



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

Escuela Nacional de Estudios Profesionales
" I Z T A C A L A "

**ANATOMIA COMPARADA DEL APARATO
ESTOMÁTICO EN EL GÉNERO
Epidendrum (ORCHIDACEAE)**

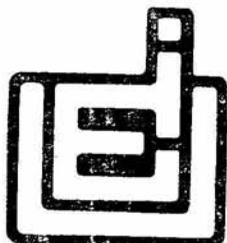
T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

B I O L O G O

P R E S E N T A

CARLOS JAVIER GARCIA CRUZ



Los Reyes Iztacala, Edo. de Méx.

Julio 1989



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.

Esta investigación se realizó en el Laboratorio de Fisiología Vegetal, de la Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala, en colaboración con el Herbario de la Asociación Mexicana de Orquideología, A.C., bajo la dirección del Biólogo José Luis Andrade Torres.

*Al Ing. Eric Hágsater, que ha luchado por la conservación de la naturaleza y su inmenso afán por conocer lo mejor posible a la familia **Orchidaceae** y en especial al género **Epidendrum**.*

Carlos Javier

DEDICATORIA

A mi madre Ma. Luisa †, que un día me arrulló en sus brazos cubriéndome de amor y ternura, llenándome de confianza y seguridad. Gracias madre por haberme dado mucho de ti donde quiera que estes.

A mi padre Juan †, que con sus consejos, sabiduría y disciplina, moldeó mi carácter para llegar a ser lo que ahora soy. Gracias padre por lo mucho que me diste.

A mis hermanos Fernando, Rafael, Julio y Miguel, por su apoyo, confianza y motivación, que supieron darme en los momentos más precisos. Gracias a todos por ser mis hermanos.

De manera muy especial a mi hermana Mirella, por haberse convertido en un pilar en la familia y por su gran don de escucharnos cuando la necesitamos. Gracias Mire por permitirme contar contigo.

A mis sobrinos, que de alguna manera pusieron grandes momentos de alegría en algunas etapas de mi vida.

A mis amigos, con los cuales me formé durante todos éstos años de estudio donde quiera que se encuentren.

A Olivia.

Carlos Javier

AGRADECIMIENTOS

Al Biól. José Luis Andrade T., por su apoyo, dirección y revisión de los escritos durante la realización de éste trabajo.

Al Ing. Eric Hågsater, por haber sugerido el tema y por haber proporcionado el material vivo, así como también en la identificación de las especies. Por todos sus consejos y aportaciones para enriquecer éste trabajo.

Al Biól. Alberto Arriaga, por haberme permitido el uso del microscopio fotónico y el material necesario del Laboratorio de Fisiología Vegetal.

Al Biól. Alfonso Lugo, por permitirme el uso del microscopio de contraste de fases, así como también la cámara clara, por todas las facilidades y disposición que me brindo para tomar las fotografías.

A la Biól. Olivia Hernández, por su ayuda en el trabajo de laboratorio y recopilación de información, así como también por la revisión minuciosa de los manuscritos durante todo el tiempo en que realicé éste trabajo.

Al Biól. Ignacio Aguirre, por sus consejos y aportaciones en la realización de la técnica de montaje de preparaciones.

Al Instituto Chinoín, por proporcionar los medios y material de papelería y tinta, durante la redacción y mecanografiado de éste trabajo, y por haber proporcionado algunos reactivos para las técnicas.

A todos aquellos que de alguna u otra forma contribuyeron y me apoyaron para la realización del presente trabajo.

INDICE

	<i>pag.</i>
Resumen -----	1
Introducción -----	3
<i>Objetivos generales.</i> -----	4
<i>Objetivos específicos.</i> -----	4
Antecedentes -----	5
I.- <i>Generalidades de la familia Orchidaceae.</i> -----	5
II.- <i>El género Epidendrum L.</i> -----	6
III.- <i>Importancia de la superficie foliar en la taxonomía.</i> -----	9
IV.- <i>El aparato estomático.</i> -----	11
Material y Método -----	21
Resultados y Discusión -----	24
I.- <i>Desarrollo del aparato estomático.</i> -----	24
II.- <i>Aparato estomático maduro.</i> -----	29
III.- <i>Análisis del fenograma.</i> -----	35
IV.- <i>Grupos de Epidendrum.</i> -----	43
Conclusiones -----	48
Recomendaciones -----	49
Bibliografía -----	50
Apéndice A -----	53
Apéndice B -----	61

RESUMEN

*La familia **Orchidaceae** es una de las más grandes familias de las plantas con flores, reúne aproximadamente 30.000 especies distribuidas dentro de 775 géneros, tiene una distribución cosmopolita, se dice que es una familia con alto grado de especiación y en constante evolución.*

*El género **Epidendrum** fué descrito por Lineo en 1753 en su obra "Species Plantarum", él asignó éste nombre a todas las especies epifitas que se conocían en esa época. Conforme aumentó el conocimiento de las orquídeas tropicales, el concepto planteado por Lineo se volvió más difícil de interpretar, una vez vista la gran variación de orquídeas que se colocaban dentro de éste género, la definición se ha ido modificando sucesivamente hasta que se tuvo que llegar a designar un nuevo tipo en un Congreso Internacional de Botánica. Debido a todo ello ha sido considerado el género "basura" de la tribu **Laelinae**, donde se coloca todo lo que no queda claramente en otros.*

*Actualmente se han separado muchos otros géneros del género **Epidendrum**, sin embargo, han sido muchos los intentos por tratar de esclarecer de la mejor manera a dicho género, pero el problema real no a cambiado, es decir, el conflicto está en decidir qué características definen a **Epidendrum**, para que de ésta manera se pueda definir que especies deberán estar ahí y cuales no. Actualmente no se tienen los suficientes criterios para poder discernir.*

Por otro lado la anatomía foliar se ha utilizado como criterio taxonómico principalmente en lo que se refiere a taxa altos. Dentro de la anatomía foliar, los estomas han sido ampliamente usados con fines taxonómicos, utilizado el modo de desarrollo, el arreglo espacial de las células vecinas, el número de células subsidiarias, etc. Una razón por la que se cree que la anatomía estomática puede ser de utilidad en la taxonomía es que géneros y familias presentan un patron en particular, sin embargo también se da el caso de que en una misma planta se presentan dos patrones a la vez.

