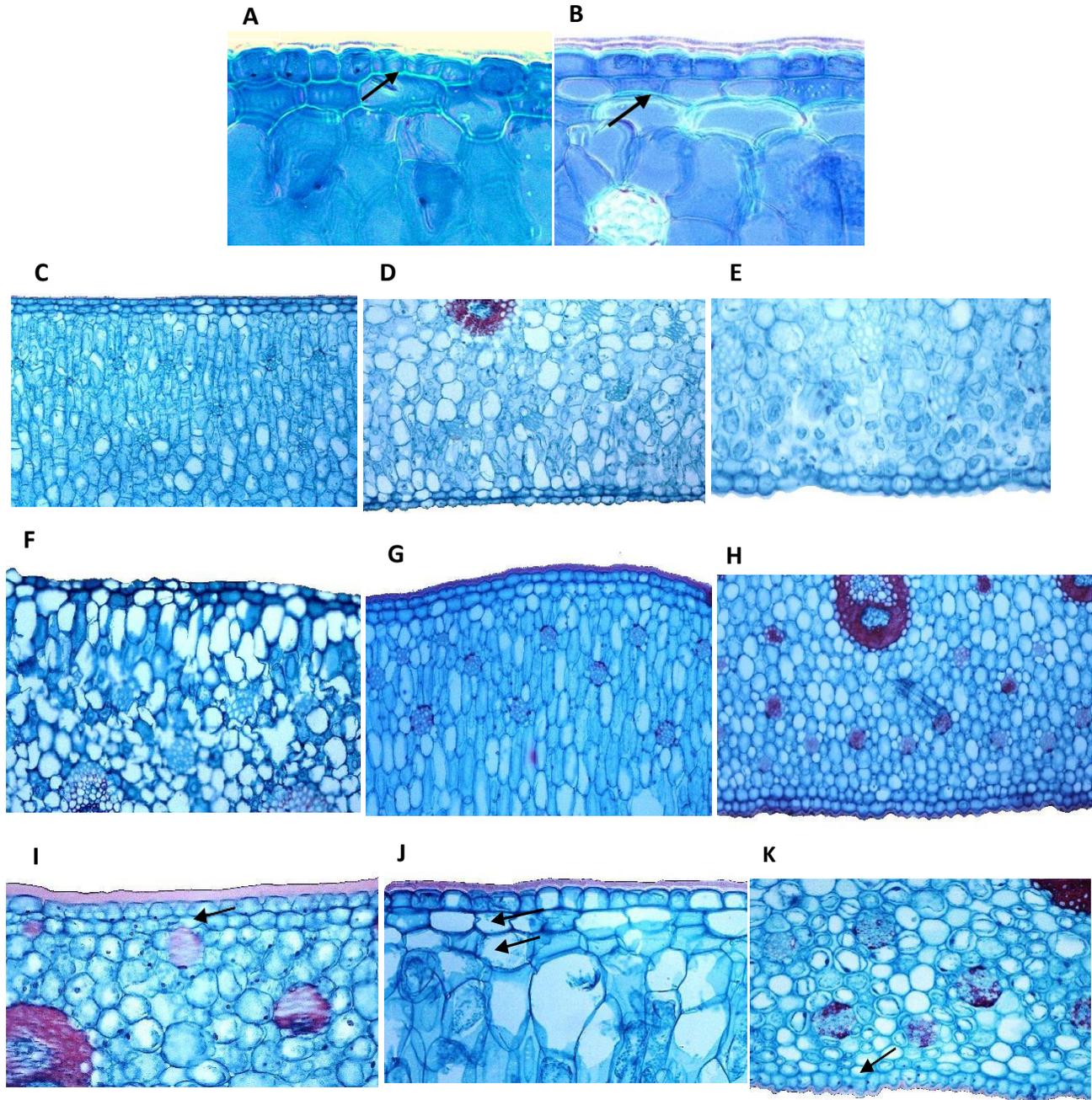


Fig. 15. Sección transversal. Región media y basal: Tipo de hipodermis. A. *Laelia gouldiana* (paredes celulósicas). B. *Laelia superbiens* (paredes lignificadas). C. *Laelia albida* (distribución continua de los estratos de la hipodermis adaxial). D. *Laelia furfuracea* (distribución continua de los estratos de la hipodermis abaxial). E. *Laelia crawshayana* (distribución discontinua de los estratos de la hipodermis abaxial). **Región basal:** Hipodermis. F. *Laelia speciosa* (presencia de hipodermis). G. *Laelia albida* (hipodermis adaxial continua). H. *Laelia eyermaniana* (hipodermis abaxial continua). I. *Laelia rubecens* (hipodermis adaxial de un estrato). J. *Laelia superbiens* (hipodermis adaxial de dos o más estratos) (Flechas). K. *Laelia anceps* (hipodermis abaxial de un estrato). A- B: X400, contraste de fases. C-H: X100, I-K: X200, campo claro.

Tejido fundamental

Sección transversal

Mesófilo. Grosor del mesófilo de 500 a 2500 μm , siendo *L. superbiens* la especie con mayor grosor (2500 μm) Figura 16, A-D). Mesófilo heterogéneo (en empalizada/esponjoso; Figura 16, E), con excepción de *L. autumnalis*, *L. gouldiana*, *L. rubecens*, y *L. superbiens* que es homogéneo (Figura 16, F). La proporción del parénquima en empalizada fue en general de 0 a 0.4, con excepción de *L. albida*, *L. anceps*, y *L. aurea* que es de 0.41 a 0.8, y de *L. rubecens*, *L. superbiens* y *L. halbingeriana* que es de 0.81 a 1 (Figura 16, G-I). Se encontró la presencia de engrosamientos secundarios, sólo en las especies: *L. aurea* y *L. superbiens* (Figura 17, A-B). Células de agua ausentes en todas las especies. Presencia de cristales de oxalato de calcio con excepción de: *L. albida*, *L. anceps*, *L. aurea*, *L. autumnalis*, y *L. eyermaniana* (Figura 17, C-D). La forma de estos cristales es principalmente rafidios (Figura 17, E). La ubicación de los cristales es principalmente en el centro del mesófilo (Figura 17, F). En el caso de la región basal, el mesófilo es heterogéneo (esponjoso/en empalizada; Figura 18, A), con excepción de las especies que presentan un mesófilo homogéneo: *L. anceps*, *L. autumnalis*, *L. eyermaniana*, *L. gouldiana* y *L. rubecens* (Figura 18, B). La región basal además presenta espacios aéreos en el mesófilo (Figura 18, C), con excepción de *L. crawshayana*, *L. furfuracea*, *L. speciosa*, *L. superbiens* y *L. halbingeriana* (Figura 18, D).

En la región media se encuentran fibras extravasculares en todas las especies (Figura 19, A), su ubicación en general es tanto abaxial como adaxial (Figura 19, B), con excepción de *L. rubecens* que tiene fibras extravasculares presentes en todo el mesófilo (Figura 19, C). Se encontró de 1 a 4 estratos de haces de fibras extravasculares adaxiales (Figura 19, D), con excepción de *L. rubecens* y *L. superbiens* que es de 4 a 5 estratos (Figura 19, E). Haces de fibras extravasculares abaxiales de 2 a 4 estratos (Figura 19, F), con excepción de *L. aurea* y *L. furfuracea* que tiene de 4 a 6 estratos (Figura 19, G) y *L. rubecens* presenta de 6 a 9 estratos (Figura 19, H). Grosor de la pared de las fibras extravasculares de 2.5 μm (delgada; Figura 19, I), excepto por las especies *L. aurea*, *L. gouldiana*, *L. superbiens* y *L. halbingeriana* con un grosor de pared de 5 μm (Figura 19, J). Fibras extravasculares con presencia de estegmatos (Figura 19, K).

Zona central:

En la zona central de las hojas, se encontró la presencia de células buliformes (Figura 20, A), con excepción de *L. anceps*, *L. aurea*, *L. eyermaniana*, *L. gouldiana* y *L. halbingeriana* (Figura 20, B). Las especies que presentan células buliformes tienen de dos a cuatro estratos (Figura 20, C). En sección transversal, las hojas de las especies mexicanas del género *Laelia* presentan la zona central proyectada, esta proyección se puede observar generalmente en forma convexa (Figura 20, D), con excepción de *L. anceps*, *L. aurea*, *L. rubecens*, y *L. superbiens* que es carinada (Figura 20, E). La mayoría de las especies tienen un haz vascular en la zona central (Figura 20, F). En cuanto a la presencia de haces de fibras extravasculares en la zona central fueron evidentes en todas las especies y tenían de manera general de 2 a 4 estratos (Figura 20, G).

Tejido vascular

Se encontraron cuatro tipos de haces vasculares (Figura 21, A), excepto por *L. crawshayana*, *L. superbiens* y *L. halbingeriana* que presenta tres tipos (Figura 21, B) y *L. rubecens* con cinco tipos de haces vasculares (Figura 21, C). En la lámina, en general hay dos estratos de haces vasculares como en el caso de *L. albida* (Figura 21, E), con excepción de *L. eyermaniana* y *L. superbiens* con un estrato (Figura 21, D), y *L. rubecens* de tres estratos (Figura 21, F). A lo ancho de la lámina hay de 30 a 90 haces vasculares (Figura 21, G), con excepción de *L. superbiens* que presenta más de 90 haces vasculares (Figura 21, H).

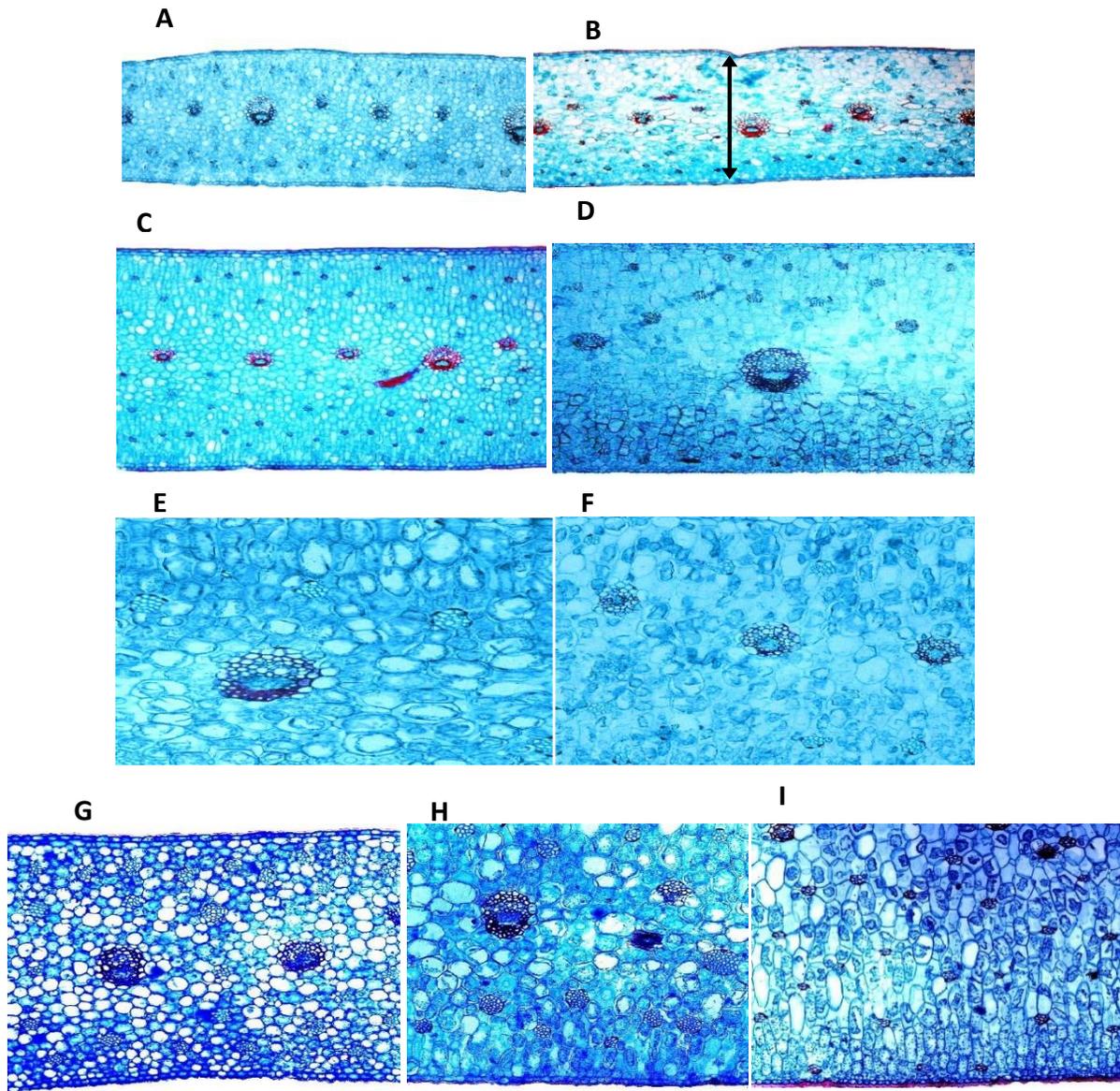


Figura 16. Sección transversal, mesófilo. A. *Laelia crawshayana*, grosor de 500 a 1000 μm . B. *Laelia furfuracea*, 1001 a 1500 μm . C. *Laelia albida* (1501 a 2000 μm). D. *Laelia superbiens* (más de 2000 μm). E. *Laelia anceps* (mesófilo heterogéneo, esponjoso/empalizada). F. *Laelia gouldiana* (mesófilo homogéneo, esponjoso). G. *Laelia autumnalis* (proporción del parénquima en empalizada de 0 a 0.4). H. *Laelia anceps* (proporción del parénquima en empalizada de 0.41 a 0.8). I. *Laelia rubecens* (proporción del parénquima en empalizada de 0.81 a 1). A-D: X50, campo claro. E-I: X100, campo claro.

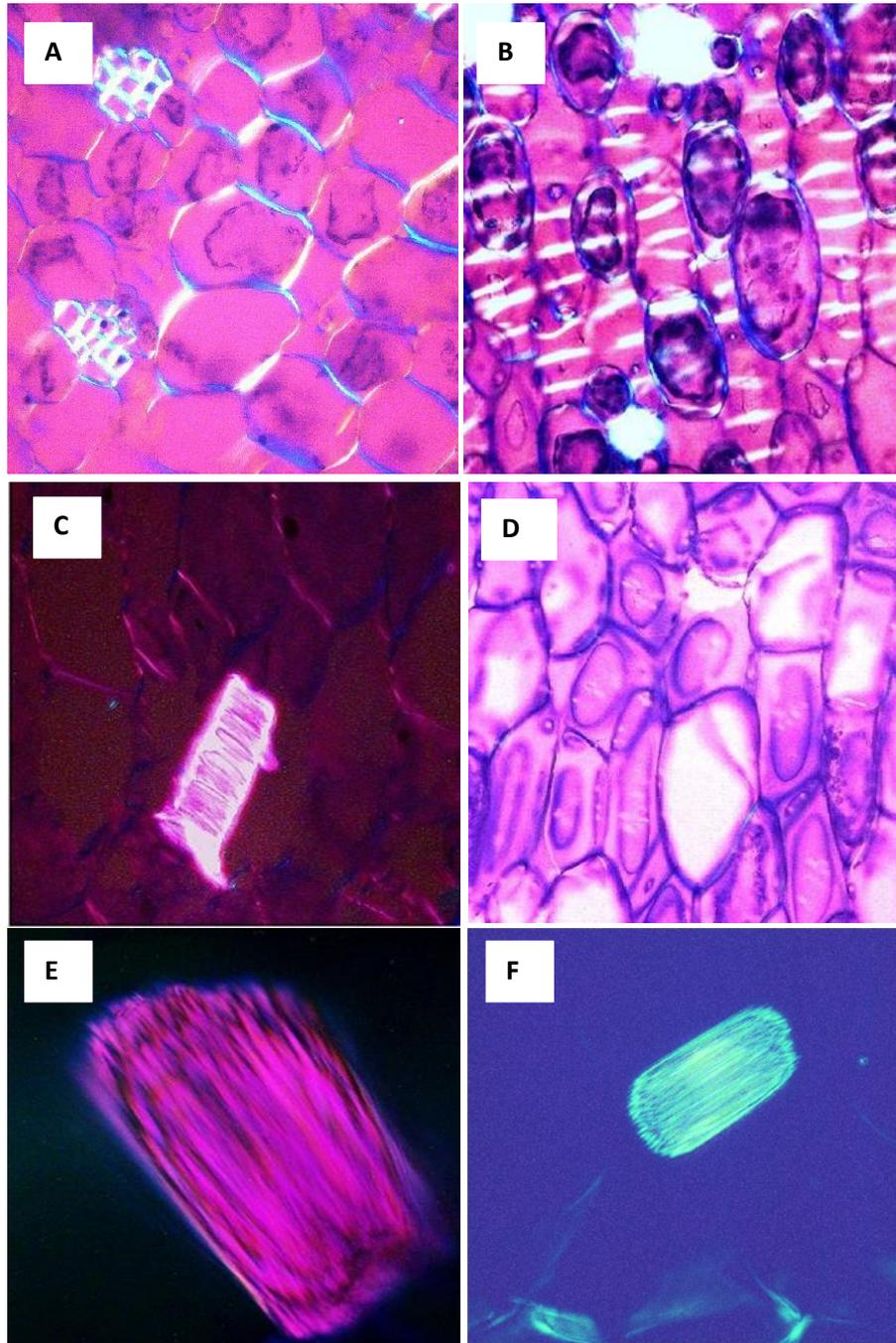


Figura 17. Presencia de engrosamientos secundarios y cristales de oxalato de calcio en el mesófilo. Sección transversal, mesófilo. A. *Laelia furfuracea* (células con engrosamientos secundarios ausentes). B. *Laelia aurea* (células con engrosamientos secundarios presentes). C. *Laelia speciosa* (cristales de oxalato de calcio, rafidios presentes). D. *Laelia eyermaniana* (cristales de oxalato de calcio ausentes). E. *Laelia superbiens* (forma de los cristales: rafidios). F. *Laelia superbiens* (cristales rafidios en el centro del mesófilo). A-D, F: X400, E: X1000, polarización.

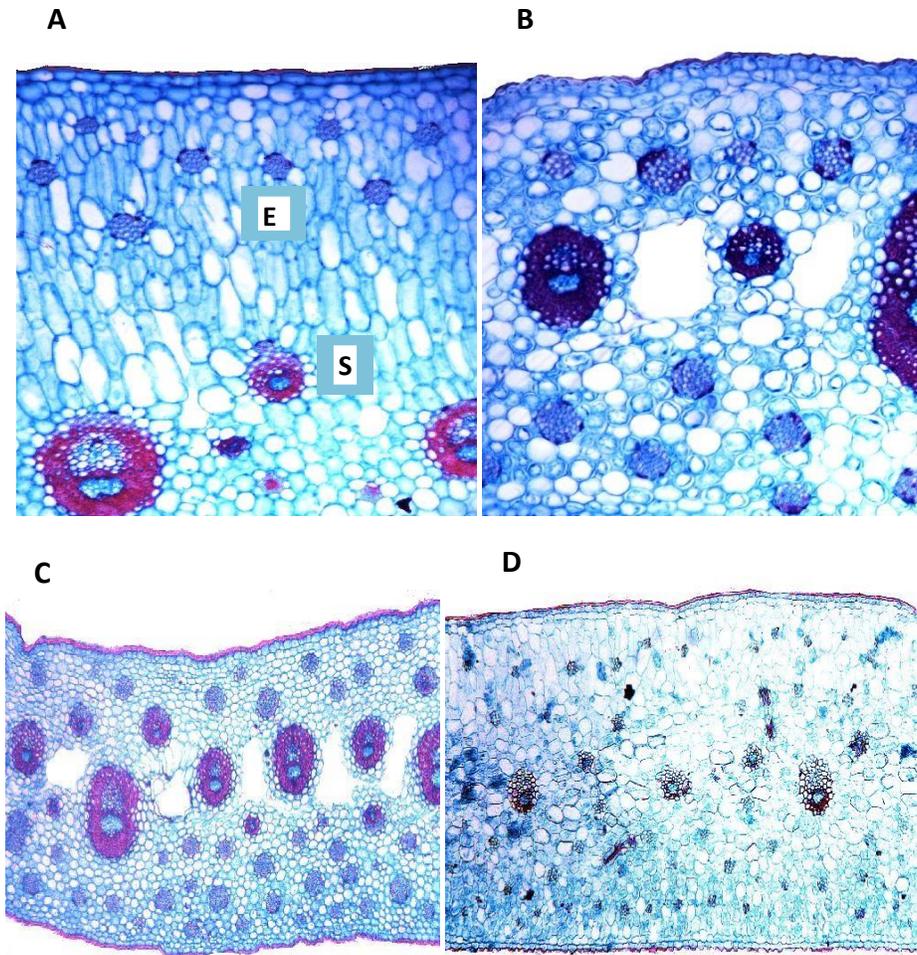


Figura 18. Región basal: Tipo de mesófilo y presencia de espacios aéreos. Sección transversal. A. *Laelia albida* (mesófilo heterogéneo: empalizada (E)/esponjoso (S)). B. *Laelia anceps* (mesófilo homogéneo). C. *Laelia aurea* (espacios aéreos presentes). D. *Laelia furfuracea* (espacios aéreos ausentes). A-B: X100, campo claro. C-D: X50, campo claro.

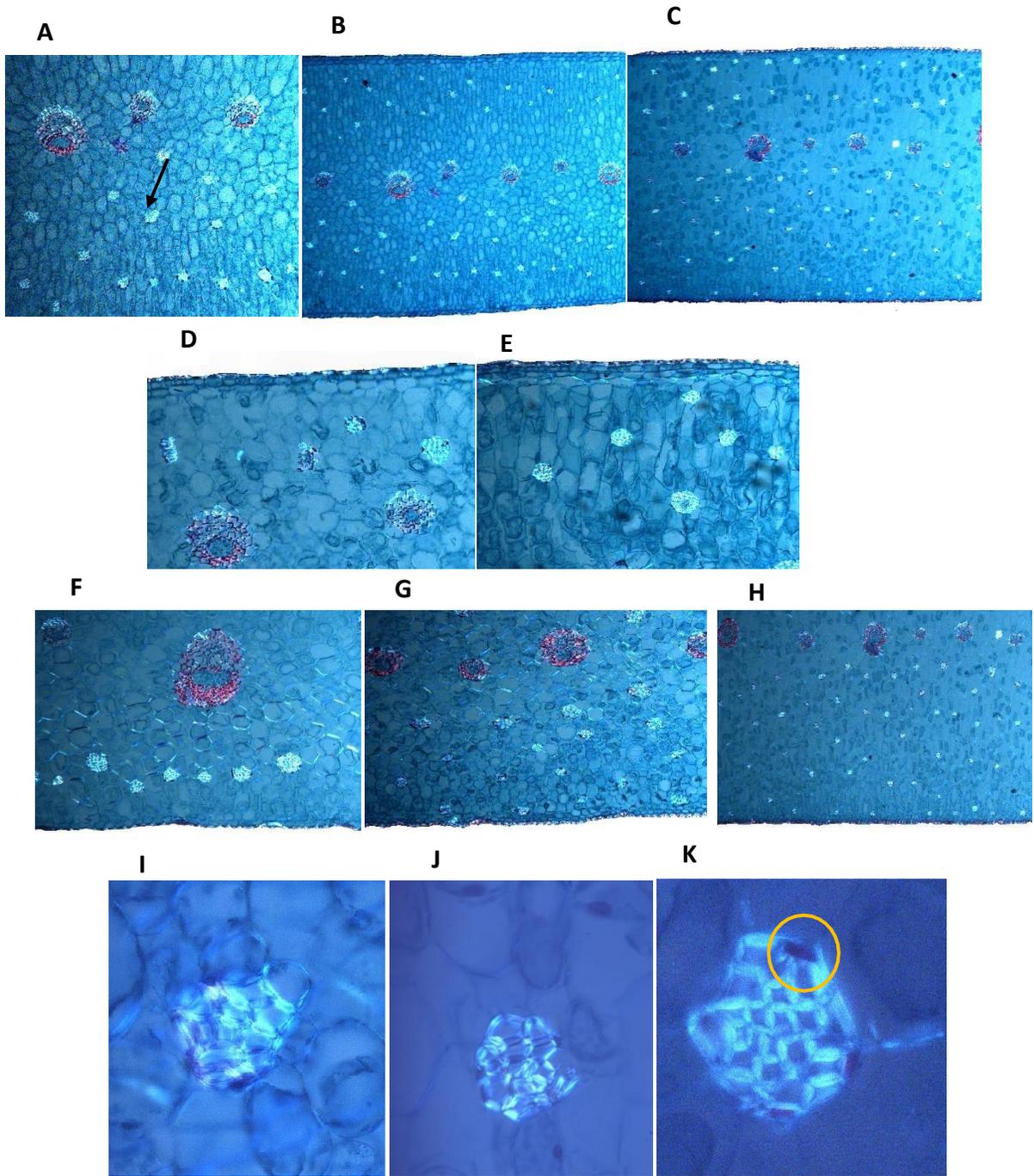


Figura 19. Fibras extravasculares. Sección transversal, región media. A. *Laelia albida*, presencia de fibras extravasculares en el mesófilo (flecha). B. *Laelia albida* (posición de las fibras extravasculares adaxial/abaxial). C. *Laelia rubecens* (posición de las fibras extravasculares en todo el mesófilo). D. *Laelia gouldiana* (1 a 4 estratos de haces de fibras extravasculares adaxiales). E. *Laelia superbiens* (4 a 5 estratos de haces de fibras extravasculares adaxiales). F. *Laelia anceps* (2 a 4 estratos de haces de fibras extravasculares abaxiales). G. *Laelia aurea* (4 a 6 estratos de haces de fibras extravasculares abaxiales). H. *Laelia rubecens* (6 a 9 estratos de haces de fibras extravasculares abaxiales). I. *Laelia speciosa* (paredes delgadas de las fibras extravasculares: 2.5 μm). J. *Laelia aurea* (paredes gruesas de las fibras extravasculares: 5 μm). K. *Laelia anceps* (presencia de estegmatos en las fibras extravasculares), D y E: X100. B, C, F, G, H: x50, I-J: X400. K: X1000, contraste de fases.

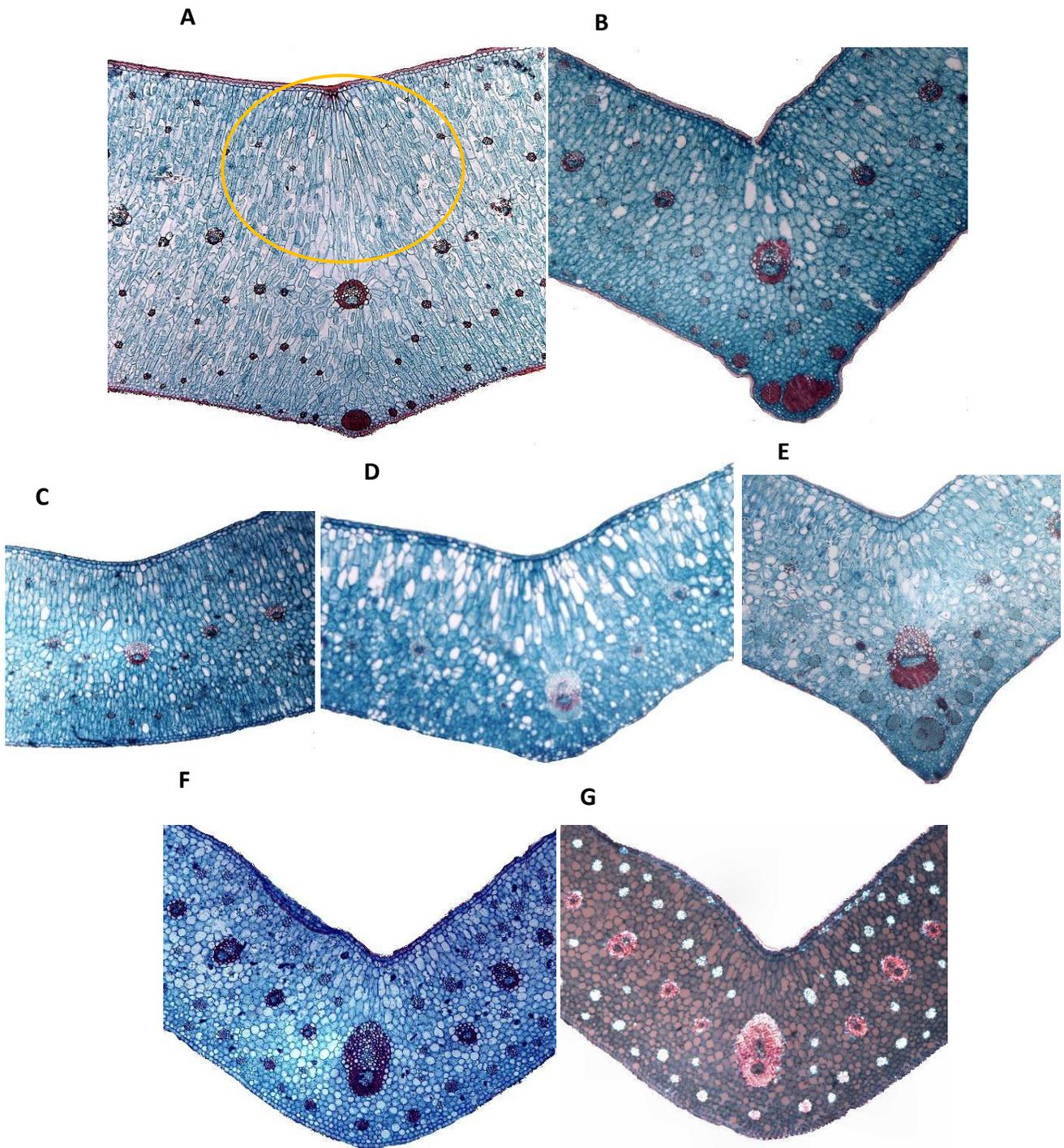


Figura 20. Sección transversal, zona central. A. *Laelia rubecens* (presencia de células buliformes). B. *Laelia aurea* (ausencia de células buliformes). C. *Laelia albida* (2 a 4 estratos de células buliformes). D. *Laelia eyermaniana* (zona central con forma convexa). E. *Laelia anceps* (zona central con forma carinada). F. *Laelia autumnalis* (un estrato de haces vasculares). G. *Laelia autumnalis* (2 a 4 estratos de haces de fibras extravasculares). A-F: X50, campo claro. G: X50, polarización.

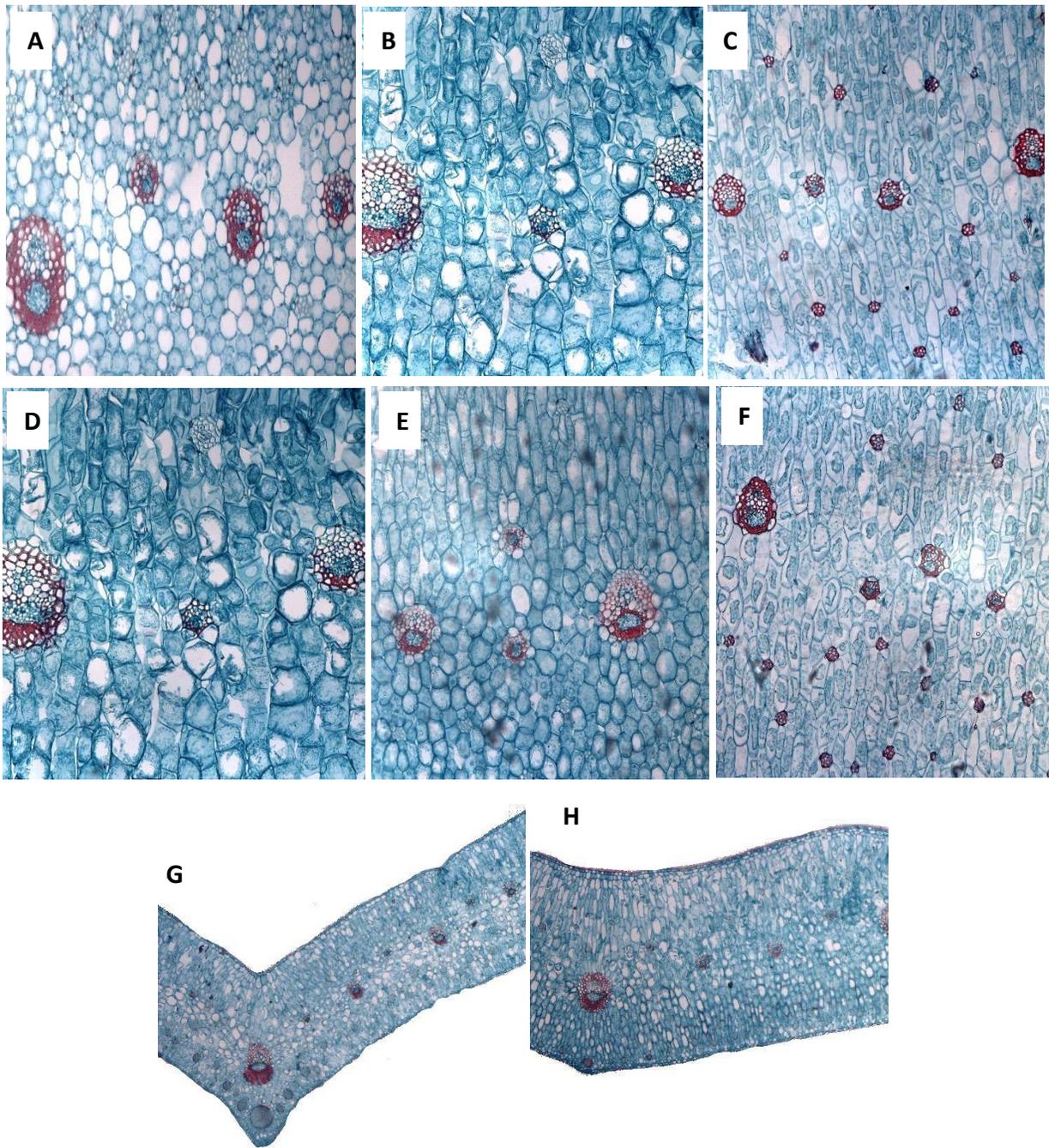


Figura 21. Tejido vascular. Sección transversal, región media. A. *Laelia autumnalis*, cuatro tipos de haces vasculares. B. *Laelia superbiens*, tres tipos de haces vasculares. C. *Laelia rubecens*, más de cuatro tipos de haces vasculares. D. *Laelia superbiens*, un estrato de haces vasculares. E. *Laelia albida*, dos estratos de haces vasculares. F. *Laelia rubecens*, tres estratos de haces vasculares. G. *Laelia anceps*, de 30 a 90 haces vasculares a lo ancho de la lámina. H. *Laelia superbiens*, más de 90 haces vasculares a lo ancho de la lámina. A-F: X100, G-H: X50, campo claro.

7.2 Análisis estadísticos:

7.2.1 Estadística descriptiva:

Para este estudio se tomaron en cuenta las 15 especies, incluyendo las especies de los géneros *Cattleya* y *Broughtonia* (Tabla 7). En particular los caracteres evaluados fueron 11 caracteres anatómicos cuantitativos continuos con 30 repeticiones por especie. (Tabla 8). El resumen de la estadística descriptiva para dichos caracteres (n=450), tales como la media (M) y la Desviación Estándar (D.E) se concentran en la Tabla 9.

Tabla 7. Especies analizadas para este estudio y su nomenclatura.

Espece	Acrónimo
<i>Broughtonia negrilensis</i>	B. negri
<i>Cattleya mossiae</i>	C. mossiae
<i>Cattleya purpurata</i>	C. pur
<i>Laelia albida</i>	L. alb
<i>Laelia anceps</i>	L. anc
<i>Laelia aurea</i>	L. aur
<i>Laelia autumnalis</i>	L. autm
<i>Laelia crawshayana</i>	L. craw
<i>Laelia eyermaniana</i>	L. eyer
<i>Laelia furfuracea</i>	L. furf
<i>Laelia gouldiana</i>	L. gould
<i>Laelia halbingeriana</i>	L. halb
<i>Laelia rubecens</i>	L. rub
<i>Laelia speciosa</i>	L. spec
<i>Laelia superbiens</i>	L. super

Tabla 8. Nomenclatura de los caracteres cuantitativo-continuos evaluados.

Carácter	Acrónimo
Índice estomático	I.E
Área de células epidérmicas abaxiales (μm^2)	A. CE abax
Área de células epidérmicas adaxiales (μm^2)	A. CE adax
Ancho de células epidérmicas abaxiales (μm)	Ancho CE abax
Alto de células epidérmicas abaxiales (μm)	Alto CE abax
Ancho de células epidérmicas adaxiales (μm)	Ancho CE adax
Alto de células epidérmicas adaxiales (μm)	Alto CE adax
Grosor de la cutícula adaxial (μm)	GC Adax
Grosor de la cutícula abaxial (μm)	GC Abax
Grosor del Mesófilo (μm)	GM
Largo de células oclusivas (μm)	L. Células oclusivas

Tabla 9. Datos de estadística descriptiva de los caracteres cuantitativos continuos de las 15 especies analizadas en este estudio: *Laelia* en México (n=360), *Cattleya* (n=60) y *Broughtonia* (n=30). Números en negritas indican media, \pm una desviación estándar; valores en el paréntesis (mínimos y máximos) indican el intervalo.

Variable	Media \pm DE (min-máx.) <i>Laelia</i> en México n=360	Media \pm DE (min-máx.) <i>Cattleya</i> n=60	Media \pm DE (min-máx.) <i>Broughtonia</i> n=30
I.E	4.84 \pm 1.32 (1.39-8.43)	7.6 \pm 1.41(4-11.2)	3.32 \pm 0.54 (2.23-4.65)
A. CE abax	1105.54 \pm 255.84 (432.11-2596.67)	712.91 \pm 190.55 (347.86-1203.02)	727.91 \pm 135.35 (461.01-1032.22)
A. CE adax	1604.54 \pm 800.77 (657.4 -13679.30)	3287.31 \pm 1996.68 (747.92-8740)	1017.59 \pm 240.91 (590.75-1459.25)
Ancho CE abax	32.57 \pm 7.29 (15.05-53.68)	33.56 \pm 6.86 (15.83- 48.22)	28.94 \pm 6.76 (15.56-43.52)
Alto CE abax	24.02 \pm 5.44 (11.04-44.04)	38.29 \pm 7.85 (21.18-56.33)	21.21 \pm 3.21 (14.54-27.09)
Ancho CE adax	29 \pm 6.23 (13.91-49.63)	23.83 \pm 6.28 (12-41.09)	25.78 \pm 3.92 (16.53-32.74)
Alto CE adax	23.88 \pm 4.92 (10.98-41.11)	28.18 \pm 10.39 (12.71-54.15)	17.91 \pm 3.77 (11.54-24.91)
GC Adax	7.33 \pm 3.54 (2.42-18.3)	13.73 \pm 5.20 (7.55-28.92)	13.63 \pm 3 (7.08-18.06)
GC Abax	7.65 \pm 3.35 (2.02-19.25)	19.71 \pm 3.15 (12.15-29.9)	12.13 \pm 2.15 (8.5-16.9)
GM	1328.13 \pm 462.70 (528.23-2172.13)	1678 \pm 164.66 (1216.17-1881.19)	1322.14 \pm 38.25 (1261.39-1445.29)
L. Células oclusivas	36.33 \pm 5.24 (23.72-54.37)	33.96 \pm 4.13 (22.86-42.14)	35.17 \pm 1.97 (31.09-39.17)

7.2.2 Normalidad (Shapiro -Wilk):

Para esta prueba se utilizaron los datos cuantitativos continuos y se encontró que, de estos caracteres, sólo el ancho de las células epidérmicas adaxiales y abaxiales presentan una distribución normal (Figura 22), mientras que los otros caracteres analizados no tienden a la normalidad (Tabla 10).

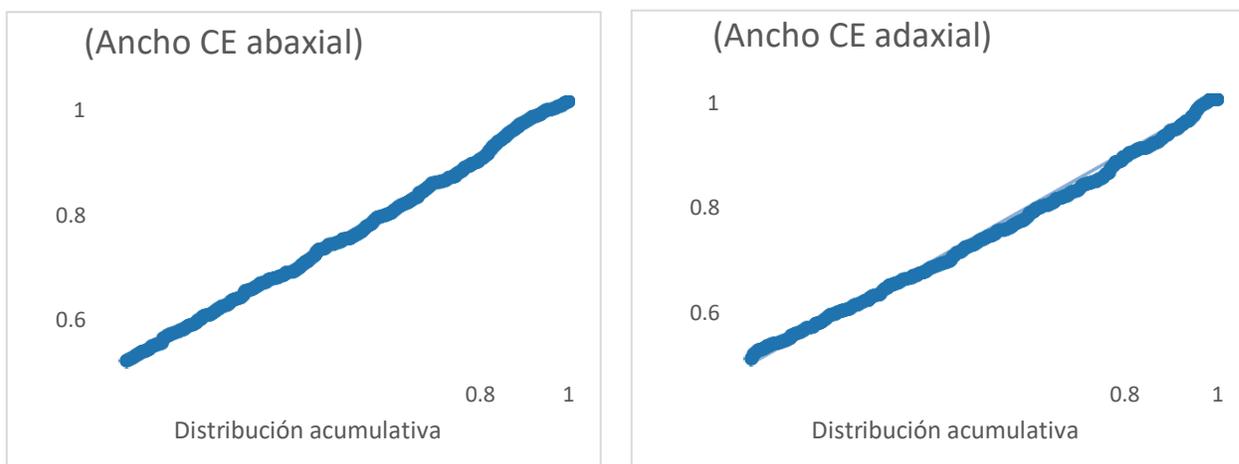


Figura 22. Gráficos de la distribución normal del ancho de las células epidérmicas abaxiales y adaxiales evaluados por especies.

Tabla 10. Prueba de Normalidad de los caracteres cuantitativos continuos de las 15 especies analizadas. Nota: Los caracteres con un valor de $P < 0.0001$ no presentan una distribución normal.

Carácter	Prueba de Normalidad
I. E	$P < 0.0001$
A. CE abax	$P < 0.0001$
A. CE adax	$P < 0.0001$
Ancho CE abax	0.1106
Alto CE abax	$P < 0.0001$
Ancho CE adax	0.0589
Alto CE adax	$P < 0.0001$
GC Adax	$P < 0.0001$
GC Abax	$P < 0.0001$
GM	$P < 0.0001$
L. Células oclusivas	$P < 0.0001$

7.2.3 Homocedasticidad de las varianzas Levene:

En cuanto a las varianzas de los datos cuantitativos continuos analizados, se encontró que la mayoría de los caracteres presenta diferencias entre sus varianzas, excepto por el ancho de las células epidérmicas adaxiales/abaxiales y el alto de las células epidérmicas abaxiales que no las presentan (Tabla 11).

Tabla 11. Prueba de Levene (Homocedasticidad de las varianzas), de los caracteres cuantitativos continuos de las 15 especies analizadas. Nota: Los caracteres con un valor de $P < 0.0001$, son aquellos que presentan al menos una de las varianzas diferente. Los caracteres resaltados en negritas no presentan diferencias en sus varianzas.

Carácter	Prueba de Levene
I. E	$P < 0.0001$
A. CE abax	$P < 0.0001$
A. CE adax	$P < 0.0001$
Ancho CE abax	0.2123
Alto CE abax	$P < 0.0001$
Ancho CE adax	0.0016
Alto CE adax	0.0006
GC Adax	$P < 0.0001$
GC Abax	$P < 0.0001$
GM	$P < 0.0001$
L. Células oclusivas	$P < 0.0001$

7.2.4 ANOVA y prueba Post Hoc de Dunnet:

Se elaboró un ANOVA de una vía con las 15 especies como factor y ($n=450$; Tabla 12); para conocer la variación de cada uno de los caracteres anatómicos cuantitativos continuos, gráficos de caja y bigote ejemplificando una comparación para cada una de las especies estudiadas (Figuras: 23-33).

Tabla 12. Análisis de varianza de una vía con las 15 especies como factor, de los caracteres anatómicos cuantitativos, $P < 0.05$, $g.l = 14$.

Carácter (Acrónimo)	F _{(14),450}	P
I. E	83.3	$P < 0.0001$
A. CE abax	191.7	$P < 0.0001$
A. CE adax	76.04	$P < 0.0001$
Ancho CE abax	35.3	$P < 0.0001$
Alto CE abax	13.83	$P < 0.0001$
Ancho CE adax	35.3	$P < 0.0001$
Alto CE adax	49.64	$P < 0.0001$
GC Adax	79.86	$P < 0.0001$
GC Abax	277.7	$P < 0.0001$
GM	1050	$P < 0.0001$
L. Células oclusivas	31.9	$P < 0.0001$

7.2.5 Gráficos de caja y bigote de caracteres anatómico-cuantitativos por especie

ÍNDICE ESTOMÁTICO

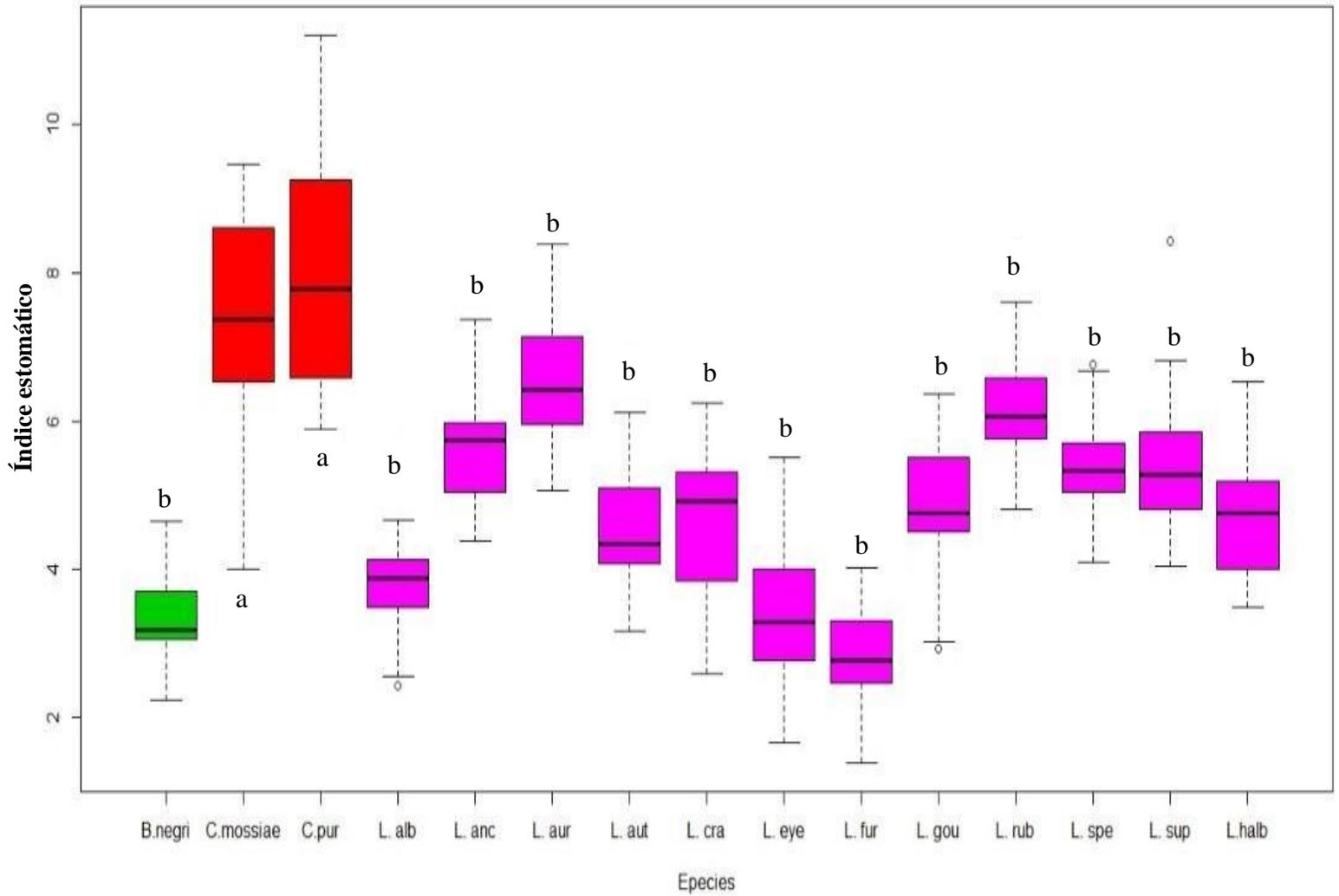


Figura 23. Gráfico de caja y bigotes del índice estomático evaluado por especie. Cada color identifica a los géneros: *Broughtonia* (Verde), *Cattleya* (Rojo) y *Laelia* (Rosa). Cada letra representa un grupo, de acuerdo con el análisis post hoc de Dunnett. **a**= (0: ≥ 7), **b**= (1: ≤ 7).

ÁREA DE CÉLULAS EPIDÉRMICAS ABAXIALES (μm^2)

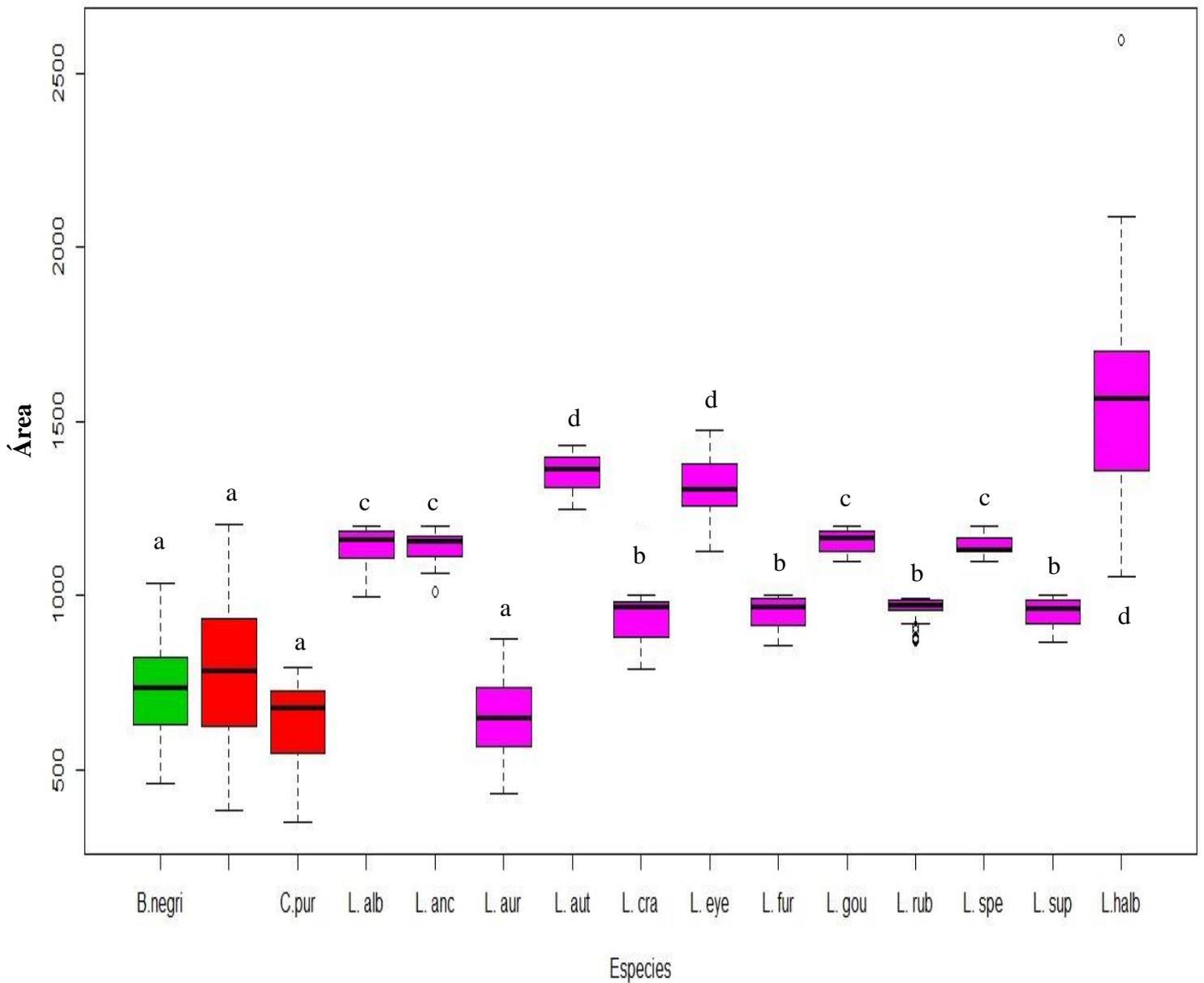


Figura 24. Gráfico de caja y bigotes del área de células epidérmicas abaxiales, evaluado por especie. Cada color identifica a los géneros: *Broughtonia* (Verde), *Cattleya* (Rojo) y *Laelia* (Rosa). Cada letra representa un grupo, de acuerdo con el análisis post hoc de Dunnett. a= (0: 600 a 800 μm^2), b= (1: 801 a 1000 μm^2), c= (1001 a 1200 μm^2), d= (1201 a 1400 μm^2).