*El presente trabajo intenta proporcionar una herramienta más para la clasificación del género **Epidendrum**, determinando qué tipo de desarrollo tiene el aparato estomático y el tipo de aparato estomático que presentan cada una de las especies estudiadas, para que en base a éstas características se puedan separar por grupos.*

*El género **Epidendrum** en lo que se refiere al desarrollo del aparato estomático, presenta un tipo de desarrollo perígeno básicamente, encontrando sus dos variantes, es decir, hemiperígeno cuando se forman únicamente dos células subsidiarias, y euperígeno cuando hay formación de cuatro células subsidiarias.*

El aparato estomático, es de dos tipos de manera general, el primero de ellos es diacítico mientras que el segundo es tetracítico; las células subsidiarias son básicamente trapezoides y en ocasiones una de ellas se divide en dos originando tres células, y muy raramente ambas para formar cuatro células alrededor de la célula guarda.

*En este trabajo se encontraron dos grandes grupos **A** y **B**, un pequeño grupo **C** y una especie que quedó completamente aislada **E. aff. moritzii**; dentro de los dos primeros grupos se concentró la mayor parte de las especies, por lo que fué necesario subdividirlo en subsecciones, encontrando que algunas de éstas concordaban con los grupos naturales que maneja Hágsater (1984). Pero en su mayoría están más estrechamente relacionados con el lugar en donde viven que con su parentesco filogenético, así tenemos que el grupo **A** reúne especies de humedad constante (sus estomas son superficiales en la mayoría de los casos), y el grupo **B** a especies donde se presenta una época de sequía (sus estomas son hundidos básicamente).*

*El género **Epidendrum** se caracteriza por presentar un desarrollo de tipo perigeno y un aparato estomático diacítico. El estudio del aparato estomático con fines taxonómicos es importante para la clasificación del género, pero es necesario complementarlo con otros estudios de cualquier tipo, ya sea anatomía foliar, estudios de ultraestructura, fisiología, etc.*

INTRODUCCION

*Carl Von Linné, el famoso naturalista sueco (1707-1778), nombró al género **Epidendrum** utilizando las dos palabras griegas **epi**=encima y **dendron**=árbol, lo que significa plantas que viven encima de árboles, es decir, que son epífitas. El dió este nombre a las 15 especies epífitas provenientes de los cinco continentes, las que describió en su obra "Species Plantarum" en 1753. Es el género más grande quedando reducido a las orquídeas neotropicales, tiene 1.000 especies que se distribuyen en América Tropical (Hamer, 1974).*

*Así tenemos que para el género **Epidendrum** L. desde el siglo XVIII, cuando Linné escribió su "Species Plantarum", los botánicos Europeos conocían muy pocas orquídeas epífitas y parecía muy razonable y práctico clasificar a todas aquellas que vivían sobre árboles dentro de éste género. A principios del siglo XIX, aumentó el conocimiento de plantas tropicales y el concepto Linneano de **Epidendrum** se volvió cada vez más difícil de manejar y se reconocieron muchos otros géneros epífitos. Con el tiempo fué necesario escoger una especie tipo para la aplicación del nombre **Epidendrum**, siendo seleccionado **E. nocturnum** Jacq., por el Congreso Internacional de Botánica realizado en Leningrado. De hecho ha estado evolucionando una definición clara de dicho género a través de los años, y éste ha continuado siendo algo así como un "basurero" para cualquier especie de la subtribu **Laelinae** (Dressler y Pollard, 1974).*

*Desde que fué descrito, han sido muchos los intentos por esclarecer de la mejor manera dicho género (Hågsater, 1984); sin embargo, el problema real no ha cambiado, es decir, el conflicto ha estado en decidir exactamente cuales son las características que identifican a **Epidendrum** y así, qué especies deberán estar ahí y cuales deberán ser separadas.*

La anatomía foliar tiene generalmente un valor como criterio de diagnóstico en el reconocimiento de los taxa, en especial en los niveles primarios de clasificación y filogenia de las angiospermas, se ha utilizado el modo de desarrollo de los estomas, su relación espacial con las células vecinas y la ausencia, presencia y número de células adjuntas (Florin, 1931; Foster, 1949; Metcalfe y Chalk, 1950, citados por Esau, 1959).

Otro punto que marca el estudio del complejo estomático como una herramienta deseable en la investigación taxonómica, es que géneros y familias muestran gran constancia en la posesión de un complejo particular, ya que existe una considerable variabilidad de un taxón alto a otro (Stebbins y Khush, 1961).

*El género **Epidendrum** de la familia **Orchidaceae**, sufre de los mismos problemas*

inherentes a cualquier género numeroso de plantas en su clasificación, es por esto y en base a lo anterior que se plantean los siguientes objetivos:

OBJETIVOS GENERALES:

*Describir el aparato estomático de treinta y siete especies de los diferentes grupos del género **Epidendrum**.*

Analizar si éste carácter puede ser útil para la clasificación de grupos dentro del género.

OBJETIVOS ESPECIFICOS:

*Observar el aparato estomático en epidermis de hoja de las treinta y siete especies del género **Epidendrum**.*

Determinar el tipo de aparato estomático para cada especie estudiada.

Determinar qué tipo de desarrollo presenta el aparato estomático en cada especie estudiada, y

*Analizar si es factible separar los diferentes grupos de especies del género **Epidendrum** con base a éstos criterios.*

ANTECEDENTES

I.- GENERALIDADES DE LA FAMILIA ORCHIDACEAE

DISTRIBUCION

La Orchidaceae es una de las más grandes y diversas familias de plantas, (comprende de 25.000 a 30.000 especies aproximadamente, incluidas en más de 725 géneros) incluyendo en un tiempo entre una décima y una catorceava parte de todas las especies de plantas con flores. Este grupo, que está activamente evolucionando, es altamente especializado en adaptaciones que permiten la atracción, engaño y manipulación de insectos, así como mecanismos que han resultado útiles en la realización de la polinización cruzada, ha fascinado a los servidores desde los tiempos de Darwin (Dressler, 1981). Presenta una distribución cosmopolita, con representantes en todas las regiones fitogeográficas y climas, a excepción de las zonas polares y las montañas muy elevadas; pero la mayoría se localiza en el trópico (Foldvik y Lasser, 1969; Dressler, 1981).

En México las orquídeas se concentran en el sur y sureste del país, especialmente a una altitud de aproximadamente 1.000 m s.n.m., siendo Veracruz, Oaxaca, Chiapas y Guerrero los estados que presentan una mayor abundancia de especies. Otros estados que presentan una flora relativamente rica en especies son: Jalisco, México, Michoacán y las regiones más bajas de Puebla y San Luis Potosí.