ÁREA DE CÉLULAS EPIDÉRMICAS ADAXIALES (μm^2)

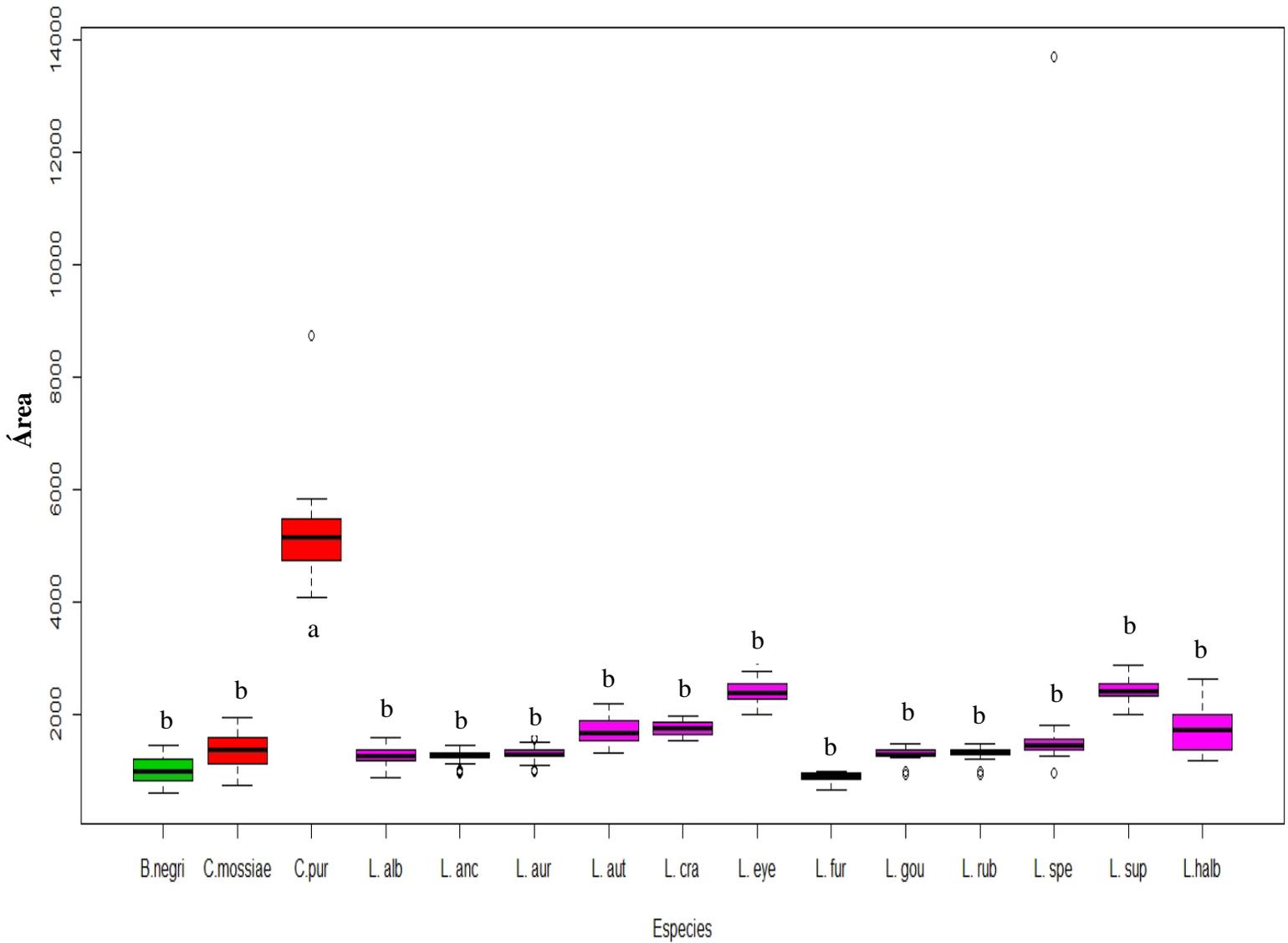


Figura 25. Gráfico de caja y bigotes del área de células epidérmicas adaxiales evaluado por especie. Cada color identifica a los géneros: *Broughtonia* (Verde), *Cattleya* (Rojo) y *Laelia* (Rosa). Cada letra representa un grupo, de acuerdo con el análisis post hoc de Dunnett. **a**= ($0: \geq 5000 \mu\text{m}^2$), **b**= ($1: \leq 5000 \mu\text{m}^2$).

ANCHO DE CÉLULAS EPIDÉRMICAS ABAXIALES (µm)

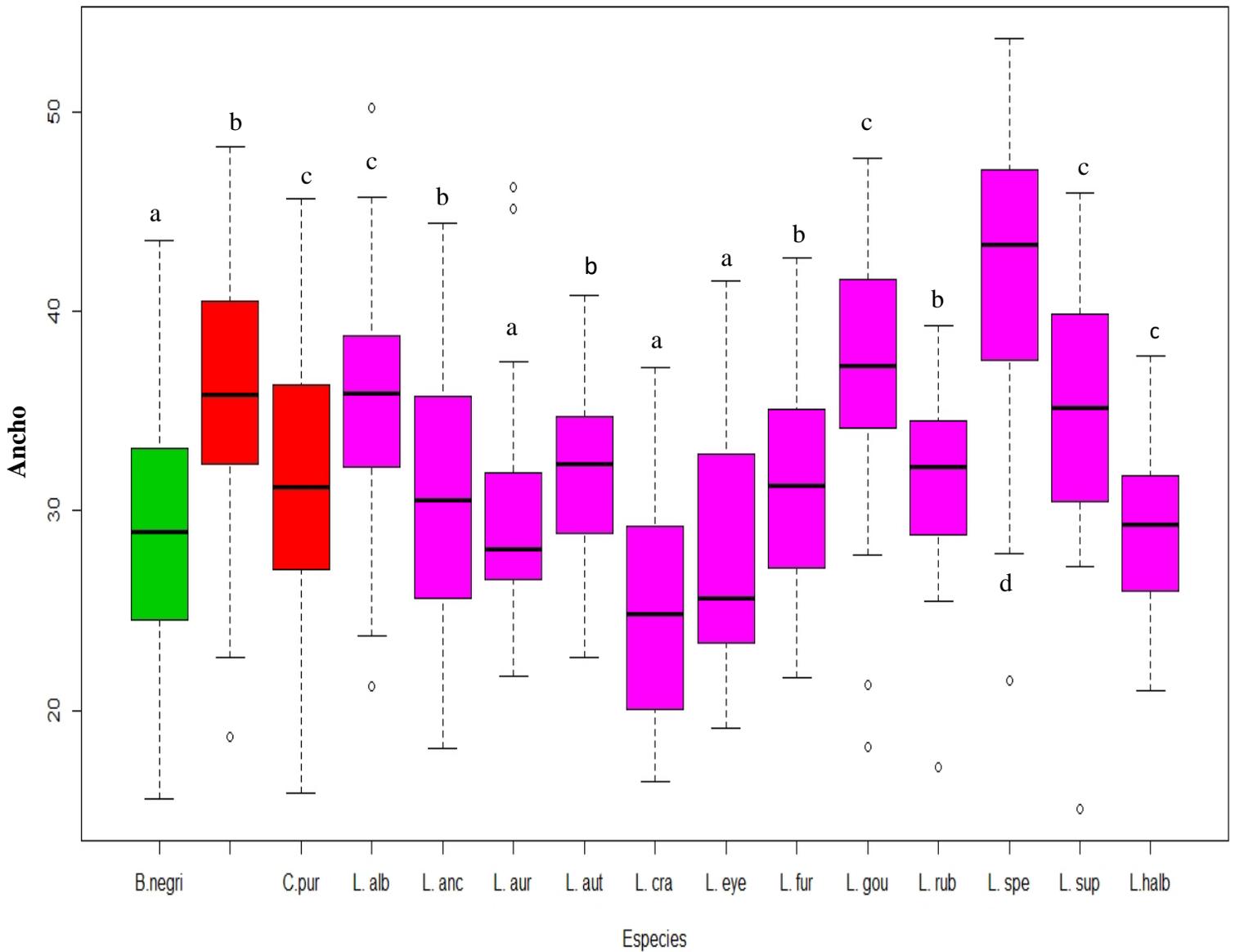


Figura 26. Gráfico de caja y bigotes del ancho de células epidérmicas abaxiales evaluado por especie. Cada color identifica a los géneros: *Broughtonia* (Verde), *Cattleya* (Rojo) y *Laelia* (Rosa). Cada letra representa un grupo, de acuerdo con el análisis post hoc de Dunnet. **a**= (0:25 a 29 µm), **b**= (1:29 a 33 µm), **c**= (2:33 a 37 µm), **d**= (3:37 a 41 µm).

ALTO DE CÉLULAS EPIDÉRMICAS ABAXIALES (µm)

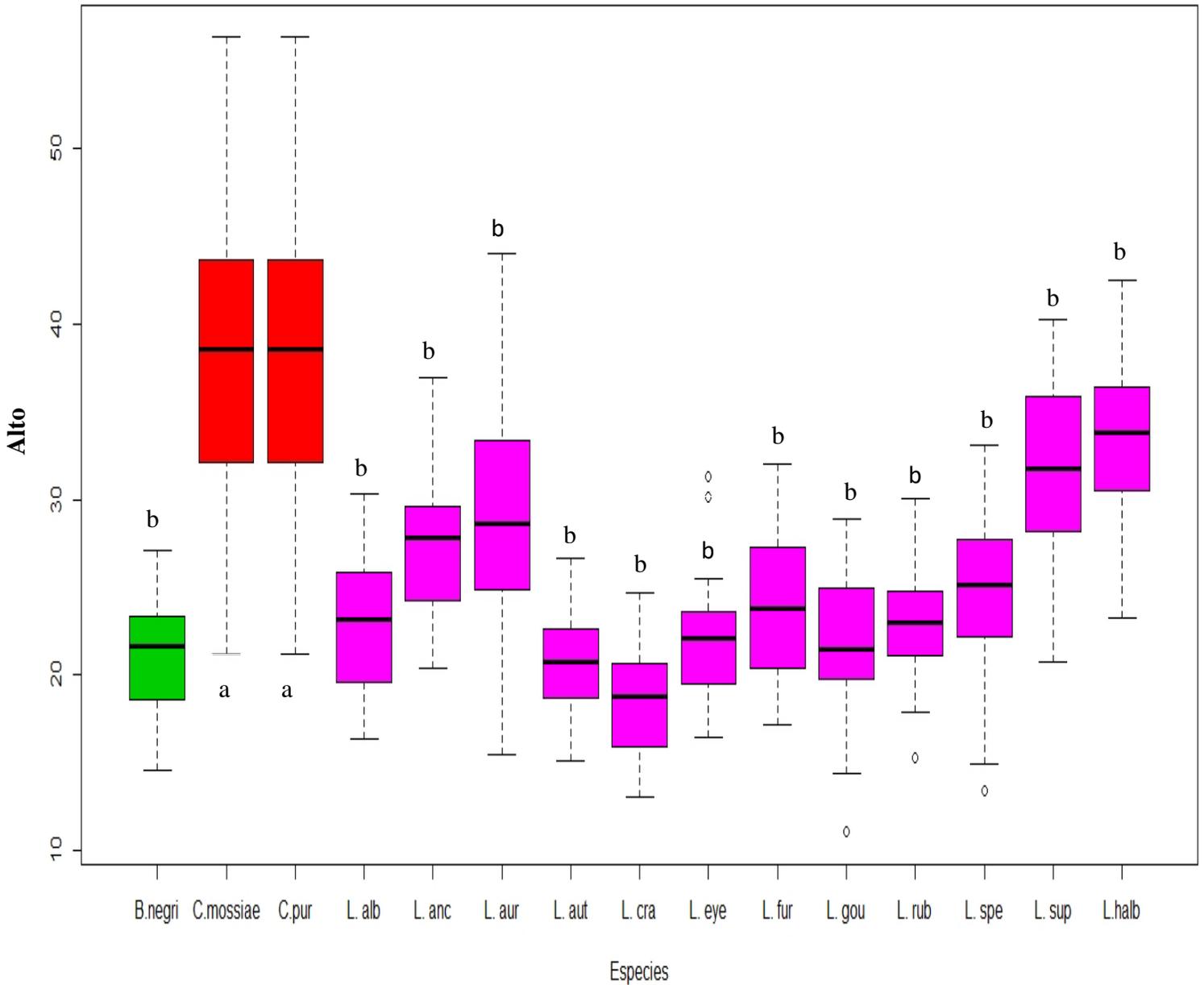


Figura 27. Gráfico de caja y bigotes del alto de células epidérmicas abaxiales evaluado por especie. Cada color identifica a los géneros: *Broughtonia* (Verde), *Cattleya* (Rojo) y *Laelia* (Rosa). Cada letra representa un grupo, de acuerdo con el análisis post hoc de Dunnet. **a**= (0: ≥ 30), **b**= (1: ≤ 30).

ANCHO DE CÉLULAS EPIDÉRMICAS ADAXIALES (μm)

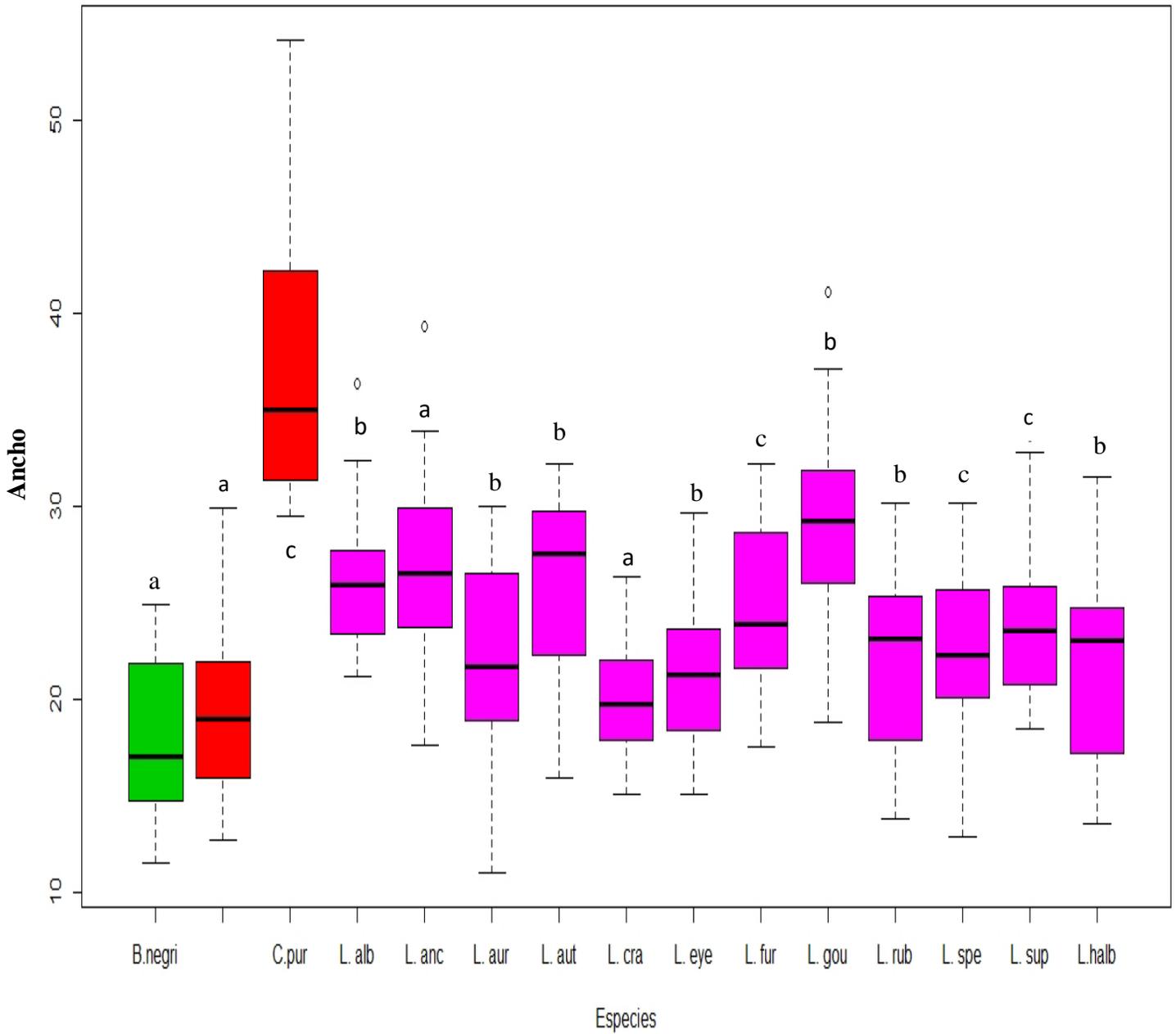


Figura 28. Gráfico de caja y bigotes del ancho de células epidérmicas adaxiales evaluado por especie. Cada color identifica a los géneros: *Broughtonia* (Verde), *Cattleya* (Rojo) y *Laelia* (Rosa). Cada letra representa un grupo, de acuerdo con el análisis post hoc de Dunnet. **a**= (0:23 a 27 μm), **b**= (1:28 a 31 μm), **c**= (2:32 a 35 μm).

ALTO DE CÉLULAS EPIDÉRMICAS ADAXIALES (μm)

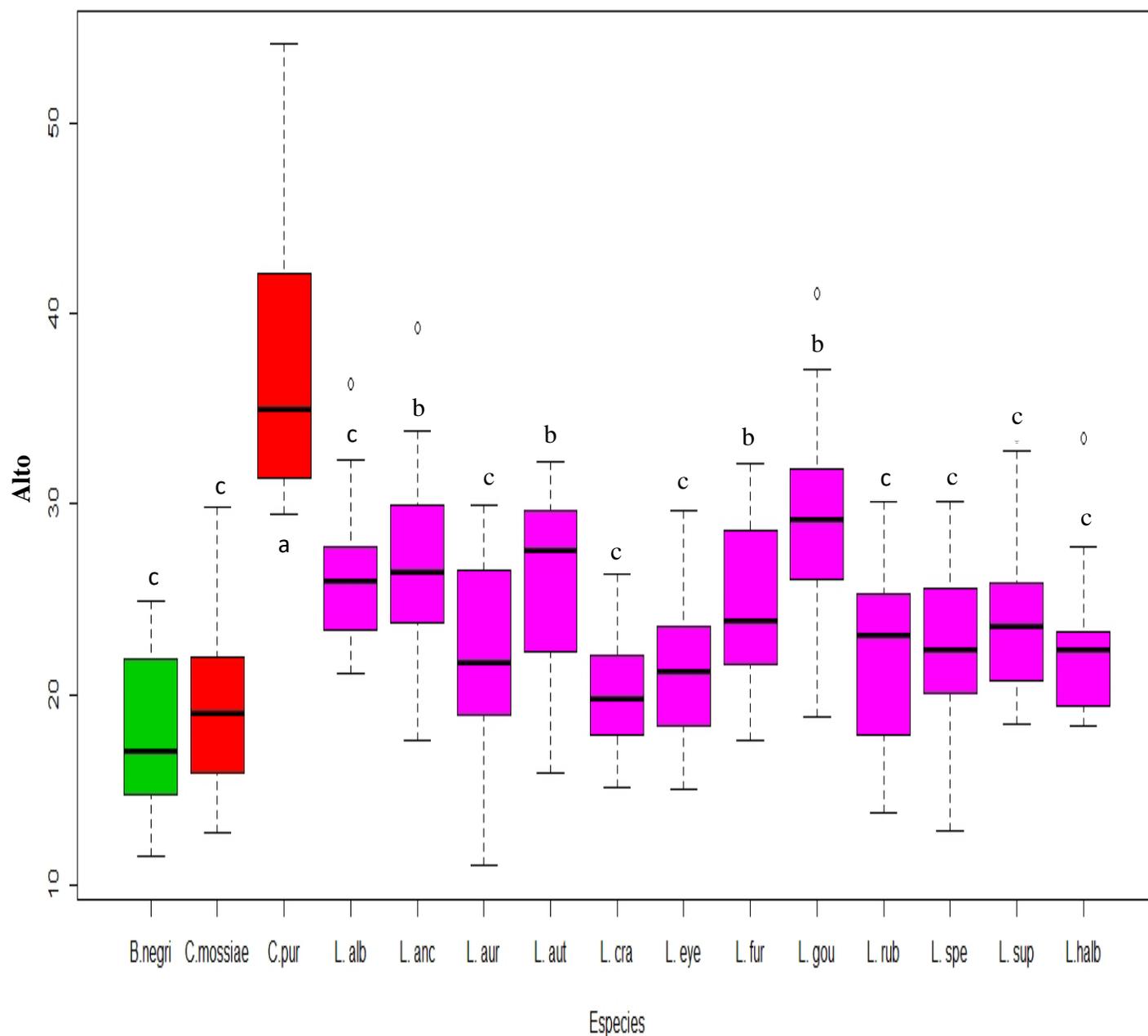


Figura 29. Gráfico de caja y bigotes del alto de células epidérmicas adaxiales evaluado por especie. Cada color identifica a los géneros: *Broughtonia* (Verde), *Cattleya* (Rojo) y *Laelia* (Rosa). Cada letra representa un grupo, de acuerdo con el análisis post hoc de Dunnet. **a**= (0:30 a 36 μm), **b**= (1:24 a 30 μm), **c**= (2:18 a 24 μm).

GROSOR DE CUTÍCULA ADAXIAL (μm)

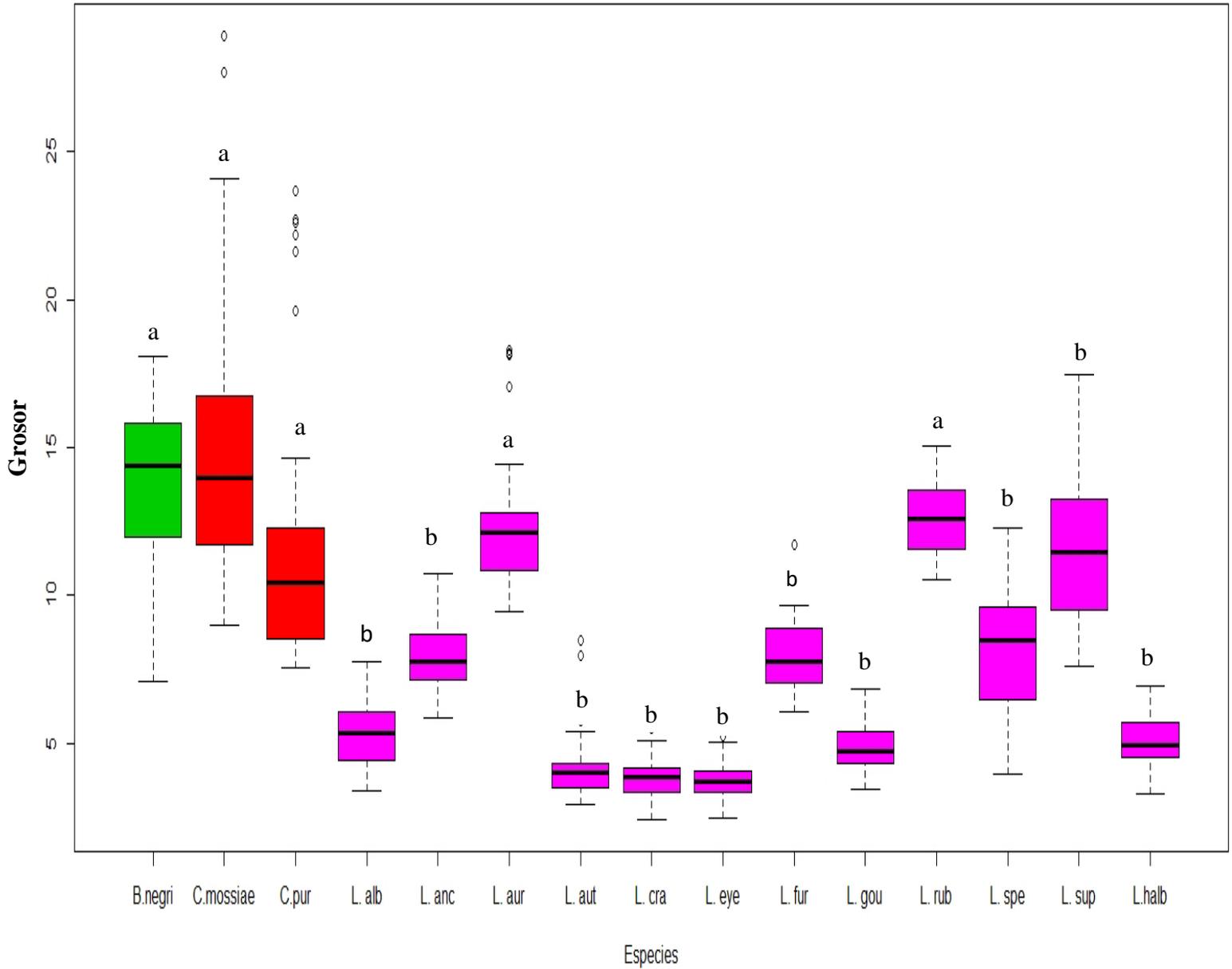


Figura 30. Gráfico de caja y bigotes del alto del grosor de la cutícula adaxial evaluado por especie. Cada color identifica a los géneros: *Broughtonia* (Verde), *Cattleya* (Rojo) y *Laelia* (Rosa). Cada letra representa un grupo, de acuerdo con el análisis post hoc de Dunnett. **a**= ($0: \geq 12 \mu\text{m}$), **b**= ($1: \leq 12 \mu\text{m}$).

GROSOR DE CUTÍCULA ABAXIAL (μm)

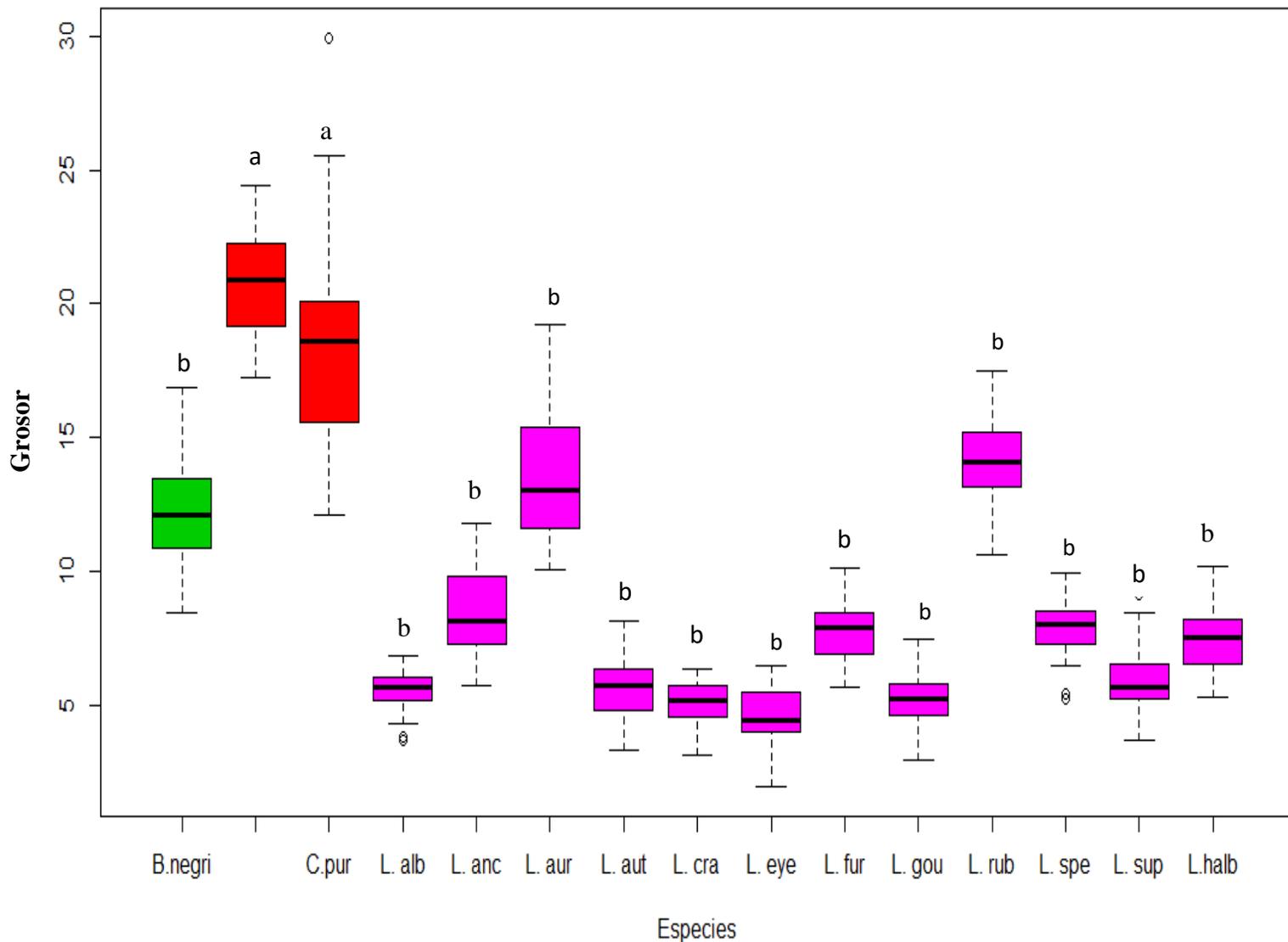


Figura 31. Gráfico de caja y bigotes del grosor de la cutícula abaxial evaluado por especie. Cada color identifica a los géneros: *Broughtonia* (Verde), *Cattleya* (Rojo) y *Laelia* (Rosa). Cada letra representa un grupo, de acuerdo con el análisis post hoc de Dunnet. **a**= (0: $\geq 18 \mu\text{m}$), **b**= (1: $\leq 18 \mu\text{m}$).

GROSOR DEL MESÓFILO (μm)

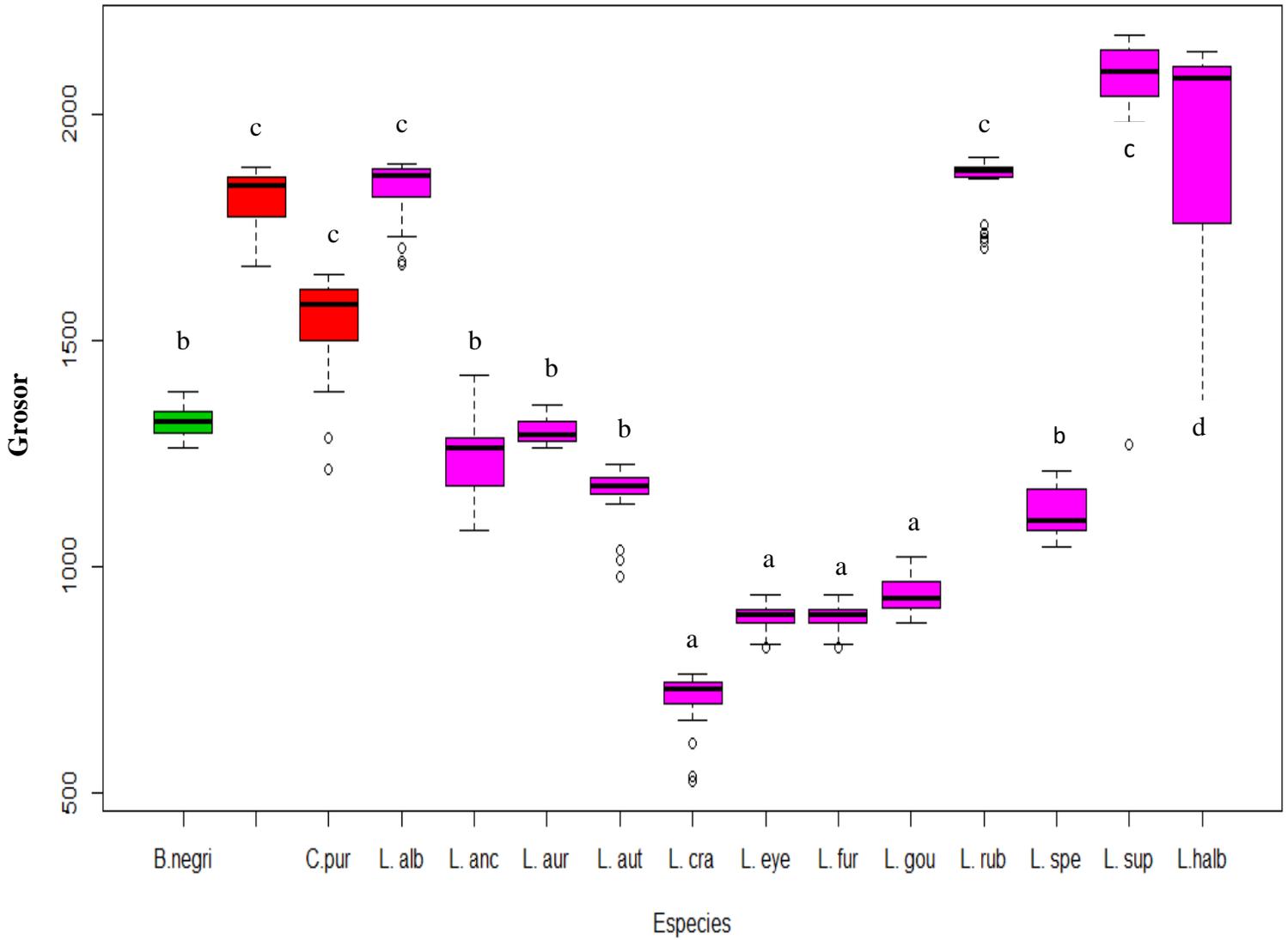


Figura 32. Gráfico de caja y bigotes del grosor del mesófilo evaluado por especie. Cada color identifica a los géneros: *Broughtonia* (Verde), *Cattleya* (Rojo) y *Laelia* (Rosa). Cada letra representa un grupo, de acuerdo con el análisis post hoc de Dunnet. **a**= (0:500 a1000 μm), **b**= (1:1001 a 1500 μm), **c**= (2:1501 a 2000 μm), **d**= (3:2001 a 2500 μm).

LARGO DE CELULAS OCLUSIVAS (μm)

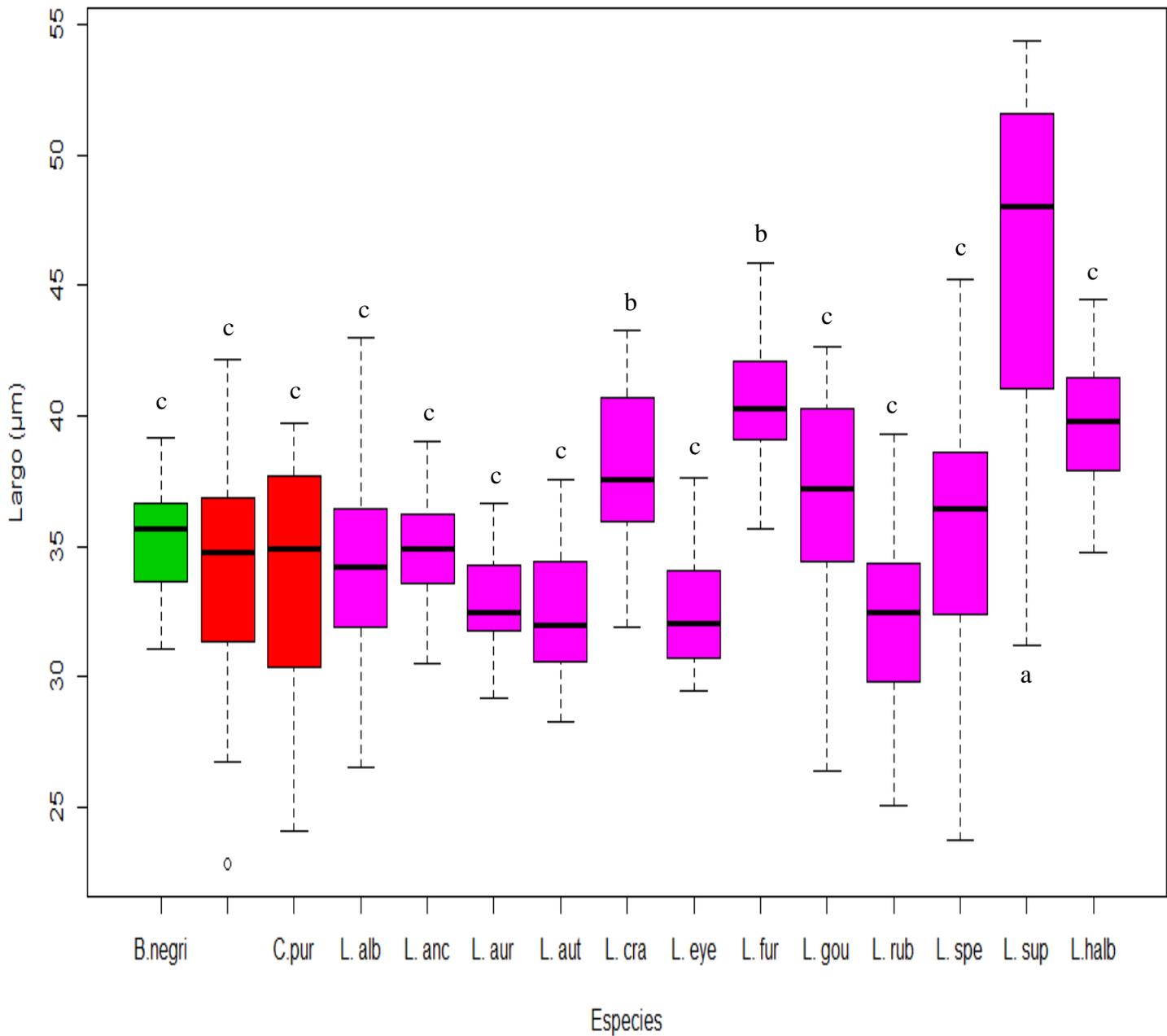


Figura 33. Diagrama de caja y bigotes del largo de células oclusivas evaluado por especie. Cada color identifica a los géneros: *Broughtonia* (Verde), *Cattleya* (Rojo) y *Laelia* (Rosa). Cada letra representa un grupo, de acuerdo con el análisis post hoc de Dunnet. **a**= ($0. \geq 45 \mu\text{m}$), **b**= ($1. 35 \text{ a } 40 \mu\text{m}$), **c**= ($2. \leq 35 \mu\text{m}$).

7.2.6 Análisis de correlación de variables cuantitativas continuas en el género *Laelia* en México

Se realizó un análisis de correlación de variables cuantitativas con la finalidad de conocer cómo se relacionan las variables entre sí; dentro del género *Laelia* en México (Figura 34), se encontraron correlaciones esperadas tales como el ancho y alto de las células epidérmicas adaxiales respectivamente ($r=1$), correlaciones positivas como en el caso del índice estomático con respecto al grosor de la cutícula abaxial ($r=0.7$), el grosor de la cutícula adaxial con respecto a la cutícula abaxial ($r=0.7$). En el caso de las correlaciones negativas se encontró el área de las células abaxiales con respecto al grosor de la cutícula adaxial ($r=-0.6$) y abaxial ($r=-0.8$), y también la correlación entre el área de las células epidérmicas abaxiales con el alto de las células epidérmicas abaxiales ($r=-0.4$). Para todos los casos el valor de la significancia es de ($P < 0.05$).

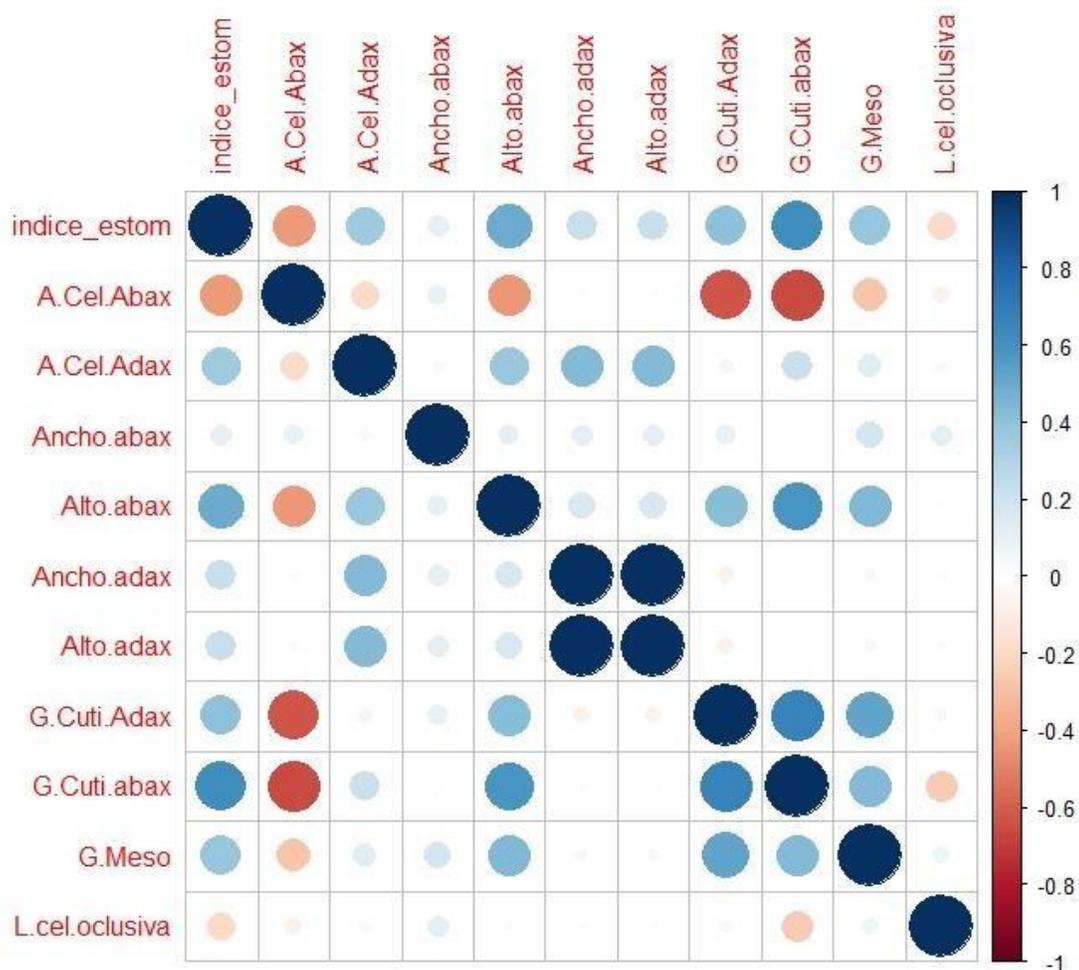


Figura 34. Gráfico de correlación de variables cuantitativas continuas para *Laelia*. Cada color identifica el tipo de correlación, la intensidad del color indica una mayor correlación: tonos fuertes, correlación cercana a 1, positiva (azul), correlación cercana a -1, negativa (rojo).

7.2.7 Análisis discriminante canónico (ADC), de caracteres anatómicos cuantitativos evaluados por especie:

El resultado de ADC nos muestra que las primeras tres funciones canónicas contribuyen con un 90% de la variación (Tabla 13). Los valores propios y los valores de correlación canónica son altos (**valores mayores a 1**), lo cual indica que los parámetros evaluados contribuyen con un gran peso en la discriminación de grupos y que los caracteres que presentan mayor peso son: El área de las células epidérmicas abaxiales (A. CE abax), el grosor de la cutícula abaxial (GC Abax) y el grosor del mesófilo (GM). Por otro lado, con valores menores a 1, podemos observar que el Alto de las células epidérmicas adaxiales (Alto CE Adax) y el Grosor de la cutícula adaxial (GC Adax) pueden ser también caracteres funcionales para la separación de los grupos. (Tabla 14).

Tabla 13. Resumen del análisis de discriminante canónico de 11 caracteres anatómicos cuantitativos por especie.

Función canónica	Valor propio	Porcentaje %	Porcentaje acumulado %	Correlación canónica
1	27.627	58.074	58.074	0.982
2	11.867	24.946	83.020	0.960
3	3.350	7.042	90.063	0.877

Tabla 14. Representatividad de los 11 caracteres anatómicos cuantitativos por especie en cada una de las dos primeras funciones del análisis discriminante canónico. En negritas los caracteres de mayor peso.

Carácter	Función canónica 1	Función canónica 2
I. E	0.490	-0.083
A. CE abax	-0.597	1.093
A. CE adax	0.175	-0.409
Ancho CE abax	0.023	-0.049
Alto CE abax	0.198	0.105
Ancho CE adax	-0.585	-0.593
Alto CE adax	0.671	0.529
GC Adax	0.608	-0.549
GC Abax	1.026	-2.027
GM	3.857	2.422
L.Células oclusivas	0.121	0.204

En la representación gráfica (Figura 35), podemos observar dos ejes principales: el eje canónico 1 (58.07 %) y el eje canónico 2 (25 %). En el eje canónico 1 del lado inferior derecho se encuentran las especies del género *Cattleya*, las cuales presentan un mesófilo muy grueso (1501 a 2000 μm) mientras que al lado izquierdo se encuentran las especies de *Laelia* con un menor grosor de mesófilo (500 a 1000 μm): *L. crawshayana*, *L. eyermaniana* y *L. gouldiana*. Por su parte en el eje canónico 2, se observa en la parte inferior al género *Cattleya*; que posee un área de células epidérmicas abaxiales menor (600 a 800 μm^2), en comparación de algunas especies del género *Laelia* en México que presentan una mayor área de células epidérmicas

abaxiales (800 a 1400 μm^2): *L. crawshayana*, *L. eyermaniana*, *L. gouldiana*, *L. furfuracea*, *L. speciosa* y *L. anceps*. En cuanto al grosor de la cutícula abaxial podemos apreciar en el eje canónico 2, al género *Cattleya* con mayor grosor de la cutícula abaxial ($\geq 18 \mu\text{m}$), y en el extremo superior medio a las especies mexicanas del género *Laelia* con una cutícula abaxial menor ($\leq 18 \mu\text{m}$). Por su parte *Broughtonia negrilensis* presenta área de células epidérmicas abaxiales de 600 a 800 μm^2 al igual que las especies de *Cattleya* y una cutícula abaxial menor ($\leq 18 \mu\text{m}$) como las especies mexicanas estudiadas del género *Laelia*. (Figura 35).

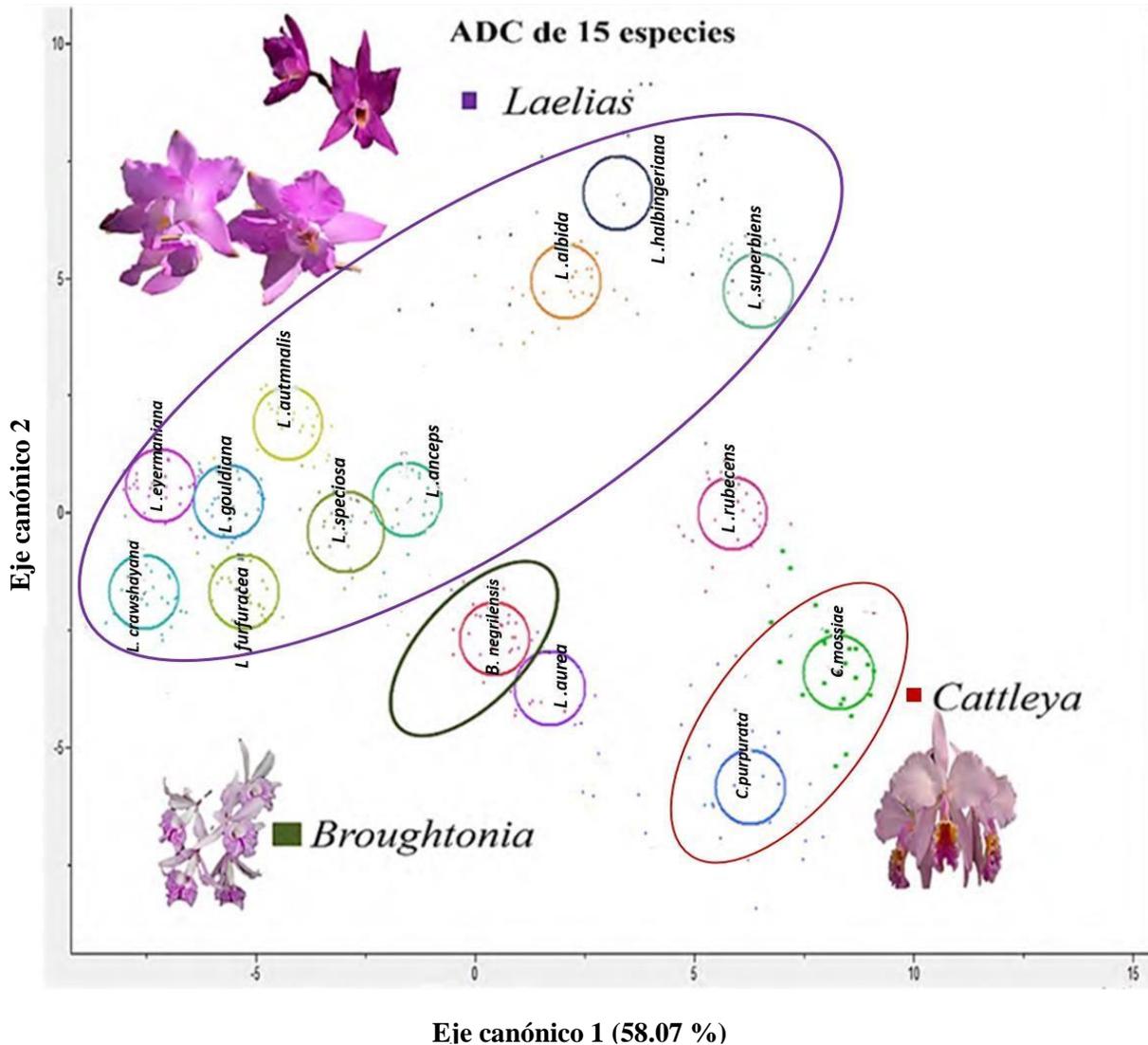


Figura 35. Análisis Discriminante Canónico (ADC), para las 15 especies estudiadas. Diagrama de dispersión de puntos en el espacio bidimensional del ADC con 11 caracteres anatómicos cuantitativos evaluados por especie (Eje canónico 1: 58.07 %), (Eje canónico 2: 25 %).