Los estados de Tabasco, Campeche, Yucatán y Quintana Roo, por el hecho de tratarse de tierras muy bajas poseen pocas especies. Los estados septentrionales de México tienen poco que ofrecer debido, sobre todo, a sus climas relativamente secos (Wright, 1958). Dressler (1981) y Williams (1965) estima que existen aproximadamente 660 especies registradas para México, Soto (1989) por otro lado, estima que existen alrededor de 1.000 especies para México, y que muy pronto se alcanzará la cifra de 1.200 especies, debido a los constantes hallazgos de él y sus colaboradores.

CARACTERISTICAS DE LA FAMILIA ORCHIDACEAE

Naturalmente, las orquídeas comparten muchos rasgos con grupos relacionados de monocotiledóneas: venación paralela de la hoja, partes florales en tres, ovario infero, etc. De modo sorprendente, son muy pocas las características que distinguen a las orquídeas de todos los otros grupos de plantas.

Las mejores características que distinguen a la familia Orchidaceae son (Dressler 1981):

1.- Los estambres están todos en un lado de la flor, proporcionándole un arreglo simétrico. La mayoría de las orquídeas tienen un sólo estambre fértil, y sólo un género presenta tres, pero ya sean uno, dos o tres, los estambres están en un sólo lado de la flor.

2.- El estambre y el pistilo están al menos parcialmente unidos. En la mayoría de las especies están completamente unidos, de modo que forman una estructura, la columna.

3.- Las semillas son pequeñas y numerosas, carecen de cotiledones y endospermo. Algunas orquídeas primitivas tienen semillas más grandes y complejas que otras, pero invariablemente éstas se caracterizan por ser pequeñas y numerosas comparándolas con otras plantas.

4.- Las flores invariablemente tienen un labio o labelo, éste es realmente el pétalo modificado que está opuesto al estambre fértil, es diferente a los otros pétalos, por lo que recibe un nombre especial. Sin embargo, en algunas orquídeas el labelo no es muy diferente de los otros dos pétalos.

5.- La flor presenta generalmente el labelo hacia abajo, lo que se denomina flor resupinada. La resupinación es un fenómeno que está dado por varios procesos durante el desarrollo de la flor; algunas flores presentan el labelo hacia arriba lo que se denomina flor no-resupinada.

6.- Parte del estigma (el rosetelo) está involucrado en transferir el polen de una flor a otra.

7.- El polen usualmente está reunido en unas pequeñas masas o polinios, siendo uno de los rasgos más distintivos de la familia.

Muchas de las orquídeas presentan tallos engrosados en pseudobulbos, hojas muy carnosas o raíces engrosadas, dentro de las cuales se almacena agua y sustancias de reserva. Las orquídeas epífitas están provistas de un tejido esponjoso situado en la superficie de sus raíces, llamado velamen. En esta familia se presentan dos tipos de crecimiento, monopodial y simpodial. Las inflorescencias pueden ser terminales o laterales, unifloras hasta panículas de varios metros de longitud. La familia de las orquídeas presenta un origen monofilético a partir de las Liliiflorales (Foldvik y Lasser, 1969).

II.- EL GÉNERO EPIDENDRUM L.

DISTRIBUCION

Epidendrum, tomado en un sentido amplio, es uno de los más grandes géneros de la familia *Orchidaceae*, y es el género más grande de las orquídeas neotropicales, con una extensión

que va desde Carolina del Norte (E.U.A.) hasta la República de Argentina. Este es el grupo más ampliamente distribuido de orquídeas epífitas en el Hemisferio Occidental, ya que cuenta con 1,000 especies aproximadamente, estando admirablemente adaptadas a diversas condiciones medioambientales (Ames et al. 1936; Hamer. 1974).

En el complejo *Epidendrum* la mayor concentración de especies se localiza en Sudamérica y en especial en los Andes. Sin embargo, algunos de los grupos más claramente distinguibles del complejo se presentan en Centroamérica, y especialmente en Costa Rica y Panamá. Se distribuye desde las zonas costeras hasta los Páramos de Alta Montaña, pasando por todos los sistemas de vegetación, es decir, desde los 0 m hasta los 4,000 m s.n.m.; pero la mayor diversidad de especies se encuentra en los bosques de neblina y mesófilo de montaña entre los 1,000 y 3,000 m de altitud (Dressler. 1981a; Hágsater, com.per.).

En México, éste género se distribuye principalmente en los estados de Veracruz, Chiapas, Oaxaca, Guerrero y Michoacán. Sin embargo, en el lado norte del país se han encontrado registros en los estados de Durango, Sinaloa, Jalisco, San Luis Potosí, Nuevo León y Tamaulipas; con lo que respecta a la zona centro tenemos a estados como Morelos, Puebla y México, y al sur en los estados de Tabasco y Quintana Roo, se estima que existen actualmente 85 especies reportadas para México (Hágsater, com. per.).

DESCRIPCION DEL GENERO

El género *Epidendrum* se caracteriza por presentar plantas epífitas o litófitas, más raramente terrestres, muy pequeñas a grandes y robustas, cespitosas o colgantes, con el rizoma conspicuo o no; tallos generalmente tipo carrizo (cilíndricos), en ocasiones lateralmente aplanados, ocasionalmente engrosados o formando pseudobulbo, simples o ramificados, que sostienen de una a numerosas hojas disticas, comunmente coriáceas o suculentas, a veces herbáceas, lineares a elípticas u ovadas; inflorescencia terminal o lateral, más raramente apareciendo basalmente, un simple racimo o corimbosa a paniculada, una a muchas flores; sépalos extendidos a reflexos, libres o los laterales parcialmente unidos a la columna, pétalos extendidos o reflexos, parcialmente abiertos o hacia abajo, filiformes a ovado-lanceolados; labelo unido al cuerpo de la columna parcial o totalmente, entero a trilobado, ecalloso a pluricalloso con o sin carinas; columna recta o arqueada, clinandrio obsoleto a más corto o más largo que la columna, entero o lobulado, margen entero, dentado o fimbriado; antera terminal con o sin ornamentación, de forma variable; rostelo rajado o sinuado; polinios 4 ocasionalmente 2, subglobosos; viscidio semilíquido o viscoso, transparente a lechoso; ovario con o sin ornamentación, no inflado a inflado formando una bolsa hacia la mitad del ovario; nectario con o sin ornamentación, muy pequeño (sin traspasar el perianto) a muy profundo (penetrando

tres cuartos o más del ovario). dándole; **cápsula** con o sin ornamentación, cuello largo basal o apical o sin cuello (McVaugh, 1985; Hágsater en preparación).