7.2.8 Análisis de conglomerados:

En resumen, para las 15 especies evaluadas los caracteres anatómicos de mayor peso resultado del análisis de discriminante canónico que son funcionales para la separación de grupos, son principalmente: el área de las células epidérmicas abaxiales (A. CE abax), el grosor de la cutícula abaxial (GC Abax) y el grosor del mesófilo (GM).

Finalmente, para tener un panorama completo de este estudio con todos los caracteres estructurales, se realizó un análisis de conglomerados con el coeficiente de Distancia Taxonómica y como algoritmo de agrupamiento el ligamiento promedio (UPGMA). Este análisis separó por un lado al grupo de *Laelias* de México (color rosado) y por otro lado a las especies de *Cattleya* (color rojo) (Fig. 36). Se encontró particularmente para las especies de *Laelias* mexicanas, que las especies que habitan en una determinada altitud comparten rasgos estructurales.

En el caso las orquídeas de distribución altitudinal de alta montaña (2000- 3000 m s.n.m.), que incluye a las especies: *Laelia albida*, *L. autumnalis*, *L. eyermaniana*, *L. furfuracea*, *L. gouldiana* y *L. speciosa*, excepto *L. crawshayana* y *L. anceps* que son de distribución altitudinal media pero no obstante comparten muchos rasgos estructurales con las especies de este grupo de alta montaña, se encontró que los caracteres anatómicos que comparten estas especies son: superficie cuticular estriada, cámara subestomática conspicua, paredes celulares de la hipodermis adaxial gruesas, distribución de los estratos de la hipodermis adaxial continuos, ausencia de células con engrosamientos secundarios en el mesófilo, cuatro tipos de haces vasculares en el mesófilo. Por su parte los caracteres morfológicos que presentan similitud para las *Laelias* de alta montaña son: hojas coriáceas carnosas y pseudobulbos sulcados, labelo glabro, brácteas del pedúnculo mucho más cortas que los internudos, el acomodo de las flores es sub-dístico, garganta del labelo sin una mancha marrón, superficie estigmática oculta por el rostelo, arreglo de las flores en un racimo laxo, proporción largo/ancho de la superficie estigmática <1,0 y polinios de forma triangular oblancoeados.

Las orquídeas de distribución altitudinal media (2000 m s.n.m.), que incluyen en este caso a *Laelia anceps*, *Laelia crawshayana*, *Laelia halbingeriana* y *Laelia superbians*, comparten los siguientes caracteres anatómicos: forma de las células epidérmicas adaxiales poligonal isodiamétrica, células oclusivas de posición semi hundidas, presenta de dos a cuatro estratos de haces de fibras extravasculares. Los caracteres morfológicos que se rescataron como importantes para las especies de elevación media son: hojas coriáceas carnosas y pseudobulbos sulcados y un carácter exclusivo es el labelo con líneas ramificadas de color púrpura en la garganta.

Las orquídeas de distribución altitudinal baja (500 m snm), que en este caso incluye a las especies *Laelia aurea* y *Laelia rubecens* mantienen similitud en los siguientes caracteres anatómicos: papilas epidérmicas presentes en la epidermis abaxial, desarrollo profundo de los rebordes cuticulares del estoma, la cámara subestomática es inconspicua, pared celular celulósica en la hipodermis abaxial en general gruesa, presencia de células con engrosamientos secundarios en el mesófilo, hipodermis de la región basal de un estrato y espacios aéreos presentes en la región basal de la hoja.

En cuanto a los caracteres morfológicos interesantes que pueden rescatarse para las orquídeas de tierras bajas son: hojas coriáceas cartáceas y pseudobulbos con forma discoide y más arrugados, estas especies presentan una hoja por pseudobulbo, labelo exclusivamente pubescente, la garganta del labelo tiene una mancha marrón, las brácteas florales tienen forma de escamas y la superficie estigmática no está oculta por el rostelo. En la siguiente tabla, podemos observar el resumen de los caracteres estructurales de acuerdo con la distribución altitudinal de las especies (Tabla 15).

Tabla 15. Caracteres estructurales de las especies de estudio de acuerdo con la distribución altitudinal.

Altitud	Especies	Caracteres anatómicos	Caracteres morfológicos
Alta montaña (2000- 3000 m s.n.m.)	<i>Laelia albida</i>	<ul style="list-style-type: none"> • Superficie cuticular estriada. • Cámara subestomática conspicua. • Hipodermis adaxial de la región media de un estrato. • Distribución de los estratos de la hipodermis adaxial continuos. • Paredes celulares de la hipodermis adaxial gruesas. • Ausencia de células con engrosamientos secundarios en el mesófilo. • Cuatro tipos de haces vasculares del mesófilo. 	<ul style="list-style-type: none"> • Hojas coriáceas carnosas • Acomodo de las flores es: Sub-dísticamente. • Arreglo de las flores: en un racimo laxo. • Brácteas del pedúnculo mucho más cortas que los internudos. • Forma de polinios: Triangular oblanceolados. • Garganta del labelo sin una mancha marrón. • Labelo glabro • Proporción largo/ancho de la superficie estigmática <1,0. • Superficie estigmática oculta por el rostelo.
	<i>Laelia autumanalís</i>		
	<i>Laelia eyermaniana</i>		
	<i>Laelia furfuracea</i>		
	<i>Laelia gouldiana</i>		
	<i>Laelia speciosa</i>		

<p>Altitud media 2000 m snm</p>	<ul style="list-style-type: none"> • <i>Laelia anceps</i> • <i>Laelia crawshayana</i> • <i>Laelia halbingeriana</i> • <i>Laelia superbiens</i> 	<ul style="list-style-type: none"> • Forma poligonal isodiamétrica de las células epidérmicas adaxiales. • Posición de las células oclusivas: semi hundidas • Dos a cuatro estratos de haces de fibras extravasculares. 	<ul style="list-style-type: none"> • Hojas coriáceas carnosas. • Pseudobulbos sulcados. • Labelo con líneas ramificadas de color púrpura en la garganta.
<p>Altitud baja 500 m snm</p>	<ul style="list-style-type: none"> • <i>Laelia aurea</i> • <i>Laelia rubecens</i> 	<ul style="list-style-type: none"> • Cámara subestomática inconspicua. • Desarrollo profundo de los rebordes cuticulares de la estoma. • Papilas exclusivamente epidérmicas. • Papilas presentes en la epidermis abaxial. • Tipo de pared celular de la hipodermis abaxial: celulósica. • Engrosamientos secundarios en el mesófilo • Hipodermis adaxial de la región basal de un estrato. • Espacios aéreos presentes en la región basal de la hoja. 	<ul style="list-style-type: none"> • Hojas coriáceas cartáceas • Una hoja por pseudobulbo. • Forma del pseudobulbo discoide. • Pseudobulbos más arrugados. • Brácteas florales como escamas. • Garganta del labelo con una mancha marrón. • Labelo pubescente. • Superficie estigmática no oculta por el rostelo.

Por su parte en cuanto a las especies del género *Cattleya* analizados que se encuentran en altitudes de 800 a 2000 m s.n.m. en el caso de *C. mossiae* y de 500 m s.n.m. para *C. purpurata* se identificaron caracteres anatómicos que pueden ser funcionales para distinguirlos del género *Laelia* en México ya que son exclusivos para las especies estudiadas del género, tales como: I.E (índice estomático >7), cutícula rugosa, forma de las células epidérmicas adaxiales y abaxiales oblonga. En cuanto a los morfológicos algunos de los cuales, importantes de mencionar son: hojas con proporciones mayores a 7.41 cm, pseudobulbos más arrugados al igual que las especies de *Laelia* de altitud baja. En contraste con las *Laelias* mexicanas los polinios inferiores se presentan en caudículas liguliformes (Tabla 16).

Tabla 16. Resumen de los caracteres estructurales de las dos especies de *Cattleya*.

Especies	Caracteres anatómicos	Caracteres morfológicos
<ul style="list-style-type: none"> • <i>Cattleya mossiae</i> • <i>Cattleya purpurata</i> 	<ul style="list-style-type: none"> • I.E índice estomático (>7). • Cutícula rugosa. • Forma oblonga de las células epidérmicas adaxiales y abaxiales. 	<ul style="list-style-type: none"> • Hojas con proporciones mayores a 7.41 cm. • Pseudobulbos más arrugados al igual que las especies mexicanas de <i>Laelia</i> de altitud baja. • Polinios inferiores, se presentan en caudículas liguliformes.

Análisis de conglomerados:

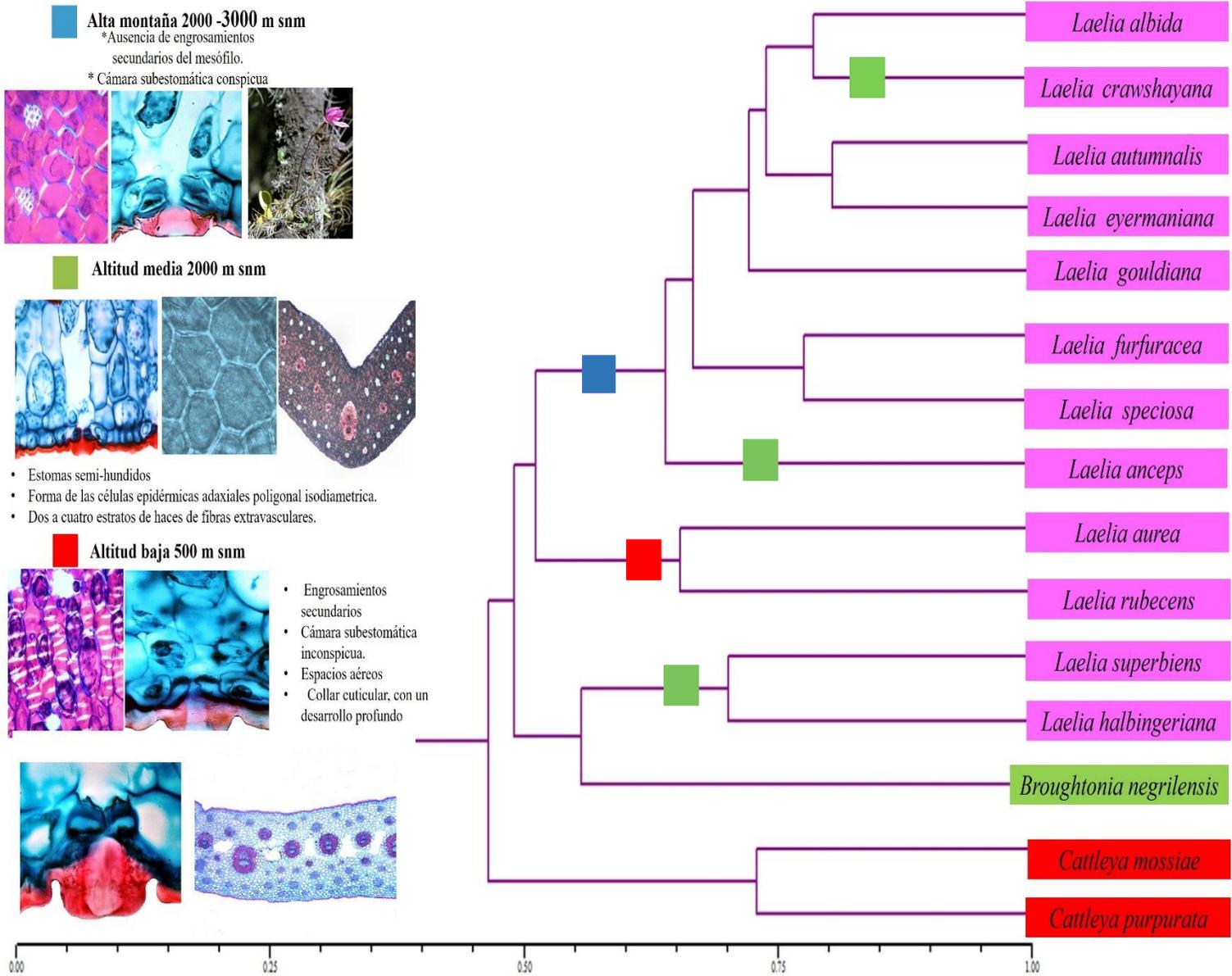


Fig.36. Fenograma de los 107 caracteres estructurales de las 15 especies evaluadas con el coeficiente de Distancia Taxonómica y el algoritmo de agrupamiento por ligamiento promedio (UPGMA). Nota: Los recuadros representan un intervalo de distribución altitudinal: azul (Alta montaña 2000-3000 msnm), verde (Altitud media 2000 msnm), rojo (Altitud baja 500 msnm). Los colores en las especies representan el mismo género: *Laelia* (rosado), *Broughtonia* (verde) y *Cattleya* (rojo).

VIII. Discusión

En esta tesis de investigación se estudiaron y describieron algunos caracteres estructurales de las especies del género *Laelia* en México. Caracteres anatómicos, que según Baker (1972), son relevantes para la subtribu Laeliinae y algunos morfológicos que Halbinger y Soto (1997), previamente pusieron a prueba para reconocer relaciones filogenéticas entre estas especies. Además, se sabe que el uso de caracteres anatómicos de orquídeas ha permitido dar un apoyo a las clasificaciones de géneros tales como: *Encyclia*, y de las especies como *E. secundum* Jacq., perteneciente a la subtribu Laeliinae (Oliveira y Sajo, 1999).

En estudios anteriores se menciona la relevancia de las relaciones taxonómicas que existen entre algunas especies de la Subtribu Laeliinae, basados en su morfología vegetativa y floral (Dressler 1961). Así también se ha planteado la importancia de estudios para delimitar especies en un reciente estudio filogenético, que retoma datos morfológicos y moleculares sobre algunas especies de orquídeas brasileñas del género *Epidendrum* (Pessoa *et al* , 2020). Stern & Carlsward (2009), señalaron que los estudios anatómicos exhaustivos en la subtribu Laeliinae han sido escasos y que particularmente, la anatomía vegetal es importante para entender las relaciones de las especies en conjunto con su morfología. Baker (1972), caracterizó detalladamente la morfología y anatomía foliar de 36 géneros y 79 taxones de las Laeliinae. Es relevante mencionar que anteriormente, no se había realizado un estudio donde se integren los caracteres anatómicos y morfológicos con el fin de ser analizados desde la perspectiva de las relaciones de similitud y de la distribución altitudinal presente en las especies del género *Laelia* en México que además aporte en el futuro su entendimiento a nivel sistemático y las adaptaciones ecológicas.

La importancia de los resultados obtenidos radica en que el presente trabajo de investigación es la primera aportación, sobre la relación que existe entre el grosor de la cutícula y el ambiente en las especies de *Laelias* mexicanas. Particularmente las especies del género *Laelia* en México, que habitan en ambientes más xéricos presentan cutículas más engrosadas como un mecanismo de tolerancia a la sequía como se ha reportado para otras especies de orquídeas pertenecientes a ambientes xeromórficos (Sinclair, 1987)

En el trabajo de Baker (1972), se reporta la presencia de una cutícula adaxial y abaxial con ornamentaciones en géneros pertenecientes a la subtribu Laeliinae, tales como: *Cattleya* y *Schomburgkia*, pero no se mencionan datos cuantitativos de su grosor; en este trabajo de investigación se encontró en las *Laelias* mexicanas, la presencia de una cutícula adaxial estriada con un grosor de 5 a 11 μm ($<12 \mu\text{m}$), a excepción de *L. rubescens* que es $>12 \mu\text{m}$, y una cutícula abaxial de 5 a 14 μm ($<18 \mu\text{m}$). Los caracteres presentes como las ornamentaciones en la cutícula de las especies de *Laelias* mexicanas estudiadas, coinciden con las características señaladas por Baker (1972), en lo que se refiere a la presencia de una cutícula de lisa a granular. La mayoría de las especies de *Laelias* mexicanas presentan una cutícula estriada.

Algunos autores mencionan que el patrón de grosor de la cutícula es determinado por la exposición al sol, siendo que las hojas más expuestas tienden a exhibir una cutícula más gruesa en ambas caras (Esau 1965, y Withner *et al.*, 1974). Esta condición se constató, ya que las especies de *Laelias* mexicanas estudiadas que crecen en hábitats más secos presentaron las cutículas más gruesas.

De manera general para las especies de la subtribu Laeliinae, la forma de las células es poligonal isodiamétrica y su distribución es en hileras (Baker, 1972). En el caso de las *Laelias* mexicanas se encontró que presentan células epidérmicas adaxiales y abaxiales generalmente de forma poligonal isodiamétricas, no obstante *L. eyermaniana*, *L. rubescens* y *L. superbiens* presentan células que son poligonales alargadas y las células epidérmicas adaxiales y abaxiales se distribuyen de forma alterna y en hileras en especies como: *L. gouldiana*, *L. rubescens* y *L. halbingeriana*.

Uno de los caracteres que no se toma en cuenta en estudios anteriores y se realizó para este estudio de forma cuantitativa, es el área de las células epidérmicas abaxiales y adaxiales. En las *Laelias* mexicanas se encontró que el área de las células epidérmicas es un carácter que ayuda a diferenciar a las especies mexicanas del género *Laelia* de otras especies por ejemplo del género *Cattleya*. En las *Laelias* mexicanas, el área de células epidérmicas adaxiales es $< 5000 \mu\text{m}^2$ y el de las abaxiales es de 801 a $1400 \mu\text{m}^2$, a excepción de *L. aurea* donde es de 600 a $800 \mu\text{m}^2$, mientras que por ejemplo en el caso de *Cattleya purpurata* el área de las células epidérmicas adaxiales es $> 5000 \mu\text{m}^2$. El área de las células epidérmicas abaxiales en ambas especies del género *Cattleya* resulta ser menor a todas las especies de *Laelias* mexicanas con un valor de 600 a $800 \mu\text{m}^2$. De acuerdo con estos resultados, podemos proponer que el tamaño de las células epidérmicas adaxiales es un carácter que apoya a distinguir las *Laelias* de *Cattleya*.

Baker en 1972, menciona la presencia de estomas únicamente en la superficie abaxial de las hojas para todas las especies de la subtribu Laeliinae y que además su distribución es en hileras, como en el caso de especies del género *Jacquiiniella*. Para este estudio, se observó que efectivamente los estomas sólo se presentan en la epidermis abaxial y distribuidos en hileras, excepto en *L. albida*, *L. autumnalis*, *L. furfuracea*, *L. superbiens* y *L. halbingeriana* que tienen una distribución alterna. Baker (1972), plantea de manera general que las células epidérmicas adaxiales, son ligeramente más grandes que las abaxiales, en este estudio se encontró una gran variabilidad de tamaños entre las especies.

En estudios previos se ha explorado la descripción de la epidermis en secciones transversales algunas especies dentro la Subtribu Laeliinae particularmente del género *Brassavola* (Savelli y Jáuregui, 2011), sin embargo no se había reportado el tamaño (alto/ ancho) de las células epidérmicas abaxiales y adaxiales. En vista transversal, el alto y ancho de las células epidérmicas es muy variable dentro de las *Laelias* mexicanas, las células epidérmicas adaxiales generalmente tienen un alto de: 18 a $24 \mu\text{m}$ y el ancho aún es más variable el cual puede ser de: 28 a $31 \mu\text{m}$, excepto en *L. anceps* y en *L. crawshayana* de 23 a $27 \mu\text{m}$, mientras que en *L. furfuracea*, *L. speciosa* y *L. superbiens* es de 32 a $35 \mu\text{m}$. Mientras que las células epidérmicas abaxiales son, ligeramente más grandes que las células epidérmicas adaxiales ya que tienen un alto un poco menor a: $30 \mu\text{m}$, y el ancho es de 25 a $37 \mu\text{m}$, excepto en *L. speciosa* que es de 38 a $41 \mu\text{m}$.

Las especies pueden desarrollar epidermis con apéndices epidérmicos, que en sección transversal resultan ser proyecciones o excrecencias de la membrana de las células epidérmicas de diversos tamaños; en términos generales son conocidas como tricomas o papilas. Aquellas proyecciones cortas, cuya base es más ancha que su altura y donde su extremo distal es obtuso, suelen conocerse como papilas (Koch *et al.*, 2009).

Los tricomas que son las formas más comunes de excrecencias epidérmicas (Sandoval *et al.*, 2010 a) , muchas veces especializados en la absorción de agua y nutrimentos (Benzing, 1990), se han reportado en algunas especies dentro de la Subtribu Laeliinae como unicelulares, lisos, cónicos (Savelli y Jáuregui, 2011). Además estudios previos (Baker, 1972), mencionan la presencia de tricomas excepcionalmente en algunas especies brasileñas de la subtribu Laeliinae tales como *Laelia perrini* (Lindl.). Bateman y además se resalta la importancia de la utilidad taxonómica de la presencia de tricomas para distinguir a la subtribu Laeliinae de otras subtribus de orquídeas. En las Laelias mexicanas se encontró la presencia de tricomas unicelulares, no glandulares en los márgenes de la superficie de la epidermis adaxial, excepto en *L. albida*, *L. crawshayana*, *L. eyermaniana* y *L. halbingeriana*. Para este carácter sólo se registró presencia o ausencia a partir de la observación de las células del pie del tricoma, por lo que habría que explorar a través de secciones transversales a nivel del margen, un mayor número de muestras, particularmente de las especies donde no se observaron tricomas. Los tricomas son además, un carácter anatómico interesante para analizar la adaptación de especies epífitas al cambio climático como se ha reportado en algunas especies de bromeliáceas epífitas (Cach- Pérez *et al.*, 2014). Un tema que necesita ser ampliamente desarrollado y aplicado a las estrategias de conservación de la familia Orchidaceae.

Las ornamentaciones tales como las papilas, se presentan de manera regular en la epidermis abaxial y estas son de naturaleza cuticular, los anteriores se mencionan como caracteres importantes en la mayoría de las especies de la subtribu Laeliinae (Baker, 1972). Por su parte, Sandoval- Zapotitla *et al.*, (2003), mencionaron que la presencia de micropapilas como ornamentaciones epidérmicas, facilita una mejor captación de luz por diferentes ángulos oblicuos. Asimismo, pueden actuar en la regulación de la cantidad de luz incidente y evitan que se calienten los tejidos subyacentes y se dañen los estomas u otras células en la lámina (Lindorf *et al.*, 1991, Koch *et al.*, 2009).

Dentro de las Laelias de México se pueden identificar tres agrupaciones a partir de su distribución altitudinal: las especies que habitan en alta montaña (más de 2000 m s.n.m.): *L. albida*, *L. autumnalis*, *L. eyermaniana*, *L. furfuracea*, *L. gouldiana* y *L. speciosa*; en elevación media (de 600 a 2000 m s.n.m.): *L. anceps*, *L. crawshayana*, *L. superbiens* y *L. halbingeriana* y en tierras bajas (500 m s.n.m.): *Laelia rubescens* y su especie hermana, *Laelia aurea*, quienes habitan, por lo general en bosques caducifolios tropicales y bosques cálidos de encino (Halbinger y Soto en 1997). En este trabajo se identifican algunos caracteres estructurales importantes para las especies y su distribución altitudinal, que ayudan a entender ciertas ventajas adaptativas.

En las especies de *Laelias* mexicanas, se presentan papilas en la epidermis abaxial, excepto en *L. albida*, *L. eyermaniana*, *L. furfuracea* y *L. halbingeriana*. Estas papilas generalmente son epidérmicas excepto en *L. anceps* y *L. speciosa* las cuales son cuticulares. Cabe señalar que excepto *L. halbingeriana* todas ellas habitan en tierras altas, por lo que la presencia de papila pudiera ser una ventaja adaptativa en la eficiencia de captura de luz en sitios con baja intensidad luminosa como suelen ser los bosques de pino-encino donde habitan estas especies. Las especies de *Laelias* mexicanas, que presentan papilas pueden tener una posible ventaja adaptativa en los ambientes, ya que factores tales como la radiación solar son una importante presión para la supervivencia de las especies. En este aspecto; las papilas pueden ser funcionales, ya sea de protección a los estomas (Lindorf *et al.*, 1991), captación de luz por distintos ángulos oblicuos (Sandoval- Zapotitla *et al.*, 2003) o bien efectivos en bloquear la alta radiación solar (Dickison, 2000).

El largo de las células oclusivas para la subtribu *Laeliinae* en promedio es de 20 a 55 μm (Baker, 1972), en este trabajo se encontró que para las especies de *Laelias* mexicanas, es de 30 a 45 μm , intervalo que se ubica dentro de los valores reportados para la subtribu. Se ha reportado que la longitud de las células oclusivas está asociada a la tolerancia al estrés hídrico (Aasaman *et al.*, 2001). Existe una tendencia para este carácter, ya que las especies de *Laelias* mexicanas de altitudes bajas, presentan un largo de células oclusivas menor a 35 μm en contraste con las otras especies de alta montaña cuyo valor es de: 30 a 45 μm , en donde debido a las condiciones de humedad y precipitación constante las hojas no sufren una pérdida de agua considerable. Lo anterior, nos habla de un posible mecanismo de tolerancia al déficit de agua, particularmente de sequía presentes en los ambientes xéricos comunes en las tierras bajas (Benzing, 1990).

La cámara subestomática, se mencionan como un carácter variable en *Laeliinae*, pero en general inconspicua (Baker, 1972). No obstante, en las *Laelias* de México se encontró que la cámara subestomática es conspicua, con excepción de *L. aurea*, *L. rubescens* y *L. halbingeriana* que es inconspicua, parece haber una correlación entre esta condición y el hábitat ya que, a diferencia del resto de las especies analizadas, estas últimas orquídeas con excepción de *L. halbingeriana*, crecen en tierras bajas (500 m snm), y la cámara subestomática cumple la principal función de almacenar agua, a su vez los estomas pueden estar hundidos evitando de esta manera, la pérdida excesiva de agua en ambientes xéricos (Benzing, 1990).

La posición de los estomas respecto al resto de la epidermis en la subtribu *Laeliinae* es un carácter que no se estudió anteriormente por Baker (*op. cit.*). Esau (1965), menciona que los estomas pueden encontrarse al mismo nivel, hundidos o elevados con respecto a las restantes células epidérmicas. En este trabajo se encontró que los estomas para las especies de *Laelias* mexicanas, generalmente se caracterizaron como semi-hundidos, con excepción de *L. autumnalis*, *L. eyermaniana*, *L. furfuracea* y *L. speciosa* que están a nivel de la epidermis y en *L. aurea* que están hundidos. Se ha reportado, para otras especies de orquídeas que caracteres anatómicos como la posición de los estomas con respecto a la epidermis tiene una relación con el intercambio gaseoso y también con las condiciones ambientales en donde se desarrollan las plantas (Reyes-López *et al.*, 2015). Además, las plantas pueden ser tolerantes

en condiciones de sequía, ya que previenen el daño por déficit hídrico durante la sequía, mediante estrategias fisiológicas y características morfo-anatómicas (Smirnoff, 1993).

En el caso de *L. aurea* que habita en tierras bajas y presenta estomas hundidos, puede explicarse como una ventaja adaptativa para evitar la pérdida excesiva de agua por evapotranspiración en las hojas.

De acuerdo con Wilkinson (1979), el índice estomático representa un valor diagnóstico para las láminas foliares, que sirve para expresar el número de estomas por superficie foliar independientemente del tamaño de las células epidérmicas y puede estar influenciado por las condiciones ambientales y nutricionales. Lindorff *et al.* (1986) y Medina (1986) mencionan que no solamente las condiciones ambientales influyen en los valores de índice estomático, sino que también varía de acuerdo con la delimitación taxonómica de las plantas. En las *Laelias* mexicanas, el índice estomático es < 7 , este es un carácter útil para diferenciarlas de las especies de otros géneros estudiados tales como *Cattleya* donde el índice estomático es mayor a 7.

El número de estratos en la hipodermis es un carácter que en la subtribu Laeliinae generalmente se presenta en tres estados: 1) Un estrato de células, 2) Dos a tres estratos de células, 3) Tres o más estratos de células: como se reporta para algunas especies de *Cattleya* (Baker, 1972). Madisson (1977), consideró que la hipodermis es la estructura más común para el almacenamiento foliar de agua, estando presente en varias familias de epífitas. En las *Laelias* mexicanas la hipodermis se encuentra en ambas superficies, generalmente en un estrato, con excepción de *L. speciosa* que únicamente se presenta en la superficie adaxial y *L. superbiens* que presenta dos estratos de células, en esta misma superficie. Particularmente ambas especies: *Laelia speciosa* y *Laelia superbiens* viven en encinares con ambientes cálido-húmedos, las orquídeas se desarrollan y presentan adaptaciones para obtener y conservar el agua (Halbinger y Soto, 1997). En este caso la presencia de hipodermis resulta ser un carácter interesante para considerar en futuros trabajos filogenéticos por su valor taxonómico dentro de la Subtribu Laeliinae.

Baker (1972), menciona que la forma de las células de la hipodermis en Laeliinae es similar a las células epidérmicas, pero un poco más alargadas y transversalmente orientadas donde la distribución de los estratos celulares es continua, también menciona que la función de estas células es de protección contra daños mecánicos y patógenos. En este estudio se encontró que la forma de las células de la hipodermis adaxial en general es oblonga, excepto por *L. rubescens* que presenta células de forma poligonal alargada y *L. speciosa* con células poligonales isodiamétricas.

La forma de las células de la hipodermis abaxial es poligonal isodiamétrica, excepto en el caso de *L. anceps*, *L. superbiens* y *L. halbingeriana* que son oblongas y *L. rubescens* que presenta células con forma poligonal alargada, la distribución de los estratos de la hipodermis adaxial para todas las especies es continuo, en cuanto a la distribución de los abaxial generalmente es continua, excepto en *L. crawshayana*, *L. aurea*, *L. anceps*, *L. eyermaniana* y *L. speciosa* que es discontinua, por lo cual este trabajo enriquece las observaciones que se han realizado en torno a la forma de las células de la hipodermis en, y la distribución de los estratos en la subtribu Laeliinae y se puede considerar para entender la relación de las adaptaciones a nivel ambiental de especies que habitan en ambientes xéricos, ya que es se

ha hablado de la importancia particularmente de la hipodermis adaxial como estabilizadora de la fotosíntesis a través del incremento de la capacidad fotosintética durante la sequía (Benzing,1990).

En la subtribu Laeliinae generalmente, el grosor de las paredes de las células hipodérmicas tanto en la superficie adaxial como abaxial puede ser más gruesa en general y el tipo de pared es celulósica (Baker, 1972). Sin embargo, para el caso de las Laelias de México se encontró que el grosor de las paredes celulares adaxial/abaxial es variable, mientras que el tipo de pared en ambos extremos es similar a lo reportado por Baker (1972), excepto en *L. superbiens* y *L. halbingeriana* que es lignificada.

De acuerdo con Dickinson (2000), el desarrollo de las paredes lignificadas en las células de la epidermis, de la hipodermis o del mesófilo confieren un soporte mecánico interno en las plantas vasculares. En el caso de las especies de Laelias mexicanas que tuvieron una pared lignificada: *L. superbiens* y *L. halbingeriana* puede deberse a que estas orquídeas requieren de un mayor soporte mecánico y hojas rígidas para proteger la integridad física de las estructuras internas de la planta, debido a que las condiciones ambientales en las que habitan son principalmente sobre encinares caducifolios relativamente húmedos a altitudes medias 600 a 2000 m snm en bosques tropicales semidecíduos, con constantes precipitaciones y fuertes vientos (Halbinger y Soto, 1997).

En el caso del resto de las especies de Laelias mexicanas, que presentaron paredes celulósicas gruesas en general corresponde a lo que se ha reportado para Laeliinae (Baker, 1972) y como adaptaciones al estrés hídrico (Benzing,1990). Esta condición de paredes celulósicas gruesas tiene la ventaja de tener la función de almacenar agua y presentar una disposición interna inmediata de agua para las plantas que habitan ambientes xéricos; en contraste con las paredes lignificadas que son hidrofóbicas, pero con gran resistencia mecánica de los tejidos (Barros *et al*, 2015).

En el trabajo de Baker en 1972, se hace la descripción de la anatomía foliar de algunas especies de la Subtribu Laeliinae pero no se incluye una descripción detallada, para conocer si existe la presencia de una hipodermis en la región basal de las hojas. Por lo cual, este trabajo es una aportación para la anatomía foliar de la región basal de las Laelias mexicanas, en donde se encontró que la hipodermis está presente en todas las especies, ubicada en ambos extremos (adaxial/abaxial), con excepción de *L. eyermaniana* (únicamente abaxial y con un estrato), *L. superbiens* y *L. crawshayana* presentan dos o más estratos adaxiales. En el caso de la hipodermis abaxial, sólo hay un estrato para todas las especies.

Por otro lado, para la subtribu Laeliinae Baker (1972) da una descripción general del mesófilo y menciona que incluye células irregulares, el tipo de mesófilo es heterogéneo, es decir hay un parénquima en empalizada y otro esponjoso, así como la presencia de células con engrosamientos secundarios; no obstante, este autor no reporta grosor del mesófilo ni proporción de parénquima en empalizada. Para las especies de Laelias mexicanas se midió cuantitativamente el grosor del mesófilo y se encontró que va de 500 a 2500 μm , siendo *L. superbiens* la especie de este estudio con mayor grosor. Además, el tipo de mesófilo también es heterogéneo, con excepción de *L. autumnalis*, *L. gouldiana*, *L. rubescens*, y *L. superbiens* que es homogéneo.

Por su parte en cuanto a la proporción del parénquima en empalizada, y tomando en cuenta las proporciones correspondientes al grosor del mesófilo de cada especie descrita, se encontró que de manera general en las *Laelias* mexicanas fue de 1/3: (0 a 0.4) con excepción de *L. albida*, *L. anceps* y *L. aurea* que es de 2/3 :(0.41 a 0.8) y de *L. rubescens*, *L. superbiens* y *L. halbingeriana* que es mayor la presencia del parénquima empalizada dentro del mesófilo 1: (0.81 a 1). El parénquima en empalizada es el tejido con mayor actividad en la fotosíntesis y algunas especies que tuvieron una mayor presencia en su mesófilo, nos habla de la relación que existe en sus hábitats ya que estas especies tales como *L. halbingeriana* crecen en bosques caducifolios de *Quercus* en altitudes medias de 800 a 2000 m s.n.m (Salazar et al., 2014), al igual que *L. superbiens* que crecen sobre encinares caducifolios y requieren en algunas épocas una buena cantidad de luz para su actividad fotosintética, y aún más evidente en especies como *Laelia rubecens* que se encuentran poblaciones en bosques secos y altitudes bajas de 500 m snm, habitando de forma epífita y litófito dejando expuesta a estas orquídeas, que resisten la radiación solar durante horas (Halbinger y Soto, 1997).

En este grupo de especies de *Laelias* mexicanas sólo en *L. aurea* y *L. superbiens* se encontró la presencia de células con engrosamientos secundarios. De acuerdo con la hipótesis filogenética propuesta por Halbinger y Soto (1997), *L. aurea* es la especie que primero derivó, lo que llevaría a pensar que la presencia de estas células es un carácter primitivo que se conservó en *L. superbiens*, pero que posteriormente se perdió en este grupo de *Laelias*. Esta propuesta deberá ser corroborada a partir de un análisis cladístico exhaustivo de los caracteres estructurales en las *Laelias*.

En cuanto al tejido vascular, se ha reportado que los haces vasculares confieren un eficiente transporte hídrico en la planta, necesario para responder a cortos períodos de disponibilidad de agua (Sandoval- Zapotitla *et al.*, 2003). Las *Laelias* mexicanas presentan en general cuatro tipos de haces vasculares, excepto por *L. crawshayana*, *L. superbiens* y *L. halbingeriana* que presenta tres tipos y especies de ambientes más xéricos como *L. rubescens* presentan hasta cinco tipos de haces vasculares. Los estratos de haces vasculares en la lámina son dos, con excepción de *L. eyermaniana*, y *L. superbiens* con un estrato y *L. rubescens* de tres estratos. A lo ancho de la lámina hay de 30 a 90 haces vasculares, con excepción de *L. superbiens* que presenta más de 90 haces vasculares. Es de resaltar que en este trabajo se encontró que las especies de ambientes más xéricos tienen una mayor cantidad de haces vasculares en el mesófilo, presentan hojas de menor longitud y son más anchas.

Por ejemplo, en el caso de *L. rubecens* que tiene hojas oblongo-elípticas de hasta 18 cm de largo y 4 cm de ancho (Halbinger y Soto, 1997), dentro de las especies estudiadas tiene el mayor grosor del mesófilo en las hojas y además tiene hasta tres estratos de haces vasculares. De acuerdo con Esau (1965), los haces vasculares transportan nutrientes y agua al interior de la hoja siendo un mayor número de estratos de haces vasculares dentro del mesófilo, un mecanismo que permite la tolerancia a la sequía, *L. rubecens* es una de las especies que habitan en tierras bajas expuesta a ambientes xéricos de altas temperaturas, como fue expuesto por Halbinger y Soto (1997). Por su parte, las especies de *Laelia* que habitan en alta montaña tienen una menor cantidad de haces vasculares, hojas más alargadas y angostas, así como un mesófilo menos grueso en contraste con las *Laelias* mexicanas de baja altitud. Tal es el caso de *L. albida* que tiene hojas acuminadas, de hasta 20 cm de largo y 1.8 cm de ancho (Halbinger y Soto, 1997).

Baker (1972), reporta la presencia de haces de fibras extravasculares dispersos en el mesófilo de la subtribu Laeliinae, donde por lo general presentan una pared engrosada. En las Laelias mexicanas, se encontró que estas fibras extravasculares tienen una ubicación tanto abaxial como adaxial, con excepción de *L. rubescens* que tiene fibras extravasculares presentes en todo el mesófilo. Se encontró una variación de 1 a 4 estratos de haces de fibras extravasculares adaxiales, con excepción de *L. rubescens* y *L. superbiens* con 4 a 5 estratos. La presencia de los paquetes de fibras extravasculares probablemente funcione como soporte mecánico a las hojas en caso de deshidratación (Benzing, 1990) y en particular por esta razón, especies que se encuentran en una altitud baja como *L. rubescens* presentan un mayor número de estratos de fibras extravasculares en el mesófilo. Así mismo, los haces de fibras extravasculares abaxiales fueron de 2 a 4 estratos, con excepción de *L. aurea* y *L. furfuracea* que tiene de 4 a 6 estratos y *L. rubescens* presenta de 6 a 9 estratos.

Se ha reportado que la presencia de las fibras extravasculares es común en algunas especies dentro de la Subtribu Laeliinae y variables en el número de estratos que presentan (Savelli y Jáuregui, 2011). En cuanto a la presencia de haces de fibras extravasculares en la zona central de las Laelias mexicanas, ellos fueron evidentes en todas las especies y tienen de 2 a 4 estratos.

El grosor de la pared de las fibras extravasculares es de 2.5 μm (delgada), excepto por las especies *L. aurea*, *L. gouldiana*, *L. superbiens* y *L. halbingeriana* con un grosor de pared de 5 μm . Savelli y Jáuregui (2011), mencionan que para algunas especies de la Subtribu Laeliinae; la presencia de fibras extravasculares se debe a que confieren a las hojas resistencia mecánica; brindándoles la capacidad de sobrevivir en hábitats xéricos. Por su parte, en este estudio las especies que tuvieron un mayor grosor de las paredes de las fibras extravasculares, tales como: *L. aurea*, *L. gouldiana*, *L. superbiens* y *L. halbingeriana*. El grosor de las paredes de las fibras extravasculares engrosadas parece ser una adaptación para resistir la incidencia de fuertes vientos, como ha sido reportado en otras monocotiledóneas (Horn *et al.*, 2009).

En otras especies de orquídeas, las Oncidiinae, se ha observado la presencia de células buliformes en la zona central de la hoja (Sandoval-Zapotitla *et al.*, 2010a). Las Laelias mexicanas tienen de dos a cuatro estratos de células buliformes en la zona central, con excepción de *L. anceps*, *L. aurea*, *L. eyermaniana*, *L. gouldiana* y *L. halbingeriana*.

Baker (1972) dentro de su estudio de anatomía foliar de orquídeas de la Subtribu Laeliinae no reportó la descripción de la zona central de la hoja en sección transversal. En este trabajo se encontró que, a nivel de la zona central, las especies de Laelias mexicanas, en sección transversal, puede observarse esta zona proyectada abaxialmente; sin embargo, esta proyección es variable y puede ser convexa, con excepción de *L. anceps*, *L. aurea*, *L. rubescens* y *L. superbiens* donde es carinada.

Las plantas por lo general presentan en algunas de sus células inclusiones minerales, como cristales de diversa naturaleza. En cerca del 75% de las angiospermas los cristales de oxalato de calcio son los más abundantes y tienen gran importancia en la taxonomía (Franceschi y Horner, 1980). En las *Laelias* mexicanas se encontró la presencia de cristales de oxalato de calcio con excepción de: *L. albida*, *L. anceps*, *L. aurea*, *L. autumnalis*, y *L. eyermaniana*. La forma de estos cristales es principalmente rafidios, sin embargo, son escasos y su ubicación es principalmente en el centro del mesófilo, esto cristales también fueron reportados por Baker (1972), para las *Laeliinae*. Los cristales de oxalato de calcio también están presentes en otros grupos de *Orchidaceae* y particularmente los rafidios suelen ser muy abundantes tanto en estructuras vegetativas como reproductivas, por ejemplo, en las hojas de varios géneros de la subtribu *Oncidiinae*, los rafidios son los más abundantes seguidos de drusas y prismáticos (Sandoval-Zapotitla *et al.*, 2010b).

Los estégmatos son cuerpos de sílice dentro de una célula de paredes delgadas que se encuentran asociadas al esclerénquima (Baker, 1972). Para diferentes grupos de *Orchidaceae*, algunos autores han mencionado la presencia de cuerpos de sílice en conexión con el esclerénquima de los haces vasculares y no vasculares (Williams 1974, Pridgeon 1982, Moller y Rasmussen 1984). En todas las especies de *Laelias* mexicanas se observaron estégmatos en las fibras vasculares y extravasculares, pero no es un carácter exclusivo ya que también se encontraron en las especies de *Cattleya* y *Broughtonia*.

En la región basal, se encontró que para las *Laelias* mexicanas, el mesófilo es heterogéneo, con excepción de las especies que presentan un mesófilo homogéneo *L. anceps*, *L. autumnalis*, *L. eyermaniana*, *L. gouldiana* y *L. rubescens*. Se ha reportado dentro de la familia *Orchidaceae* que algunas especies de la subtribu *Oncidiinae*, presentan hojas con espacios aéreos en la región basal, que son interrupciones del tejido parenquimático en el mesófilo, estos espacios permiten que el intercambio de gases sea eficiente a este nivel de la hoja (Sandoval-Zapotitla *et al.*, 2010a). En el caso de las especies de *Laelias* mexicanas, la región basal generalmente tiene estos espacios aéreos en el mesófilo con excepción de *L. crawshayana*, *L. furfuracea*, *L. speciosa*, *L. superbiens*, y *L. halbingeriana*.

Para los 11 caracteres anatómicos cuantitativos se realizaron análisis estadísticos, que permitieron conocer el comportamiento de los datos y la variación que existe entre las 12 especies de *Laelia* para cada uno de los caracteres anatómico-cuantitativos, particularmente para encontrar caracteres que sean funcionales en la distinción de las *Laelias* mexicanas. Dentro de estos caracteres, es interesante resaltar que el ancho de las células epidérmicas abaxiales y adaxiales presentan una distribución normal, sin embargo, de acuerdo con lo reportado por Baker (1972), este mismo carácter no presenta una gran variación entre las especies de la subtribu *Laeliinae*. Por otro lado, los caracteres: Índice estomático, área de las células epidérmicas (adaxiales/abaxiales), alto de las células epidérmicas, grosor de la cutícula (adaxial/abaxial), grosor del mesófilo y largo de las células oclusivas, presentan gran variación, por lo cual no son datos con una distribución normal y tienen diferencias significativas dentro de sus varianzas, entre las especies e incluso entre los géneros estudiados.

El análisis poshoc de los datos arroja la conformación de grupos para cada uno de los caracteres cuantitativos continuos, si bien anteriormente no se había resaltado la importancia de algunos caracteres cuantitativos entre las especies de la subtribu Laeliinae, en este trabajo es la primera vez que se analizan estadísticamente estos caracteres. Por ejemplo, para el índice estomático se encontró que al menos todas las especies de *Laelias* mexicanas presentan un índice estomático < 7 , en contraste con las especies del género *Cattleya* cuyo valor de índice estomático es > 7 , siendo este un carácter que permite distinguir a las especies de *Laelias* mexicanas. Sin embargo, habría que analizar este mismo carácter para un mayor número de géneros y especies de Laeliinae y corroborar su utilidad taxonómica en la distinción de géneros.

El tamaño de los estomas es un factor clave para tolerar el estrés hídrico, al existir una relación inversa entre el tamaño del estoma y la resistencia a la sequía, y en particular la longitud de las células oclusivas (Aasaman *et al.*, 2001). Las especies tales como *L. aurea* y *L. rubescens*, que presentaron una longitud de estomas más pequeña ($< 35 \mu\text{m}$), son menos propensas a tener pérdida de agua por evapotranspiración y por tanto más resistentes a la sequía en comparación con las demás especies, ya que al tener estomas más pequeños evitan la deshidratación aseguran la disponibilidad de agua en las hojas, una ventaja adaptativa más para la tolerancia al déficit de agua que enfrentan en los ambientes xéricos donde habitan (Baker, 1972).

Si bien Baker (1972), menciona que algunas especies de la subtribu Laeliinae tienen una cutícula, presente tanto en la superficie adaxial como abaxial, no se consideran datos de su grosor ni hablan de su relación con las condiciones ambientales. En este trabajo se encontró que existe una correlación negativa entre el grosor de la cutícula, la altitud y por lo tanto, medio ambiente que habitan ya que las *Laelias* mexicanas que viven tierras bajas, altitud de 500 m s.n.m. y en condiciones más áridas, como en el caso de *L. aurea* y *L. rubecens* presentan cutículas adaxiales más engrosadas con respecto a las otras especies de *Laelias* en México. Por su parte en cuanto a la cutícula abaxial, en general es menor a $18 \mu\text{m}$, pero también con un ligero engrosamiento en *L. aurea* y *L. rubescens* y en contraparte las especies de *Cattleya* tienen una cutícula evidentemente más gruesa ($> 18 \mu\text{m}$); la presencia de una cutícula engrosada se ha mencionado como una particularidad en algunas especies del género *Cattleya* que al igual que las especies de este estudio crecen en ambientes cálido-húmedos (Torres *et al.*, 2011).

Por otro lado, en el caso de las células epidérmicas abaxiales de las *Laelias* mexicanas, presentan un área de 800 a $1400 \mu\text{m}^2$, que resultó ser mayor a las especies de *Cattleya* y *Broughtonia* que es de 600 a $800 \mu\text{m}^2$. No obstante, de manera general, para el ancho de las células epidérmicas tanto adaxiales como abaxiales, no se presentó una evidente separación entre las especies, esto debido a que ya se había reportado que en la subtribu Laeliinae, el ancho y el alto de las células epidérmicas no presenta una gran variación entre las especies (Baker, 1972). Fahn (1985), propone que una de las características de las plantas xerofíticas es un reducido tamaño de células epidérmicas, para evitar la pérdida de agua. En este estudio, en general los valores del alto de las células epidérmicas tanto abaxiales como adaxiales, son menores en las *Laelias* mexicanas en comparación de las especies de *Cattleya*. Lo anterior nos habla de una posible adaptación para algunas especies de *Laelia* en México que habitan

en ambientes más xéricos que las especies del género *Cattleya*, que habitan en general en bosques montañosos y selvas con ambientes más húmedos y altitudes de hasta 1500 m s.n.m. (Angulo-Graterol *et al.*, 2013).

El mesófilo como parte esencial de la anatomía foliar de la subtribu Laeliinae, se describe en general como heterogéneo (Baker, 1972), sin embargo, no se menciona su grosor total. En este trabajo resultó interesante considerar el grosor de este como un parámetro cuantitativo. Se encontró que la separación de los grupos y en particular de las *Laelias* mexicanas, para el grosor del mesófilo existe una gran variación entre todas las especies, pero con una tendencia a ser de mayor tamaño en *L. rubescens*.

Con la finalidad de entender la relación que existe entre los once caracteres anatómicos cuantitativos dentro de las 12 especies estudiadas, se realizó un análisis de correlación lineal, que además es funcional para explicar cuáles caracteres anatómicos son útiles para comprender la relación de las plantas con su ambiente. De este análisis de correlación, es importante resaltar que se encontraron correlaciones esperadas. Como, por ejemplo, entre el ancho y alto de las células epidérmicas, ya que, de manera general, para las especies de la subtribu Laeliinae la forma de estas células es poligonal isodiamétrica (Baker, 1972). Además, se ha mencionado que el tamaño de las células puede estar relacionado con las adaptaciones al ambiente, particularmente al balance hídrico (Angulo-Graterol *et al.*, 2013). Particularmente, el área de las células epidérmicas abaxiales en las *Laelias* mexicanas es de 801 a 1400 μm^2 , con excepción de *L. aurea* que habita en tierras bajas donde resulta ser menor: de 600 a 800 μm^2 como una posible ventaja contra el déficit hídrico.

Se ha reportado el índice estomático como un carácter útil para entender la relación de las plantas con su ambiente (Salisbury, 1927). Por lo anterior, se midió el índice estomático de las 12 especies de *Laelia* del presente estudio. Y en el análisis de correlación se encontró además que está relacionado positivamente con el grosor de la cutícula adaxial, lo cual nos habla en general de una respuesta al ambiente. Se ha reportado que en otras plantas vasculares donde se presentan cutículas adaxiales gruesas, en la mayoría de los casos la densidad estomática es más grande, pero los estomas sólo se desarrollan en la superficie abaxial de la hoja, como es común para las *Laelias* de México, ambas condiciones pueden contribuir a reducir la pérdida de agua al evitar que la planta esté menos expuesta a la radiación solar y al sobre calentamiento (Martin y Glover, 2007). De acuerdo con la propuesta de Halbinger y Soto (1997), estos caracteres anatómicos : cutículas adaxiales gruesas y una mayor densidad estomática estarían presentes desde las especies tempranamente derivadas (*L. aurea* y *L. rubescens*) que habitan tierras bajas y están expuestas a ambientes más calurosos, siendo caracteres con gran ventaja adaptativa para este ambiente; sin embargo, se conservaron y están presentes en el resto de las especies tardíamente derivadas.

De acuerdo con Rudall (1992), las hojas de algunas orquídeas xeromórficas suelen ser gruesas, con una superficie reducida y en la mayoría de los casos con una cutícula gruesa. En el análisis de correlación se encontraron correlaciones negativas importantes entre el área de las células epidérmicas abaxiales y el grosor de la cutícula (adaxial/abaxial). Particularmente la mayoría de las *Laelias* mexicanas, tienen células epidérmicas abaxiales con un área mayor (801 a 1400 μm^2) pero un grosor de cutícula adaxial y abaxial relativamente menor.