CONCEPTO DEL GENERO EPIDENDRUM (PROBLEMÁTICA)

Cuando Linné estableció el género *Epidendrum* en el año de 1753, poco se conocía acerca de las orquídeas tropicales y se pretendió utilizar el nombre para todas las especies epífitas (Hágsater, 1981; 1984). Sin embargo, conforme aumentó el conocimiento de orquídeas epífitas fué necesario reordenar dicho género; desde entonces el género a través de los años ha venido siendo algo así como un "basurero" de nomenclatura para cualquier especie de la subtribu *Laelinae* (Dressler y Pollard, 1974). Los primeros estudiosos del género *Epidendrum* tales como Reichenbach filius, R. Schlechter, O. Ames, C. Schweinfurth, se basaban para la clasificación del género, en criterios de morfología gruesa, es decir, en características de fácil observación; por ejemplo, en la presencia o ausencia de pseudobulbos, tipo de hoja (coriacea, suculenta, herbacea), etc., ésto provocó la separación en grupos heterogéneos más artificiales que naturales.

Por otro lado el Alemán Brieger, sigue la misma escuela que Reichenbach.f., Ames y Schlechter, es decir, propone géneros basándose en características vegetativas, las cuales están probablemente más fuertemente relacionadas a factores ecológicos que filogenéticos; esto da como resultado grupos altamente artificiales. De acuerdo a ésto, en 1977 revive al género *Auliza* incluyendo especies con pseudobulbos fusiformes pero con flores muy diferentes. El género está basado en *E. ciliare* L. e incluye *E. oerstedii* Reichb.f., *E. parkinsonianum* Hook., *E. stamfordianum* Batem., *E. amblostoides* Hoehne y *E. laterale* Rolfe, éste es un grupo muy artificial (Hágsater, 1984).

Aceptar dicho criterio implica, en este caso, por ejemplo, colocar a *E. nocturnum* y a *E. ciliare* en grupos separados. Sin embargo son floralmente muy semejantes y forman híbridos naturales, ambos producen el mismo tipo de fragancia. La única diferencia en la cual se basa la separación, es la presencia o ausencia de los pseudobulbos, los cuales realmente no son más que engrosamientos del tallo. Sin embargo, reunir a dichas especies como *E. ciliare*, *E. stamfordianum* y *E. marmoratum* Rich. y Gal. con morfología floral muy diferente, no parece ser un criterio muy razonable.

Por su lado Hamer y Garay (Dressler, 1981a) utilizando exclusivamente una sola característica, y en base a ésta proponen la separación de los grupos, pero éste rasgo no es constante en dichos grupos; por ejemplo, en base a el número de polinios separan al género *Neowilliamsia*, pero éste número varía de 2-4, por lo tanto no es un buen criterio para la clasificación del género. Este criterio al igual que el anterior da como resultado grupos artificiales.

Dressler empieza a utilizar varias características para separar al género en grupos naturales. Hágsater al igual que Dressler utiliza varias características tales como la estructura morfológica fina de flores y órganos reproductores, fragancias florales, morfología del rostelo y la columna, etc., para separar al género en grupos filogenéticos naturales (Hágsater, com. per.).

*Actualmente los estudiosos de las orquídeas trabajan intensamente por solucionar el problema de el género **Epidendrum**, por ejemplo, Dressler y Pollard (1974), separan al género **Encyclia** de **Epidendrum** basándose en el tipo de rostelo que presenta la flor de uno y de otro. Esta estructura es importante en la polinización, **Encyclia** es polinizado por abejas, mientras que **Epidendrum** es polinizado en su mayoría por mariposas. Los trabajos de Halbinger en **Barkeria** (1972-1977) establecen el estatus para separar éste género de **Epidendrum** basándose en la morfología floral (Hágsater, 1984).*

*Actualmente, la postura del género **Epidendrum** comprende básicamente todas las orquídeas del Nuevo Mundo, en las cuales el labelo está unido a la columna y existe un tipo de "nectario" entre la columna y el labelo, la presencia de un rostelo rajado, ésta última característica fué exactamente descrita por Darwin (1862 citado en Hágsater, 1984). La carencia de éste rostelo rajado y el correspondiente viscidio fué la base para la separación de **Oerstedella** de el resto de **Epidendrum** por Hágsater (1981).*

*Si **Epidendrum** alguna vez va a ser entendido ya sea como un género grande con numerosas secciones, o como un conglomerado de géneros pequeños, el criterio a usar puede estar basado en la morfología floral y detalles finos de los órganos sexuales tales como la arquitectura de los granos de polen, el rostelo y otros detalles de la columna y fragancias florales y en segundo término las características vegetativas.*

Parece posible establecer grupos de especies por éste camino, pero actualmente los conocimientos son insuficientes para ser capaces de determinar si éstos grupos son realmente distinguibles o si existen especies intermedias las cuales hacen una segregación precisa imposible. Así como las plantas y cualquier otro grupo natural de organismos avanza, raramente pueden ser definidos o separados solamente en base a una o dos características muy claras y bien definidas. Así muchas especies mostrarán una característica particular, pero algunas especies pueden divergir de esa única característica; esa es la naturaleza de la evolución y la diferenciación, las cuales continúan a través del tiempo (Hágsater, 1984).

III.- IMPORTANCIA DE LA SUPERFICIE FOLIAR EN LA TAXONOMIA

Los caracteres florales fueron originalmente considerados por razones deductivas para

proveer el más valioso indicador de afinidades taxonómicas. Se pensaba que los aspectos de reproducción son más "esenciales" que otros y que se usan preferencialmente cuando se están clasificando plantas. No obstante ésta selección ha sido puesta a prueba a través del tiempo, ya que éstos aún se ocupan en gran medida para la mayoría de las descripciones y diagnósis botánicas. Esto puede atribuirse al hecho de que los caracteres florales están relativamente "conservados" en cuanto a variación evolutiva, así que la estructura floral es uno de los órganos que da mayor información de las relaciones filogenéticas actuales.

Los caracteres de la hoja son los más ampliamente usados de todos aquellos órganos que no son reproductivos. Su reputación de un bajo grado de confiabilidad en la determinación del parentesco o en la identificación, puede estar justificado por la existencia de formas similares, grados de subdivisión, disección, espesor y pubescencia, etc., en las hojas de las plantas. Las hojas deberán sin embargo, tener un número de ventajas teóricas sobre las flores como marcadores taxonómicos. Deben ser estrictamente comparables en un amplio rango taxonómico (todas las plantas vasculares), y deben estar generalmente presentes en las plantas por una gran parte de su vida. Por esta razón las hojas son de valor no sólo al tomar decisiones en taxonomía primaria, sino también en la determinación de plantas incompletas, por ejemplo, especímenes estériles, fragmentos arqueológicos, fósiles fragmentarios, contenidos fecales o estomacales, etc. (Stace, 1984).