En comparación, las especies xeromórficas de *Laelia* que habitan en ambientes áridos más secos y las especies de *Cattleya*, tienen un área menor a $800 \mu\text{m}^2$, en estas mismas especies ambas cutículas son respectivamente más gruesas.

En el estudio de Halbinger y Soto en 1997, y particularmente sobre las relaciones filogenéticas entre las especies de *Laelias* mexicanas, se menciona que hay casos de especies hermanas o cercanamente relacionadas tales como el caso de *Laelia furfuracea* y *Laelia speciosa*. Además de presentar la misma distribución altitudinal de 2100 a 3000 m snm, principalmente en bosques, donde llegan vientos húmedos y neblina; estas especies de alta montaña tienen caracteres morfológicos compartidos, por ejemplo: la presencia de hojas coriáceas carnosas y un labelo glabro (Halbinger y Soto, 1997). Respecto a los caracteres anatómicos que vale la pena destacar y pueden apoyar su cercana relación, son: una cutícula estriada, una distribución alterna de las células epidérmicas adaxiales, forma de las células epidérmicas adaxiales poligonal isodiamétrica, presencia de papilas en la epidermis abaxial, tricomas en la epidermis adaxial, la posición de células oclusivas a nivel de la epidermis y la ausencia de engrosamientos secundarios en el mesófilo.

En cuanto a las especies *Laelia superbiens* y *Laelia halbingeriana* que es un híbrido natural y se diferencia de *L. superbiens* por algunas particularidades morfológicas como pseudobulbos proporcionalmente más cortos y gruesos y una antera oscuramente bilobulada (Salazar *et al.*, 2014). Ambas especies habitan de forma general, en altitudes medias (de 600 a 2000 m snm) en bosques tropicales semidecuidos donde hay árboles tropicales de hoja caduca (*Zanthoxylum*, *Erythrina*, *Acacia*, *Bursera*, y *Leucaena*), o bosques de pino-encino-liquidámbar, que rondan en una altitud de 1000 a 1500 msnm, donde crecen como plantas epífitas y en algunas ocasiones como litófitas (Halbinger y Soto, 1997). En este trabajo se encontró que la forma poligonal isodiamétrica de las células epidérmicas adaxiales y abaxiales, pared celular en hipodermis abaxial lignificada y mesófilo heterogéneo son caracteres compartidos y que pueden apoyar la cercana relación entre estas dos especies.

Por su parte *Laelia aurea* y *Laelia rubecens* son especies que se resaltan como especies relacionadas filogenéticamente, que además comparten una similitud morfológica, pero se distinguen por el color amarillo intenso de las flores y la forma de los pseudobulbos más ovados de *L. aurea* (Halbinger y Soto, 1997). Ambas especies habitan en ambientes xéricos, principalmente bosques tropicales deciduos, secos y encinares cálidos (500 m s.n.m.). En estudios más recientes respecto a una filogenia molecular a partir del ADN de las especies de *Laelia* mexicanas, se propone que las especies de *Laelia* se separan en dos clados principales: *Laelia* y *Schomburgkia*. En donde *L. aurea* y *L. rubecens* que crecen en ambientes de baja elevación pertenecen al clado *Schomburgkia* (Peraza-Flores *et al.*, 2016). Se propone realizar estudios filogenéticos que incluyan datos moleculares y estructurales combinados que permitan entender las relaciones filogenéticas entre los clados relacionados con las *Laelias* mexicanas.

Del análisis de conglomerados realizado con 107 caracteres estructurales, se deriva que existe correlación entre ciertos caracteres estructurales y la distribución altitudinal que tienen los grupos de especies de *Laelia* en México. Consideramos que esta información es útil en futuros trabajos en el ámbito de la taxonomía, la sistemática, la filogenia y la ecología de ese grupo de especies.

Cabe mencionar que donde se encontró una mayor correlación entre los caracteres estructurales y la distribución altitudinal es en el grupo de especies de alta montaña (más de 2000 m s.n.m.) y en las especies de tierras bajas (menos de 500 m s.n.m.). En el caso de las *Laelias* de elevación media (de 600 a 2000 m s.n.m.), no resulta clara la distinción de sus caracteres ya que se comparten muchos de ellos con los presentes en las especies que se distribuyen en altas elevaciones. Koch y colaboradores (2009) mencionan que, de manera general, las plantas de las zonas templadas son el grupo representativo en el que la selección de caracteres está menos influenciada por las condiciones climáticas extremas. Sin embargo, es interesantes resaltar que las condiciones en las que habitan las *Laelias* de elevación media (de 600 a 2000 m s.n.m.) : *L. anceps*, *L. crawshayana*, *L. superbiens* y *L. halbingeriana* presentan una humedad ambiental constante debido a las frecuentes precipitaciones a lo largo del año y condiciones de bosques tropicales caducifolios que generan diferentes adaptaciones para protegerse de las variaciones climáticas en donde los días suelen ser soleados, y a finales de otoño puede disminuir considerablemente la temperatura (Halbinger y Soto, 1997). Un hallazgo es que todas estas especies comparten en particular un carácter anatómico : la posición de los estomas con respecto a la epidermis es semi hundidos posiblemente como un mecanismo contra la pérdida de agua (Benzing, 1990).

Zamora-Natera *et al.*, (2012), reportan que para la anatomía foliar de algunas especies de *Lupinus* (Fabaceae), que ocupan hábitats en altitudes superiores a los 3000 metros, tienen caracteres anatómicos asociados a sus condiciones ambientales. Algunos de estos caracteres mencionados en el presente trabajo son: la presencia de una superficie cuticular lisa, en general presentando ligeras ornamentaciones. Sin embargo, en el caso de las *Laelias* de alta montaña la superficie cuticular si es ornamentada, con estrías como un carácter particular.

Se menciona que, para especies que habitan en gran altitud, en la hipodermis existen células con paredes primarias ligeramente engrosadas y una tendencia de sus estratos con distribución continua (Zamora-Natera *et al.*, 2012). Esto mismo se observó en el grupo de *Laelias* mexicanas de alta montaña, donde se observan células con paredes gruesas en la hipodermis adaxial y una continua distribución de sus estratos.

En el caso de las *Laelias* de México se pueden observar hasta cuatro tipos de haces vasculares en el mesófilo y a lo ancho de la lámina hay en general varia de 30 a 90 haces vasculares, con excepción de *L. superbiens* que presenta más de 90 haces vasculares. En el caso de las *Laelias* mexicanas que habitan en altitudes mayores a 2000 m snm: *L. albida*, *L. autumnalis*, *L. eyermaniana*, *L. furfuracea*, *L. gouldiana* y *L. speciosa* en donde podemos encontrar la presencia de hasta tres estratos de haces vasculares y en promedio de 70 a 90 haces vasculares en la lámina, lo cual concuerda con estudios previos que reportan que las especies vegetales que habitan grandes altitudes suelen presentar varios haces vasculares en el mesófilo (Zamora-Natera *et al.*, 2012).

Por su parte, se sabe que las especies que crecen a mayor altitud, además de presentar hojas delgadas, presentan otras características que corresponden con la estructura de tipo de hoja mesomórfica, tales como epidermis simple, cutícula delgada y ausencia de tejido esclerenquimático (Granada–Chacón *et al.*, 2004). Esto coincide con lo que se encontró para las *Laelias* mexicanas de alta montaña ya que presentan una cutícula delgada, la ausencia de engrosamientos secundarios. Además, algunos de los caracteres morfológicos que son importantes para las especies de alta montaña, que pueden resultar interesantes por tener una implicación con su ambiente son: la presencia de hojas coriáceas carnosas, labelo glabro, arreglo de las flores en un racimo laxo y forma de los polinios oblongolanceolados.

Por otro lado, en las plantas vasculares, los caracteres asociados a la tolerancia al estrés hídrico son diversos (Benzing, 1990). En las plantas epífitas, particularmente la sequía afecta significativamente el éxito reproductivo y supervivencia de las especies, por lo que, a través de la selección natural, se han favorecido ciertos mecanismos que permiten que las plantas eviten o toleren el déficit de agua (Benzing, 1990). Entre los caracteres estructurales, una epidermis e hipodermis con paredes celulares engrosadas, cubiertas por una densa cutícula cerosa y apéndices epidérmicos como tricomas o papilas que pueden ser abundantes, son caracteres que pueden ser adaptativamente ventajosos porque además de favorecer la tolerancia al déficit de agua, son efectivos en bloquear la alta radiación solar (Dickison, 2000), y para disuadir la mordedura de los insectos y el depósito de huevecillos (Benzing, 1986).

Además, Sinclair (1987), menciona que en aquellas especies de orquídeas que son particulares de ambientes xeromórficos, existen caracteres anatómicos tales como: la posición erecta de la hoja, tamaño reducido de la hoja, textura coriácea, presencia de pequeñas escamas y placas cerosas así como una cutícula gruesa, abundantes pero pequeños estomas semihundidos y sólo presentes en la superficie abaxial, con rebordes cuticulares externos a manera de collar cuticular formando una cámara aislante por encima del estoma. Se ha establecido que estas cavidades supraestomáticas reducen la transpiración al incrementar la vía a lo largo de la cual el vapor de agua debe difundir para dejar las hojas y atrapar el aire húmedo estancado (Sinclair, 1987).

Las especies de *Laelias* mexicanas de tierras bajas (menos de 500 m s.n.m.): *L. aurea* y *L. rubescens*, comparten algunos de estos caracteres tales como: papilas epidérmicas presentes en la epidermis abaxial, desarrollo profundo de los rebordes cuticulares del estoma a manera de collar cuticular, cámara subestomática inconspicua, hipodermis abaxial con células de paredes celulares celulósicas, presencia de células con engrosamientos secundarios en el mesófilo; en la región basal de la hoja hipodermis de un estrato y espacios aéreos presentes. Lo que confirma que estos caracteres anatómicos son rasgos asociados a estos ambientes xéricos.

De acuerdo con Withner *et al.*, (1974), la presencia de hojas coriáceas es un carácter de formas vegetativas evolucionadas, que poseen pseudobulbos arrugados y son capaces de sobrevivir en hábitats xéricos. Las Laelias mexicanas de ambientes cálidos y secos, comparten algunos caracteres morfológicos que probablemente tengan una ventaja de adaptación en los ambientes particularmente xéricos donde habitan, tales como: hojas coriáceas cartáceas y pseudobulbos con forma discoide más arrugados, un labelo exclusivamente pubescente, la garganta del labelo con una mancha marrón, brácteas florales con forma de escamas y la superficie estigmática no oculta por el rostelo.

Pridgeon (1982,1986), menciona que la presencia de células con engrosamientos secundarios en el mesófilo, pueden funcionar como reservorios adicionales de agua, al igual que estas dos especies de Laelias expuestas a déficit de agua, se ha reportado que estas células están presentes en varias especies de orquídeas epífitas de la subtribu Oncidiinae, particularmente aquellas que habitan en ambientes cálidos y secos (Sandoval *et al.*, 2010a). Baker (1972) reporta la presencia de engrosamientos secundarios en el mesófilo para varias especies dentro de la subtribu Laeliinae.

Cabe mencionar que, en este trabajo, las células con engrosamientos secundarios en el mesófilo no es un carácter particular de las Laelias mexicanas ya que también se encontraron en los géneros *Cattleya* y *Broughtonia*. Dentro de las Laelias de México, se encontró la presencia de engrosamientos secundarios, sólo en las especies: *L. aurea* y *L. superbiens* especies que habitan en ambientes cálidos con inviernos fríos y secos (Halbinger y Soto, 1997), por lo cual la presencia de engrosamientos secundarios en el mesófilo funcionan como una estrategia adicional de almacenamiento de agua. En la propuesta filogenética de Halbinger y Soto en 1997, se menciona a la especie *L. aurea* como una especie tempranamente derivada y a otras especies tales como *L.furfuracea* y *L.speciosa* como especies tardíamente derivadas, lo cual resulta interesante porque la presencia de engrosamientos secundarios es un carácter que no se presenta en las especies tardíamente derivadas, esta inferencia deberá comprobarse a partir de un análisis con datos combinados. Las células con engrosamientos secundarios se han señalado como un carácter tempranamente derivado y que se fue perdiendo en clados tardíamente derivados dentro de la Subtribu Oncidiinae (Sandoval *et al.*, 2010a).

En el caso del género *Broughtonia* Baker (1972) hace énfasis en algunos caracteres tales como la presencia de fibras extravasculares en el mesófilo ubicados en el extremo adaxial y la presencia de cristales de oxalato de calcio en forma de rafidios y drusas. En este trabajo se encontró que la especie *Broughtonia negrilensis* presenta fibras extravasculares en todo el mesófilo, teniendo de 1 a 2 estratos de fibras extravasculares ubicados hacia el extremo adaxial y de 2 a 4 estratos de fibras extravasculares en el extremo abaxial. La presencia de cristales de oxalato de calcio para *Broughtonia negrilensis* es en forma principalmente de rafidios, sin embargo, no se observaron drusas.

Se ha reportado una similitud vegetativa entre *Laelia rubescens* y algunas de las especies del género *Broughtonia* y sugieren como convergencias resultado de adaptaciones a hábitats similares (Halbinger y Soto, 1997). En este estudio se encontró que la especie *Broughtonia negrilensis* que crecen en altitudes medias en climas subtropicales, templado- húmedos y estacionalmente secos de altitudes medias (de 600 a 2000 m s.n.m.) ; comparten con las especies de *Laelias* mexicanas un carácter anatómico relevante, resultado del ADC: una cutícula abaxial menor ($\leq 18 \mu\text{m}$) en contraste con el género *Cattleya* en dónde fue mayor ($\geq 18 \mu\text{m}$). En general el grosor de la cutícula (tanto abaxial como adaxial) es un carácter anatómico cuantitativo que tiene un valor importante a considerar en futuros estudios sistemáticos y puede resultar útil analizar para la separación de géneros y especies.

Las especies del género *Laelia* tienen dos grandes áreas de distribución en el continente americano: Las de México y Centroamérica, y las brasileñas (Halbinger y Soto, 1997). Baker en 1972, destaca en su investigación, la descripción de la anatomía de *Laelia perrini* (Lindl.) una orquídea epífita y en ocasiones rupícola que crece en altitudes bajas de 300 m snm y es endémica de Brasil, en donde se resalta a la presencia de tricomas foliares como un carácter anatómico que ayuda a distinguir especies de la Subtribu Laeliinae.

Considero que deben ampliarse estudios enfocados en la morfoanatomía dentro de la Subtribu Laeliinae, particularmente de orquídeas brasileñas de los géneros *Laelia*, *Schomburkia*, y géneros relacionados como *Cattleya* y *Broughtonia*; con la finalidad de encontrar más caracteres estructurales de utilidad taxonómica que apoyen en la delimitación de especies.

El presente estudio permite conocer la descripción de la anatomía foliar del género *Laelia* en México y entender cómo la información anatómica y morfológica, puede ser útil para futuros trabajos en el ámbito de la sistemática, la taxonomía y la ecología. Además de dar evidencia de que los caracteres anatómicos proporcionan una ventaja adaptativa a las orquídeas en su ambiente.

IX. Conclusiones:

Este trabajo apoya la propuesta de reconocer a las 12 especies de Laelias de México como un grupo taxonómico, ya que se encontró una fuerte similitud traducida por un 90% de caracteres estructurales compartidos por las Laelias mexicanas.

La inclusión de caracteres anatómicos y morfológicos dio más soporte para vislumbrar las posibles relaciones de similitud entre las especies del género *Laelia* en México.

Los caracteres anatómicos y morfológicos son taxonómicamente informativos para el género *Laelia* en México porque permiten distinguirlo de las especies utilizadas como grupo de comparación, en particular las dos especies del género *Cattleya*.

Además de las condiciones ambientales, *Broughtonia negrilensis* comparte más similitudes con las especies de Laelias que con las especies de *Cattleya*, lo que apoya su cercana relación filogenética dentro de la subtribu Laeliinae.

Dada la relación entre los caracteres estructurales y la distribución altitudinal en la que se encuentran los grupos de especies de Laelias mexicanas, se asevera que los caracteres estructurales permiten entender la adaptación de las especies con el ambiente en el que habitan.

Este es el primer trabajo en donde se analizan estadísticamente los caracteres cuantitativos de algunas de las especies de la Subtribu Laeliinae, siendo esto un aporte significativo a la biología de este grupo de orquídeas.

Es importante realizar futuros estudios, en dónde se explore la utilidad de los caracteres anatómicos para facilitar la interpretación de la evolución de estos caracteres y el entendimiento de las relaciones entre las especies y entre los géneros.

X. Referencias:

- Aasaman K, A Sober, M Rahi. 2001. Leaf anatomical characteristic associated with shoot hydraulic conductance, stomatal conductance and stomatal sensitivity to changes of leaf water status in temperate deciduous trees. *Aust. J. Plant Physiol.* **28**: 765-774.
- Angulo-Graterol L. 2013. Estudio de la diversidad genética de nueve especies de *Cattleya* utilizando RAPD E ISTR. *Bioagro* **25**(1): 23-30.
- Arditti, J. 1992. *Anatomy*; J. Arditti (Ed). *Fundamentals of Orchid Biology*. J. Wiley and Sons, Inc. New York.
- Atwood, J.T & N. H. Williams, F.L.S. 1978. Surface features of the adaxial epidermis in the centuplicate-leaved Cyripedioideae (Orchidaceae). *Bot. Journal of the Linnean Society* **78**:141-256.
- Baker, R. K. 1972. *Foliar anatomy of the Laeliinae (Orchidaceae)*. Ph.D. thesis. Washington University, St Louis, Missouri. 329 pp.
- Barros J, Serk H, Granlundz I, Pesquet E. 2015. The cell biology of lignification in higher plants. *Annals of botany.* **115**: 1053–1074.
- Benzing, D.H. 1986. Foliar specializations for animal-assisted nutrition in Bromeliaceae. Págs.235-256 In: B.E. Juniper y T.R.E. Southwood (Eds.). *Insects and the plant surface*. London.
- Benzing, D.H. 1990. *Vascular Epiphytes: General Biology and Related Biota*. Cambridge University Press, Cambridge.

- Borso, O. 1980. *Anatomy of wild orchids in Hungary. I. Tissue structure of leaf and floral axis. Acta Agronómica Scientiarum Hungaricae* **29**:369-389.
- Brieger, F.R. Maatsch, K. Senghas. 1978. *Laelia*. Schechter. *Die Orchideen* :Aufl. Verlag Paul Parey. Berlín and Hamburg.**13**(1) :604-619.
- Cach- Pérez , Manuel J., José Luis Andrade y Casandra Reyes García. 2014. La susceptibilidad de las bromeliáceas epífitas al cambio climático. *Botanical Sciences* **2**: 157-168.
- Chase, M. W., J. V. Freudenstein, K. M. Cameron y R. L. Barrett. 2003. DNA data and Orchidaceae systematics: a new phylogenetic classification. En: Dixon, K. W., S. P. Kell, R. L. Barrett y P. J. Cribb (eds.). *Orchid conservation*. Natural History Publications, Kota Kinabalu, Sabah **1**: 69-89.
- Curtis, K. M. 1917. The anatomy of the six epiphytic species of the New Zealand Orchidaceae. *Annals of Botany* .**31**: 133-149.
- Dickison, W. C. 1975. The bases of angiosperm phylogeny: vegetative anatomy. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. **62**: 590-620.
- Dickison, W.C. 2000. *Integrative Plant Anatomy*. New York, USA.
- Dressler, R. L. 1961. A reconsideration of *Encyclia* (Orchidaceae). *Brittonia* **13**: 253-266.
- Dressler, R.L. 1981. *The Orchids. Natural History and Classification*. Harvard Univ. Press. Cambridge Mass. 332 pp.
- Dressler, R.L. 1993. *Phylogeny and classification of the orchid family*. Portland Oregon: Dioscorides Press.
- Dressler, R. L. 2005. How many orchid species?. *Selbyana* **26**: 155-158.
- Duveen, D.I. 1984. Some observations concerning the naming of section Parviflorae Lindl. of the genus *Laelia*. *Orchid Digest* **48**(1): 11-12.
- Esau, K. 1965. *Anatomy of Seed of Plants*. Second edition. Jhon Wiley and Sons, New York. 550 pp.
- Fahn, A. 1985. *Anatomía Vegetal*. Ediciones Pirámide, S.A. Madrid. 600 pp.
- Franceschi, V.R. & Horner, H.T. 1980. Calcium Oxalate Crystals in Plants. *Botany Review*. **46**: 361-427.
- Granada–Chacón, W. A. y C. E. Benítez de Rojas. 2004. Anatomía foliar de 4 especies de *Solanum* L. sección. *Acanthopora* Dunal de Venezuela. *Acta Científica Venezolana*. **55**:13–26.
- Hágsater, E. M. A. Soto, G. A. Salazar, R. Jiménez, M. A. López Y R. L. Dressler. 2005. Las orquídeas de México. Instituto Chinoin, A.C., México, D.F.
- Halbinger F, y Soto M.A. 1997. *Laelias of México*. Orquídea, vol.15 AMO. México, City.
- Hernández A.M. 1992. Dinámica Poblacional de *Laelia speciosa* (H.B.K.) Schllr. (Orchidaceae). Thesis, Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México City. 86 pp.
- Hoehne, F. 1952. *Algo concernente ao género Laelia Lindl. das Orchidáceas e uma nova espécie para éle do Estado de Minas Gerais*. *Arq. de Bot. Estado de Sao Paulo*. **2**(6): 157-167.
- Horn, J.W., J.B. Fisher, P.B. Tomlinson, C.E. Lewis y K. Laubengayer. 2009. Evolution of lamina anatomy in the Palm Family (Arecaceae). *American Journal of Botany* **96**: 1462-1486.
- Jones, H.G. 1968 *Studies in Neotropical orchidology*. *Acta Bot. Acad. Sci. Hungaricae*. **14**(1- 2): 63-70.
- ImageJ v.1.48. – Copyright © 1997-2012. Rasband, W. U.S. National Institute of Health, Bethesda, Maryland, USA.
- JMP® v.7. SAS Institute Inc., Cary, NC, 1989-2007.
- Jones, H.G., 1976. *Review of sectional division in the genus Laelia Lindl. of the*

Orchidaceae. Bot. Jahrb. Syst. **97**(3): 309-316.

- Koch, K., B. Bhushan y W. Barthlott. 2009. Multifunctional surface structures of plants: an inspiration for biomimetics. *Progress in Materials Science.* **54**:137–178.
- Lawton, J.R., E.F. Hennessy & T.A. Hedge. 1992. Morphology and ultrastructure of the leaf of three species of *Paphiopedilum* (*Orchidaceae*). *Lindleyana.* **7**: 199-205.
- Lindley, J. 1842. *Theory and Practice of Horticulture. Bot. Reg.* **28**: sub t. 62.
- Lindorf, H., L. de Pardisca & P. Rodríguez. 1986. Botánica. Clasificación, estructura y reproducción. Ediciones de la Biblioteca de la Universidad Central de Venezuela. 584 pp.
- Lindorf, H., L. de Pardisca & P. Rodríguez. 1991. Botánica: clasificación, estructura, reproducción. Ediciones de la Biblioteca, Universidad Central de Venezuela, Caracas D. F., Venezuela.
- Madisson, M. 1977. Vascular epiphytes: their systematic occurrence and salient features. *Selbyana.* **2**:1-13.
- Martin, C. y B. Glover. 2007. Aspectos funcionales del patrón celular en la epidermis aérea. *Curr. Opin. Plant Biol.* **10**: 70-82.
- Medina E. 1986. Aspectos fisiológicos de plantas de bosques nublados tropicales: El Bosque Nublado de rancho grande, en la Selva de rancho Grande. Parque Nacional Hery Pittier. Ecología y anatomía vegetal. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana, Caracas.
- Moller, J. D & H. Rasmussen. 1984. Stegmata in Orchidales: *character state distribution and polarity.* *Bot. Journal of Linnean Society.* **89**: 53-76.
- NTSYS v. 2.1. Copyright © 2000 by Applied Biostatistics Inc. (Exeter Software), 10 Inwood Road, Port Jefferson, New York 11777. All rights reserved worldwide.
- Oliveira, V.C. y M.G. Sajo. 1999. Anatomía foliar de especies epífitas de *Orchidaceae*. *Rev. Bras. Bot.* **22**:363-374.
- Peraza-Flores, Lizando N, Germán Carnevali y Cássio Van den Berg. 2016. A molecular phylogeny of the *Laelia* alliance (*Orchidaceae*) and a reassessment of *Laelia* and *Schomburgkia*. *Taxon* **65**: 1249–1262.
- Pessoa, M. Edlley, Joel M.P Cordeiro , Leonardo P .Felix , Erton M.Aleida, Lucas Costa, Álvaro Nepomuceno, Gustavo Souza , Mark W. Chase, Marccus Alves y Cassio Van Den Berg. 2020. Too many species: morphometrics, molecular phylogenetics and genome structure of a *Brasilia* species complex in *Epidendrum* (*Laeliinae*; *Orchidaceae*) reveal fewer species than previously thought. *Botanical Journal of Linnean Society.* **20** : 1-28.
- Pfitzer, E. 1889. *Orchidaceae* in A. Engler and K. Prantl. *Die natürl. Pflanzenfamilien.* **2**(6): 140-148.
- Pridgeon, A. M. 1981a. Absorbing trichomes in the *Pleurothallidinae* (*Orchidaceae*). *American Journal of Botany.* **68**: 64-71.
- Pridgeon, A.M. 1981b. Shoot anatomy of two additional species of *Dreslerella* (*Orchidaceae*). *Selbyana.* **5**: 274-278.
- Pridgeon, A.M. 1982. Diagnostic anatomical characters in the *Pleurothallidinae* (*Orchidaceae*). *American Journal of Botany.* **69**: 921-938.
- Pridgeon, A. M. 1986. *Anatomical adaptations in Orchidaceae.* *Lindleyana.* **1**: 90-101.
- RStudio PBC. Copyright ® , 2009.
- Radford, A.E, W. C Dickinson, J.R Massey y C.R. Bell. 1974. *Vascular plant Systematics.* Harper & Row, Publishers. New York. 891 pp.
- Reyes-López D., Quiroz-Valentín J., Kelso-Bucio H., Huerta-Lara M., Avendaño-Arrazate C., & Lobato-Ortiz R. 2015. Stomatal characterization of five species of the genus *Vanilla*. *Agronomía Mesoamericana.* **26**(2): 237-246.