Por motivos de comodidad es conveniente clasificar los caracteres de la superficie de la hoja dentro de diferentes categorías. Hickey (1979), reconoció nueve grupos de caracteres, muchos de éstos relacionados a características gruesas de la hoja (subdivisión, forma, orientación, etc.) y sólo cuatro de ellos se refieren al verdadero concepto de superficie de la hoja: textura, posición de las glándulas, tipo de venación y arquitectura de vellosidades. Barthlott (1981), menciona cuatro categorías de caracteres: el arreglo y la forma de las células (arquitectura primaria), el relieve fino de la pared celular externa (arquitectura secundaria), y las secreciones epicuticulares (arquitectura terciaria). Los dos esquemas anteriores reúnen los extremos opuestos (caracteres macroscópicos y subcelulares respectivamente), éstos dos aspectos son complementarios, es por esto que deben considerarse conjuntamente para completar el espectro real de la superficie de la hoja.

Stace (1984) con base a lo anterior proporciona una lista de siete categorías las cuales pueden ser de uso más general en la descripción de las características de la superficie de la hoja: 1) Tricomas, 2) Sistemas de Venación, 3) Células Epidérmicas, 4) Estomas, 5) Membrana Cuticular, 6) Secreciones Epicuticulares y 7) Estructuras Especiales.

EL APARATO ESTOMATICO Y SU IMPORTANCIA EN LA TAXONOMIA

Probablemente en los últimos 20 años han sido encausados más trabajos al estudio del desarrollo y estructura estomática, y sobre su uso en la fijación de parentesco taxonómico y camino evolutivo, que cualquier otro carácter de la hoja (Stace, 1984). Desde que el complejo estomático fué estudiado por primera vez por Strasburger (1866 citado por Stebbins y Khush, 1961), éste ha adquirido un intenso auge, siendo utilizado inclusive, como herramienta en la taxonomía de plantas superiores.

La forma, tamaño, distribución y orientación del estoma y los varios adelgazamientos y ornamentaciones de las paredes de las células guarda, son los caracteres que más frecuentemente tienen un valor taxonómico. Pero mucho más valioso, sin embargo, son las células circundantes al estoma; si ellas no son diferentes se conocen como células vecinas y si son diferentes se conocen como células subsidiarias (Cotthem, 1970).

Las células guarda difieren mucho en forma, tamaño y función de las otras células epidérmicas. Las células adyacentes a éstas pueden ser semejantes a las otras células epidérmicas, pero en la mayoría de los casos se distinguen de ellas tanto en su morfología como en su función. Las células acompañantes pueden estar relacionadas ontogenéticamente con las células oclusivas o no. Según la forma de las células oclusivas y acompañantes y su modo de desarrollo, se distinguen muchos tipos de estomas (Roth, 1976).

Otro punto que marca el estudio del complejo estomático como una herramienta deseable en la investigación taxonómica, es que géneros y familias muestran gran constancia en la posesión de un complejo particular, ya que existe una considerable variabilidad de un taxón alto a otro (Stebbins y Khush, 1961).

*El número, la forma y la distribución de las células subsidiarias es de considerable importancia en la clasificación de plantas, aunque su papel funcional sea pobremente entendido. No todos los patrones ontogenéticos son encontrados en todos los grandes grupos de plantas. Casi sin excepción, las **Briophytas** tienen desarrollo ageno, en las **Pteridophytas** es mesógeno o raramente ageno, en las **Dicotiledoneas** es cualquiera de los dos ya sea mesógeno o ageno y en las **Monocotiledoneas** puede ser perígeno o ageno. Estas diferencias están probablemente relacionadas con la posición que guarda el meristemo en la hoja, el cual es típicamente basal en **Monocotiledoneas** y apical y lateral en muchos grupos de plantas (Martin et al, 1983).*

IV.- EL APARATO ESTOMATICO

DESCRIPCION Y DEFINICION DEL APARATO ESTOMATICO

La epidermis de los órganos verdes epigeos de las plantas superiores se caracterizan muchas veces por la presencia de pares de células, de ordinario reniformes, que dejan entre sí un espacio abierto (ostiole o poro). Se denominan células oclusivas o guarda (que se encargan de regular el tamaño del poro) y, junto con el ostiole respectivo, constituyen el estoma (del griego *estoma*=boca), que sirve para el intercambio de gases así como para la eliminación del vapor de agua (transpiración). Estas últimas están rodeadas por células adjuntas o por células subsidiarias (acompañantes o auxiliares). Varios autores utilizan el término estoma para indicar el complejo estomático, es decir, células oclusivas más células subsidiarias o adjuntas; no existe una uniformidad en la definición y uso de los términos células "adjuntas" y "subsidiarias". En muchos casos las siguientes definiciones "clásicas" son utilizadas (Fryns-Classens y Cothem, 1973):

Células Adjuntas: Células que rodean inmediatamente a las células guarda y no difieren en forma y estructura de las otras células epidérmicas.

Células Subsidiarias: Células que rodean a las células guarda y son claramente diferentes de las otras células epidérmicas.

Existen básicamente dos tipos diferentes morfológicamente de células guarda (Fig.1). La forma más común es el tipo elíptico, en el cual el par de células guarda tiene forma de riñón. La otra forma es conocida como el tipo de las gramíneas (gramíneas) puesto que está restringido a las *Glumiflorae* (pastos y juncos) y consiste en un par de células guarda en forma de pesas (Martin et al. 1983).

Con lo que respecta a la familia *Orchidaceae*, en su gran mayoría, las células guarda están orientadas paralelamente a lo largo del eje de la hoja (Siebe, 1903; Solereder y Meyer, 1930; citados por Rasmussen, 1984). Ziegenspeck (1944; citado por Rasmussen, 1984), publicó una lista de orquídeas Europeas de hoja ancha, en la cual el número de desviaciones de la orientación longitudinal del estoma fue comparado con la venación; De acuerdo a la lista, la orientación longitudinal prevalece uniforme cuando la venación es curvada.

Las células guarda individualmente son reniformes (forma de riñón) y la cara externa de ambas es elíptica. Sin embargo, otros autores encontraron estomas con caras externas casi circulares en especies del género *Bulbophyllum*. Estomas que son más anchos que largos fueron reportados en *Pholidota imbricata* Lindl., *Sobralia macrantha* Lindl. y *Vanda teres* Lindl. por Solereder y Meyer (1930, citado por Rasmussen, 1984); y Siebe (1903, citado por Rasmussen, 1984) describió las células guarda con forma angular en *Apostasia*.

Otra característica que hasta ahora no se ha tomado en cuenta en las células guarda, es la presencia y/o ausencia de cloroplastos, ya que Zeiger (1988) encontró que el género

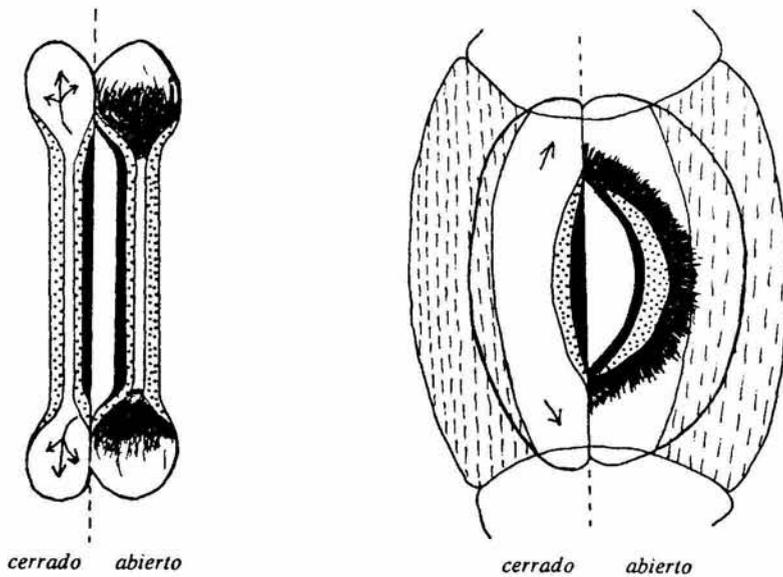


Figura 1.- Tipos de células guarda. Gramináceo (izquierda) y Eliptico (derecha). Area punteada, pared celular. Area ranurada; células subsidiarias laterales. Mârgen negro del estoma; bordes cuticularizados. Las Flechas en el lado izquierdo de cada figura muestran la direcci3n de la expansi3n/extensi3n celular que ocurre durante la apertura estomática (tomado de Stephen. Donkin y Martin. 1983).

Paphipedillum carecía de éstos, fué una característica a nivel genérico, en éste estudio trabajó con tres especies del género *Epidendrum* pero en éstas si existieron tales cloroplastos.

Las células subsidiarias de la familia *Orchidaceae*, han sido conocidas por más de 40 años (Solereeder y Meyer, 1930, citados por Rasmussen, 1984), contrariamente a las recientes declaraciones de que los *Orchidales* carecen de células subsidiarias (Williams, 1976). Rosso (1966), ilustró células subsidiarias en varias especies de *Cypripedioideae*. Williams (1975) aclara la situación de que las *Orchidaceae* no carecen de células subsidiarias. El número de células subsidiarias en orquídeas varía desde cero (estoma anomocítico) hasta seis o siete (estoma ciclocítico). En ocasiones, existen reportes contradictorios para un mismo grupo de orquídeas, por ejemplo; en *Paphipedillum*, las células subsidiarias fueron reconocidas por Rosso (1966), pero no así por Rutter y Wilmer (1979). Esto no necesariamente refleja diferencias en el material estudiado; por el contrario, refleja la naturaleza subjetiva de la definición de célula subsidiaria y los diferentes criterios utilizados para su reconocimiento (Rasmussen, 1984).

Los criterios más comúnmente usados son la configuración de las células y el tamaño de éstas. Sin embargo, en una especie de *Dendrochilum*, todo el aparato estomático incluyendo cuatro células subsidiarias, no es más grande que el promedio de las células epidérmicas. Las células subsidiarias laterales y polares a veces difieren con respecto al tamaño y las primeras tienden a ser más fácilmente reconocidas. Cuando ellas surgen como células perigenas, las células laterales a menudo se manifiestan por el desorden que crean en las filas de las células epidérmicas. Este criterio es utilizado ampliamente por Williams (1976, 1979).

Otro criterio por el cual las células subsidiarias pueden ser reconocidas es por el contenido y las características superficiales. Zorning (1904; citado por Rasmussen, 1984), observó que las células subsidiarias de algunas especies de *Coelogyne* sobresalen más de la superficie que las células epidérmicas. Los patrones cuticulares también pueden ayudar a distinguir células en asociación estrecha con células guarda y subsidiarias.

Las células subsidiarias fueron distinguidas por la ausencia de (oxalato de calcio?) cristales (Roux, 1954; Nayar et al, 1976). Zorning (op. cit.) notó gotas de aceite tanto en células subsidiarias como en células guarda en una especie de *Coelogyne*, mientras que dichas gotas estuvieron ausentes en células epidérmicas.

CLASIFICACION DEL APARATO ESTOMATICO

La terminología sobre patrones estomáticos aparentemente empieza con Prantl (1872; citado por Payne, 1979), quien describió fundamentalmente dos tipos ontogenéticos diferentes: el directo y el indirecto. Vesque (1889; citado por Stebbins y Khush, 1961 y Payne, 1979), propuso una terminología basada en los nombres de las familias las cuales presentaban dichas secuencias

ontogenéticas. El reconoció cuatro grandes categorías basándose en la presencia y arreglo de células accesorias, también en su modo de desarrollo; éstas fueron: *ranunculaceous*, *cruciferous*, *rubiaceous* y *labiatious* o *cariophyllaceous*. Por lo tanto, reconoció la relación que existe entre la ontogenia y el último patrón del arreglo celular de el complejo estomático.

Metcalf y Chalk (1950) mencionan, que cuando los estomas han completado su desarrollo (maduros), pueden ser clasificados de acuerdo a las formas de sus células subsidiarias. Las clases en las cuales pueden ser divididos son a menudo suficientemente distintas, para ser usadas como un diagnóstico para propósitos taxonómicos. Sin embargo, debe tomarse en cuenta que estomas con células subsidiarias de más de un tipo pueden aparecer al mismo tiempo en una misma hoja y que, como todos los caracteres taxonómicos, las formas de las células subsidiarias tienden a ser un poco intermedias en ciertas plantas. Es por esto que ellos sustituyen los términos puramente descriptivos *anomocítico* (*ranunculaceous*, sin patrón distinto de células subsidiarias), *anisocítico* (*cruciferous*, células guarda rodeadas por tres células, una notablemente más pequeña que las otras dos), *paracítico* (*rubiaceous*, células guarda flanqueadas por células subsidiarias con sus ejes largos paralelos al eje largo del estoma), y *diacítico* (*cariophyllaceous*, células guarda encerradas por dos células subsidiarias con su eje largo formando ángulo recto con el eje largo del estoma).