- Rudall, P. 1992. *Anatomy of Flowering Plants. An introduction to structure and development*. Second edition. Cambridge University Press. 110pp.
- Salazar, Gerardo A., Rolando Jiménez Machorro, Héctor M. Huerta, y Erick Hágsater. A new species and a new natural hybrid of *Laelia* (Orchidaceae) from Oaxaca, Mexico. 2014. *Phytotaxa* **178** (1): 161–170.
- Salisbury, E.J. 1927. On the causes and ecological significance of stomatal frequency, with special reference to the woodland flora. *Philosophical Transactions of the Royal Society London B*. **216**: 1–65.
- Sandoval Zapotitla, E., T. Terrazas, G. Salazar, A. Vallejo & B. Estrada. 2003. Anatomía vegetativa de *Mexipedium xerophyticum* (Soto, Salazar & Hágsater) V. A. Albert & M. W. Chase y géneros relacionados (Orchidaceae, Cyripedioideae). *Lankesteriana*. **7**: 54-56.
- Sandoval Zapotitla E., A. Rojas-Leal, C. Guzmán-Ramos, L. Carmona-Jiménez, R. Ponce-Salazar, León-Gómez, Loyola-Blanco, M.A. Vallejo-Zamora y A. Medina- Ávila. 2005. *Técnicas Aplicadas al Estudio de la Anatomía Vegetal*. Ciudad de México: Instituto de Biología, UNAM.
- Sandoval Zapotitla, E., J. García-Cruz, T. Terrazas y J. L. Villaseñor. 2010a. Relaciones filogenéticas de la su tribu *Oncidiinae* (Orchidaceae) inferidas a partir de caracteres estructurales y secuencias de ADN (ITS y matK): un enfoque combinado. *Rev. Mex. Biodiv.* **81**(2): 263-279.
- Sandoval Zapotitla, E., Terrazas, T., & Villaseñor, J. L. 2010 b. Diversidad de inclusiones minerales en la subtribu *Oncidiinae* (Orchidaceae). *Revista de Biología Tropical*. **58**(2): 733-755.
- Savelli E. y Jáuregui D. 2011. Anatomía foliar comparada y relaciones filogenéticas de 11 especies de *Laeliinae* con énfasis en *Brassavola* (Orchidaceae). Posgrado en Ciencias Biológicas, Unidad de Recursos Naturales, Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. (CICY), Colonia Chuburná de Hidalgo, Calle 43. N°130. Mérida, Yucatán, México.
- Schlechter, R. 1917. Die Einteilung der Gattung *Laelia* und die geographische Verbreitung ihrer Gruppen. *Orchis*. **11**(5): 87-96.
- Sinclair, R. 1987. Water relations in Orchids. In: J. Arditti (ed.), *Orchid Biology: Reviews and Perspectives V*. Comstock Publ. Assoc. Cornell University Press. Ithaca, New York. 63-119.
- Smirnoff, N. 1993. El papel del oxígeno activo en la respuesta de las plantas al déficit hídrico y desecación. (En inglés) *New Phytol.* **125**:27-58.
- Solereder, H. y F.J Meyer. 1930. *Systematische Anatomie der Monokotyledonen. VI Microspermae*. Gebrüder Borntraeger, Berlin (English translation, 1969, Israel Program for Scientific Translations Jerusalem).
- Soto Arenas, M.A. 1994. Population studies in Mexican Orchids. pp. 153-160 in A. Pridgeon (ed.), *Proc. 14th World Orchid Conf.* HMSO. Edimburgb.
- Soto, M. A. 1996. México [tratamiento regional]. En: IUCN/SSC Orchid Specialist Group. *Orchids – status survey and conservation action plan*. IUCN, Gland y Cambridge. **1**:53-58.
- Soto, M.A., E. Hágsater, R. Jiménez, G.A. Salazar, R. Solano, R. Flores E I. Contreras. 2007. *Las orquídeas de México: catálogo digital*. Instituto Chinoin, A.C., México, D.F.

- Stace, C.A. 1980. Plant taxonomy and Biosystematics. Edwars Arnorld (Publishers) London.
- Stern, W.L., W. Judd & B.S. Carlsward. 2004. Systematic and comparative anatomy of Maxillarieae (Orchidaceae), sans Oncidiinae. *Bot. J. Linn. Soc.* **144**:251-274.
- Stern, W.L. & B.S. Carlsward. 2009. Comparative vegetative anatomy and systematic of Laeliinae (Orchidaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* **160**: 21-41.
- Stern, W.L., Mary Gregory, and David F. Cutler. 2014. Anatomy of the Monocotyledons Volume X: Orchidaceae. Oxford scholarship Online. 279pp.
- Stuessy, T.F. 1990. Plant taxonomy. The systematic evaluation of comparative data. Columbia University, Press New York.
- Swamy, B.G.L. 1948. Vascular anatomy of orchid flowers. Botanical Museum Leaflets, Harvard Univ. **13**: 61-95.
- Torres, Jhonathan, & Sanabria Ch., María E. 2011. Efecto del ambiente de desarrollo sobre la anatomía foliar de *Cattleya Jenmanii* Rolfe y *C. Lueddemanniana* Rchb.F. (Orchidaceae). *Acta Botánica Venezolana*. **34**(1),199-214.
- Van Den Berg. 2000. Molecular phylogenetics of tribe *Epidendreae* with emphasis on subtribe *Laeliinae* (Orchidaceae).130pp.
- Van Den Berg, Chase 2004. A reappraisal of Laeliinae: taxonomic history, phylogeny and new generic alliances. *Orchid Dig.* **68**: 222.
- Withner, C. L., P.K. Nelson & P.J Wejksnora. 1974. The anatomy of Orchids, en: C.L., Ed. The Orchids-Scientific Studies John Wiley and Sons. New York.
- Whithner, 1990. The Cattleyas and Their Relatives: [J. the Laelias. Timber Press, Portland. 154 pp.
- Wilkinson H. 1979. The plant surface (mainly leaf). *In*: Metcalfe CR y L Chalk eds. Anatomy of Dicotyledons. Oxford, London, UK. Clarendon Press. p. 97-165.
- Williams, L.O. 1941. The validity of the genus *Schomburgkia*. *Darwiniana*. **5**: 74-77.
- Williams, N.H. 1974. The value of plant anatomy in Orchid Taxonomy. *En*: M. Ospina (Ed.), Proceedings of the Seventh World Orchid Conference. Medellin Colombia.
- Williams, N. H. 1979. Subsidiary-cells in the Orchidaceae: Their general distribution with special reference to development in the *Oncidiinae*. *Bot. Journal of the Linnean Society*. **78**: 41- 66.
- Zamora-Natera, Juan Francisco, y Terrazas, Teresa. 2012. Anatomía foliar y del pecíolo de cuatro especies de *Lupinus* (Fabaceae). *Revista mexicana de biodiversidad*. **83**(3): 687-697.

XI. ANEXOS

Caracteres estructurales codificados y utilizados para la matriz de datos (107).

1. Textura de superficie de cutícula.

- 0. Lisa
- 1. Estriada
- 2. Granular
- 3. Rugosa

2. Grosor de cutícula adaxial (μm).

- 0. Mayor a 12
- 1. Menor a 12

3. Grosor de cutícula abaxial (μm)

- 0. Mayor a 18
- 1. Menor a 18

4. Distribución de células epidérmicas adaxiales.

- 0. Hileras
- 1. Alternas

5. Distribución de células epidérmicas abaxiales

- 0. Hileras
- 1. Alternas

6. Forma de las células epidérmicas adaxiales

- 1. Poligonal alargada
- 2. Poligonal isodiámetrica
- 3. Oblonga

7. Forma de las células epidérmicas abaxiales

- 1. Poligonal alargada
- 2. Poligonal isodiametrica
- 3. Oblonga

8. Alto de células epidérmicas adaxiales (μm)

- 0. 31 a 36
- 1. 25 a 30
- 2. 18 a 24

9. Alto de células epidérmicas abaxiales (μm)

- 0. Mayor a 30
- 1. Menor a 30

10. Ancho de células epidérmicas adaxiales (μm)

- 0. 23 a 27
- 1. 28 a 31
- 2. 32 a 35

11. Ancho de células epidérmicas abaxiales (μm)

- 0. 25 a 29
- 1. 30 a 33
- 2. 34 a 37
- 3. 38 a 41

12. Área de las células adaxiales (μm^2)

- 0. Mayor a 5000
- 1. Menor a 5000

13. Área de las células abaxiales (μm^2)

- 0. 600 a 800
- 1. 801 a 1000
- 2. 1001 a 1200
- 3. 1201 a 1400

14. Papilas en la epidermis abaxial

- 0. Ausente
- 1. Presente

15. Tipo de papilas abaxiales

- 0. Cuticular
- 1. Epidérmica
- 2. No aplica

16. Tricomas

- 0. Ausentes
- 1. Presentes

17. Ubicación de estomas

- 0. En epidermis adaxial
- 1. En epidermis abaxial
- 2. En ambas epidermis

18. Distribución de los estomas en la epidermis abaxial

- 0. Hileras
- 1. Alternos

19. Posición de células oclusivas respecto a la epidermis abaxial

- 0. A nivel
- 1. Semi hundido
- 2. Hundido

20. Largo de células oclusivas (μm)

- 0. Mayor a 45 μm
- 1. 35 a 40 μm
- 2. Menor a 35 μm

21. Tipo de desarrollo de los rebordes cuticulares externos del estoma (collar cuticular)

- 0. Ligero
- 1. Profundo

22. Índice estomático

- 0. Mayor a 7
- 1. Menor a 7

23. Cámara sub-estomática

- 0. Inconspicua
- 1. Conspicua

24. Hipodermis

- 0. Ausente
- 1. Present

25. Ubicación de hipodermis

- 0. Adaxial
- 1. Abaxial
- 2. Ambas

26. Número de estratos de hipodermis adaxial

- 0. Uno
- 1. Dos
- 2. No aplica

27. Número de estratos de hipodermis abaxial

- 0. Uno
- 1. Dos
- 2. No aplica

28. Forma de las células de la hipodermis adaxial.

- 0. Oblonga
- 1. Poligonal alargada
- 2. Poligonal isodiamétrica

29. Forma de las células de la hipodermis abaxial

- 0. Oblonga
- 1. Isodiamétrica
- 2. Poligonal
- 3. No aplica

30. Tipo de pared celular en hipodermis adaxial

- 0. Lignificada
- 1. Celulósica

31. Tipo de pared celular en hipodermis abaxial

- 0. Celulósica
- 1. Lignificada
- 2. No aplica

32. Grosor de las paredes celulares de la hipodermis adaxial.

- 0. Delgada
- 1. Gruesa
- 2. No aplica

33. Grosor de las paredes celulares de la hipodermis abaxial

- 0. Delgada
- 1. Gruesa
- 2. No aplica

34. Distribución de los estratos de la hipodermis adaxial.

- 0. Discontinuos
- 1. Continuos

35. Distribución de los estratos de la hipodermis abaxial

- 0. Discontinuos
- 1. Continuos
- 2. No aplica

36. Grosor del mesófilo 0. 500 a 1000 μm

1. 1001 a 1500
2. 1501 a 2000
3. 2001 a 2500

37. Tipo de Mesófilo

0. Homogéneo
1. Heterogéneo

38. Tipo de parénquima

0. En empalizada
1. Esponjoso
2. Ambos

39. Proporción del parénquima en empalizada

0. $1/3 = (0 \text{ a } 0.4)$
1. $2/3 = (0.41 \text{ a } 0.8)$
2. $1 = (0.81 \text{ a } 1.0)$

40.-Presencia de células con engrosamientos secundarios en el mesófilo

0. Presente
1. Ausente

41. Células de agua en el mesófilo

0. Ausentes
1. Presentes

42. Tipos de haces vasculares

0. Tres
1. Cuatro
2. Cinco

43. Número de estratos de haces vasculares en la lámina

0. Uno
1. Dos
2. Tres

44. Número de haces vasculares a lo ancho de la lamina

0. De 30 a 50 haces vasculares
1. De 50 a 70
2. De 71 a 90
3. Más de 90

45. Presencia de estratos de haces de fibras ST

0. Ausentes
1. Presentes

46. Estegmatos en los haces de Fibras no vasculares

0. Ausentes
1. Presentes

47. Ubicación de haces de fibras extravasculares

0. En todo el mesófilo
1. Abaxial y adaxial

48. Número de estratos de haces de fibras extravasculares adaxiales

0. 1 a 2
1. 2.1 a 3
2. 3.1 a 4
3. 4.1 a 5

49. Número de estratos de haces de fibras extravasculares abaxiales

- 0. 2 a 4
- 1. 4.1 a 6
- 2. 6.1 a 9
- 3. No aplica

50. Grosor de pared de las fibras extravasculares

- 0. Gruesa $5\mu\text{m}$
- 1. Delgada $2.5\mu\text{m}$

51. Células buliformes

- 0. Ausentes
- 1. Presentes

52. Número de estratos de células buliformes

- 0. Dos
- 1. Tres
- 2. Cuatro
- 3. Cinco
- 4. No aplica

53. Cristales de oxalato de calcio

- 0. Ausentes
- 1. Presentes

54. Forma de los cristales

- 0. Rafidios
- 1. No aplica
- 2. Rafidios y arena

55. Ubicación de los cristales de oxalato de calcio

- 0. No aplica
- 1. Centro del mesófilo
- 2. Hipodermis

56. Abundancia de los cristales

- 0. Escaso
- 1. No aplica

Región basal

57. Hipodermis de Región basal

- 0. Ausente
- 1. Presente

58. Ubicación de la hipodermis

- 0. Adaxial
- 1. Abaxial
- 2. Ambos

59. Número de estratos de hipodermis adaxial

- 0. Uno
- 1. Dos o más
- 2. No aplica

60. Número de estratos de hipodermis Abaxial

- 0. Uno
- 1. Dos o más
- 2. No aplica

61. Tipo de mesófilo

- 0. Homogéneo
- 1. Heterogéneo

62. Tipo de parénquima

- 0. En empalizada
- 1. Esponjoso
- 2. Ambos

63. Espacios aéreos

- 0. Ausentes
- 1. Presentes

Caracteres Morfológicos

64. Inflorescencia

- 0. Desde el pseudobulbo maduro
- 1. Desde el pseudobulbo en desarrollo

65. Pétalos

- 0. Tan amplios como los sépalos
- 1. Conspicuamente más anchos que los sépalos

66. Labelo

- 0. Liso
- 1. Peludo

67. Color de flores

- 0. Básicamente lila-púrpura
- 1. Amarillas
- 2. Rosadas a blancas

68. Número de hojas en el pseudobulbo

- 0. Dos o tres
- 1. Una

69. Internudos en la inflorescencia

- 0. Menos de nueve
- 1. cinco a nueve
- 2. Uno a cuatro

70. Brácteas del pedúnculo

- 0. Mucho más cortas que los internudos
- 1. Por encima de la mitad de la longitud del internudo
- 2. Sub-iguales al internudo

71. Arreglo de las flores

- 0. Helicoidalmente
- 1. Sub-dísticamente
- 2. Solitarias

72. Brácteas florales

- 0. Como escamas
- 1. Más cortas que el ovario
- 2. Sub-iguales al ovario

73. Color del ovario

- 0. Principalmente coloreado como los tépalos
- 1. Verde bronceado

74. Racimo

- 0. Una a dos flores
- 1. Tres a cinco flores
- 2. Más de seis flores

75. Pedúnculo

- 0. Elongado, mucho más largo que las hojas subtendidas
- 1. Sub-igual o ligeramente más largo que las hojas
- 2. Más corto que las hojas

76. Pseudobulbo

- 0. Con tallo
- 1. Sésil

77. Forma del pseudobulbo

- 0. Fusiforme
- 1. Elipsoide-ovoide
- 2. Cónico-ovoide
- 3. Sub-globoso
- 4. Discoide

78. Número de internudos en el pseudobulbo

- 0. Dos
- 1. Tres
- 2. Cuatro
- 3. Más de cuatro

79. Proporción de la hoja (longitud/anchura)

- 0. Menor de 4.2
- 1. 4.21 a 5.8
- 2. 5.81 a 7.4
- 3. Mayor de 7.41

80. Tipo de cápsula

- 0. Quilla conspicua, crestas oscuras, puntuación verrucosa, tipo *Schomburkia*
- 1. Quilla baja, crestas inconspicuas, lisa, tipo *Laelia anceps*
- 2. Quilla alta, crestas embotadas, lisa, tipo *L. autumnalis*
- 3. Quilla alta, crestas bien definidas, lisa, tipo *L. speciosa*
- 4. Quilla angosta y baja, crestas oscuras, minutamente papilosa, tipo *L. rubescens*
- 5. Otro

81. Garganta del labelo

- 0. Sin una gran mancha marrón
- 1. Con una gran mancha marrón

82. Superficie estigmática

- 0. No oculta por el rostelo
- 1. Oculta por el rostelo

83. Arreglo de las flores

- 0. En un racimo compacto sub-umbelado
- 1. En un racimo laxo

84. Sépalos

- 0. Ondulados
- 1. No ondulados

85. Pétalos

- 0. Ondulados
- 1. No ondulados

86. Flores

- 0. Siempre resupinadas
- 1. Resupinadas o no

87. Hábitat

- 0. Altitud media (De 800 a 2000 msnm)
- 1. Altitud baja (500 msnm)
- 2. Altitud alta ** (2000m -3000 msnm)

88. Brácteas florales

- 0. Coloreadas como los tépalos
- 1. No coloreadas como los tépalos

89. Brácteas florales

- 0. Extendidas
- 1. Adpresas

90. Capa de la antera

- 0. En forma de silla de montar
- 1. Ligeramente lobada
- 2. Ovoide-cordiforme

91. Rizomas

- 0. Alargado
- 1. Corto
- 2. Abreviado

92. Quillas del labelo

- 0. Ondulado-dentado en la vista lateral
- 1. Enteras en la vista lateral
- 2. Ausentes

93. Columna

- 0. Fuertemente arqueada
- 1. Ligeramente arqueada
- 2. Recta

94. Callo del labelo

- 0. Con una parte basal como placa
- 1. Sin una parte basal como placa

95. Alas de la columna

- 0. Sin alas triangulares basales en la vista lateral
- 1. Con alas triangulares basales en la vista lateral

96. Labelo

- 0. Con líneas ramificadas de color púrpura en la garganta
- 1. Sin líneas ramificadas de color púrpura en la garganta

97. Temporada de floración

- 0. En otoño
- 1. En invierno
- 2. En primavera

98. Rostelo

- 0. Sin un viscidio bien definido
- 1. Con un viscidio bien definido

99. Superficie estigmática

- 0. Proporción largo/ancho < 1,0
- 1. Proporción largo/ancho > 1,1

100. Lóbulos estigmáticos

- 0. No sobresaliendo en el margen inferior
- 1. Sobresaliendo en el margen inferior

101. Ovario

- 0. Liso
- 1. Escamoso

102. Pseudobulbos

- 0. Sulcados
- 1. Más arrugados

103. Número de internudos en el rizoma

- 0. 4 a 6
- 1. 3 a 4

104. Hojas

- 0. Coriáceas carnosas
- 1. Coriáceas cartáceas

105. Pétalos

- 0. Basalmente cuneados
- 1. Sub con garras

106. Cuniculus

- 0. Conspicuos > 2 mm de profundidad
- 1. Inconspicuos, < 2 mm de profundidad

107. Polinios inferiores

- 0. Oblongo cuadrados
- 1. Triangular oblanceolados
- 2. Caudículas liguliformes

Matriz de caracteres estructurales (107) para este estudio

Caracter	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
<i>L. albida</i>	1	1	1	1	1	2	2	2	1	1	2	1	2	0	2	0	1	1	1	2	0	1	1	1	2
<i>L. anceps</i>	1	1	1	1	1	2	2	1	1	0	1	1	2	1	0	1	1	0	1	2	0	1	1	1	2
<i>L. aurea</i>	1	0	1	1	1	2	2	2	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	2	2	1	1	0	1	2
<i>L. autumnalis</i>	1	1	1	1	1	2	2	1	1	1	1	1	3	0	2	1	1	1	0	2	1	1	1	1	2
<i>L. crawshayana</i>	1	1	1	0	1	2	2	2	1	0	0	1	1	0	2	0	1	0	1	1	1	1	1	1	2
<i>L. evermanniana</i>	1	1	1	0	0	1	1	2	1	1	0	1	3	0	2	0	1	0	0	2	0	1	1	1	2
<i>L. furfuracea</i>	1	1	1	1	0	2	2	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	2
<i>L. gouldiana</i>	1	1	1	0	0	2	2	1	1	1	2	1	2	1	1	1	1	0	1	2	1	1	1	1	2
<i>L. rubescens</i>	0	0	1	0	0	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	2	1	1	0	1	2
<i>L. speciosa</i>	1	1	1	1	0	2	1	2	1	2	3	1	2	1	0	1	1	0	0	2	1	1	1	1	0
<i>L. superbiens</i>	1	1	1	1	1	2	2	2	1	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	2
<i>L. halbingeri</i>	0	1	1	0	0	2	2	2	1	1	2	1	3	0	2	0	1	1	1	2	0	1	0	1	2
<i>C. purpurata</i>	3	0	0	1	0	3	3	0	0	2	2	0	0	0	2	0	1	1	2	2	1	0	0	1	2
<i>C. mossiae</i>	3	0	0	1	1	3	3	2	0	0	2	1	0	0	2	0	1	1	2	2	1	0	0	1	2
<i>B. negrilensis</i>	2	0	1	1	0	2	2	2	1	0	0	1	0	1	0	1	2	1	1	2	1	1	1	1	2

26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50
0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	2	1	2	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1
0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	2	1	1	0	1	1	0	1	1	1	2	0	1
0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	2	1	0	0	1	1	2	1	1	1	2	1	0
0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	2	0	1
0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1
0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	2	0	1	0	1	2	1	1	1	1	1	0	1
0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	2	0	1	0	1	2	0	1	1	1	1	1	1
0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	2	1	1	1	1	0	0	0
0	0	1	2	1	0	0	0	1	1	2	0	0	2	1	0	2	2	1	1	1	0	3	2	1
0	2	2	3	1	2	1	2	1	2	1	1	2	0	1	0	1	1	2	1	1	1	1	0	1
1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	3	0	0	2	0	0	0	1	3	1	1	1	3	0	0
0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	2	1	2	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0
1	0	1	1	1	0	0	2	0	0	2	0	2	2	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0
1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	2	0	0	0	1	0	1	1	2	1	1	0	1	0	0
0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	2	1	1	0	1	2	2	1	1	0	1	0	0

51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70
1	0	1	1	1	0	1	2	0	0	1	2	1	0	1	0	0	0	1	0
1	2	0	0	0	1	1	2	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	2
0	4	0	0	0	1	1	2	0	0	1	2	1	0	1	1	1	1	0	2
1	2	0	0	0	1	1	2	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0
1	2	1	1	1	0	1	2	1	0	1	2	0	0	1	0	0	0	1	0
0	4	0	0	0	1	1	1	2	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0
1	2	1	1	1	0	1	2	0	0	1	2	0	0	1	0	0	1	2	0
0	4	1	1	1	0	1	2	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	1
1	2	1	1	1	0	1	2	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	2
1	1	1	1	1	0	1	2	0	0	1	2	0	1	1	0	0	1	2	0
1	2	1	0	1	0	1	2	1	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	2
0	4	1	0	1	0	1	2	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	1
0	4	0	0	0	1	1	2	0	0	0	1	1	0	1	1	2	1	2	0
0	4	1	1	1	0	1	2	0	0	0	2	0	0	1	0	2	1	1	0
0	4	1	2	2	0	1	2	0	0	1	2	0	0	1	1	0	0	0	0

71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90
1	1	0	2	0	1	2	2	3	2	0	1	1	1	1	0	2	1	1	2
1	2	0	1	0	0	1	2	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	2
0	0	0	2	0	1	4	0	0	2	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1
1	1	0	2	0	1	2	2	1	2	0	1	1	1	1	0	2	1	1	2
1	1	0	2	0	1	2	2	3	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	2
1	1	0	2	0	1	2	1	1	2	0	1	1	1	1	0	2	1	1	2
1	1	0	0	1	1	2	1	1	3	0	1	1	1	1	0	2	1	1	2
1	1	0	1	0	1	1	2	2	2	0	1	1	1	1	0	2	1	1	2
0	0	0	2	0	1	4	0	0	4	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1
1	0	0	0	2	1	3	1	1	3	0	1	1	1	1	0	2	1	1	2
0	2	1	2	0	0	0	3	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
0	2	0	2	0	0	0	3	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
1	1	1	2	2	0	1	2	3	5	0	1	1	1	0	0	1	1	1	2
1	1	1	1	2	0	2	2	3	5	0	1	1	1	0	0	0	1	1	2
1	1	1	2	0	1	1	2	3	5	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1

91	92	93	94	95	96	97	98	99	100	101	102	103	104	105	106	107
2	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1
1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1
2	1	2	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0
2	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1
2	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1
2	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1
1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1
2	1	2	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0
2	1	1	1	0	1	2	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1
0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	2	2	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	2
1	2	2	1	0	0	2	0	0	0	0	1	0	0	0	1	2
0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0