Por otro lado, Stebbins y Khush (1961) manejan cuatro grupos de estomas, los cuales dividen en base al número, forma y arreglo de las células subsidiarias; además mencionan que existe una correlación entre el tipo estomático y el hábito de crecimiento. Así reconocieron que todas las células subsidiarias diferenciadas de las monocotiledoneas son perigenas; ellos propusieron que aquellos tipos con cuatro o más células subsidiarias (perteneciendo a las familias tropicales y Ordenes con germinación hipógea y muchas plantas vasculares con hojas anchas en el cotiledón) fueron primitivas para la clase, mientras que los tipos con dos o ninguna célula subsidiaria especializada son avanzadas y derivadas por simplificación. Stebbins y Khush (1961), no introdujeron terminología verbal al añadir sus conceptos, distinguiendo sus grupos únicamente como tipo I, II, III y IV. Paliwal (1969) utilizando los mismos criterios que Stebbins y Khush divide al complejo estomático en seis grupos.

En 1965 Pant propuso una clasificación de tipos ontogenéticos en los cuales se reconocen tres grandes categorías (Fryns Classens y Van Cotthem, 1973):

Estoma Mesógeno: La célula guarda madre y todas las subsidiarias o una simple célula subsidiaria en forma de "anillo" son derivadas del meristemo.

Estoma Mesoperígeno: Las células ad juntas son de origen dual, las células vecinas son mesógenas y las otras perigenas.

Estoma Perígeno: Todas las células subsidiarias se derivan independientemente de la célula

A. Estoma Perigeno

- Tipo: 1.- *aperigeno*
2.- *monoperigeno*
3.- *diperigeno*
4.- *tetraperigeno*
5.- *hexaperigeno*
6.- *polyperigeno (cycloperigeno)*

B. Estoma Mesoperigeno

- Tipo: 7.- *anomo-mesoperigeno*
8.- *dia-mesoperigeno*
9.- *hemipara-mesoperigeno*
10.- *eupolo-mesoperigeno*
11.- *copolo-mesoperigeno*
12.- *aniso-mesoperigeno*
13.- *stauro-mesoperigeno*
14.- *cyclo-mesoperigeno*
15.- *para-mesoperigeno*

C. Estoma Mesogeno

- Tipo: 16.- *desmo-mesogeno*
17.- *euperi-mesogeno*
18.- *coperi-mesogeno*
19.- *duploperi-mesogeno*
20.- *dia-mesogeno*
21.- *para-mesogeno*
22.- *cyclo-mesogeno*
23.- *allelo-mesogeno*
24.- *aniso-mesogeno*
25.- *helico-mesogeno*
26.- *tetra-mesogeno*
-

Cuadro I: Muestra los 26 diferentes tipos ontogenéticos de estomas reconocidos por Fryns Classens y Cotthem (1973), así como la manera en la cual los clasificaron.

guarda madre, las cuales se dividen una sola vez para formar dos células guarda.

Fryns Classens y Van Cotthem (1973), tomando como base la clasificación de *Pant.* a cada categoría la subdivide en grupos, reconociendo 26 diferentes tipos ontogenéticos clasificados como se muestra en el Cuadro 1. Por otro lado, *Stevens y Martin (1978)*, definieron en mayor detalle la clasificación de *Pant.*, reconociendo siete grandes grupos, tres de los cuales (**ageno**, **hemiperígeno** y **euperígeno**) son subdivisiones de la categoría perígeno de *Pant.* y tres (**hemimesoperígeno**, **eumesoperígeno** y **hemimesógeno**) de su categoría mesoperígeno; el séptimo (**eumesógeno**) corresponde con el mesógeno de *Pant.* *Stevens y Martin (1978)* definen sus categorías como:

Ageno: La futura célula guarda está completamente rodeada por células ajenas.

Eumesógeno: El meristemo estomático está completamente rodeado por células mesógenas.

Eumesoperígeno: El meristemo estomático está completamente rodeado por células mesógenas y perígenas.

Euperígeno: El meristemo estomático está completamente rodeado por células perígenas.

Hemimesógeno: La futura célula guarda está parcialmente rodeada por células mesógenas y el resto rodeada por células ajenas.

Hemimesoperígeno: La futura célula guarda está rodeada por células mesógenas, perígenas y ajenas.

Hemiperígeno: La futura célula guarda está parcialmente rodeada por células perígenas, el resto está rodeada de células ajenas.

Payne (1979), con respecto a el ángulo entre la pared de división de la célula guarda y la pared de la célula dividida inmediatamente precedente y otras características propuso tres grupos para la clasificación de estomas:

Diamerístico: Célula guarda madre dividida con una pared formando ángulos rectos con la pared precedente.

Paramerístico: Célula guarda madre con la pared formando paralelas con la pared de la célula precedente.

Anomomerístico: Célula guarda madre con la pared dividida formando cualquier ángulo con la pared de la célula precedente.

Los primeros dos son subdivididos en patrones mesoperígenos y mesógenos, con categorías inferiores también en algunos casos. Comparando los sistemas de *Stevens y Martin*, y *Payne* debe notarse que el segundo no reconoce el patrón perígeno como una categoría válida. ¿Cuál de estos dos sistemas resultará ser el más útil?, habrá que esperar la prueba del tiempo (*Stace, 1984*).

Wilkinson (1980) por otro lado, en base al número y arreglo de las células subsidiarias con respecto a las células guarda reconoció seis grupos para estomas maduros:

Anisocítico: *Células guarda maduras rodeadas por células subsidiarias de igual tamaño.*

Anomocítico: *Células guarda maduras rodeadas por células epidérmicas no diferentes morfológicamente de las otras células epidérmicas.*

Ciclocítico: *Células guarda maduras rodeadas por un indeterminado número, a veces gran número de células subsidiarias similares, formando una circunferencia alrededor del par de células guarda.*

Diocítico: *Células guarda maduras rodeadas por un par de células subsidiarias con sus paredes comunes en ángulo recto al eje largo de las células guarda.*

Paracítico: *Células guarda maduras rodeadas por dos células subsidiarias flanqueadoras.*

Tetracítico: *Células guarda maduras rodeadas por dos células polares y dos células subsidiarias flanqueadoras.*

ONTOGENIA DEL APARATO ESTOMÁTICO

Los estomas se forman de las células de la protodermis (precursoras de la epidermis) mediante divisiones especiales. De manera general en las angiospermas se origina una célula madre (o célula precursora) en la protodermis por una división desigual; es decir, que las dos células hermanas que resultan de ésta división son desiguales en tamaño. De la célula más pequeña se forman entonces las células guarda por lo que recibe el nombre de célula guarda madre (CGM); mientras que de la célula más grande procede una célula epidérmica. La célula más pequeña se divide en dos células guarda que aumentan de tamaño mientras que la sustancia intercelular entre las dos células va a hincharse y deshacerse. De esta manera, las células guarda se separan una de otra en su parte central formando así la abertura estomática, o sea, el poro. Por crecimiento desigual entre las células guarda y las células adyacentes, las primeras pueden ser elevadas sobre la superficie o sumergidas debajo de ella o, por último, las células adyacentes pueden arquearse sobre ellas (Roth, 1976).

Durante el desarrollo de la hoja, los meristemas cortan, entre otras cosas células protodérmicas las cuales eventualmente maduran en células epidérmicas. Las células guarda y subsidiarias, también como los pelos y glándulas, no provienen directamente del meristemo, pero son el producto de células protodérmicas, las cuales vienen siendo meristemas secundarios. Las células adjuntas, son simplemente células protodérmicas, las cuales maduran en una posición confinada a las células guarda. Básicamente, el complejo estomático puede desarrollarse en tres diferentes vías; ageno, mesógeno y perígeno. En todos los casos las células guarda provienen de un meristemo estomático el cual, en plantas superiores al menos, es el producto más pequeño

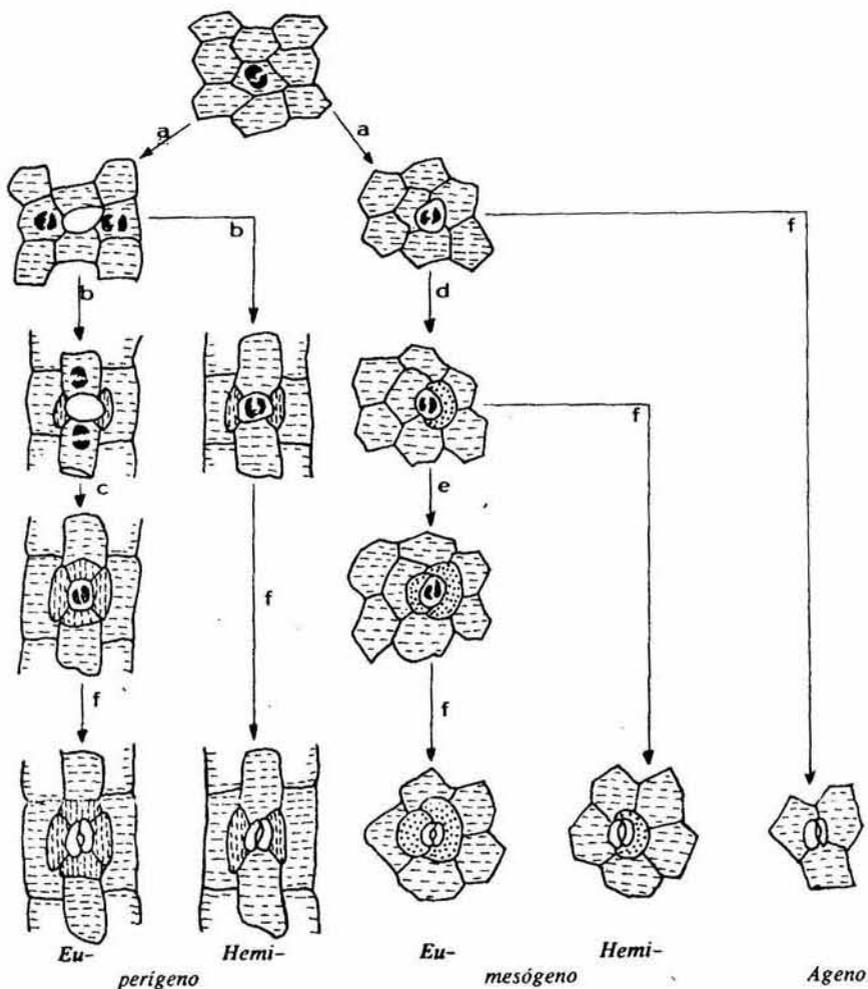


Figura 2.- Vías de desarrollo del complejo estomático. Célula protodérmica --> células epidérmicas/adjuntas (horizontalmente ranuradas); meristemo estomático ----> células guarda (en blanco); células subsidiarias perigenas (verticalmente ranuradas), y las células subsidiarias mesógenas (punteadas). Se muestra el desarrollo de: *a* meristemo estomático, *b* células subsidiarias laterales perigenas, *c* célula subsidiaria perigena polar, *d* célula subsidiaria mesógena, *e* segunda célula subsidiaria mesógena y *f* par de células guarda. Si las células guarda están completamente rodeadas y *f* par de células subsidiarias, su vía de desarrollo es el prefijo **eu-**, si están rodeadas y en contacto tanto de células subsidiarias como de células adjuntas, entonces se usa el prefijo **hemi-**. Muy ocasionalmente, las células guarda pueden encontrarse asociadas con ambas vías, células subsidiarias perigenas y mesógenas, entonces su vía de desarrollo es llamado **mesoperigeno** (tomado de Stephen, Donkin y Martin, 1983).

de una división asimétrica de una célula protodérmica (Martin et al, 1983.).

Desarrollo Ageno: El meristemo estomático se divide simétricamente una vez, para formar un par de células guarda. No existen células subsidiarias (Fig. 2).

Desarrollo Mesógeno: El meristemo estomático se divide más de una vez, para producir un par de células guarda y por lo menos una célula subsidiaria. La(s) célula(s) subsidiaria(s) mesógena(s) provienen de una división asimétrica antes que el meristemo finalmente se divida simétricamente para formar las células guarda (Fig. 2).

Desarrollo Perígeno: Como en el desarrollo ageno, el meristemo estomático sufre una simple división simétrica para formar un par de células guarda. Sin embargo, la célula protodérmica confinada al meristemo estomático viene siendo un meristemo secundario que se divide en una o dos células hijas cerca del meristemo estomático (Fig. 2b, c) antes de que éste se divida (Fig. 2f). Las células subsidiarias perigenas, se desarrollan independientemente de el meristemo estomático.

En lo que respecta a las orquídeas, en un principio se creía que carecían de células subsidiarias, pero recientes trabajos han demostrado que se presenta el desarrollo mesoperígeno como lo reporta Williams (1975), así como Garay (1972, citado por Rasmussen, 1981) reporta el desarrollo hemimesógeno y ageno para la familia, Williams (1976) por su lado, encuentra el desarrollo perígeno. Con lo que respecta al aparato estomático maduro, en un principio se le asignó el tipo anomocítico por "carecer" de células subsidiarias. Sin embargo, Singh y Singh (1974) reportan el aparato estomático de tipo tetracítico para la familia *Orchidaceae*.

MATERIAL Y METODO

*Las hojas tanto maduras como de crecimientos nuevos fueron obtenidos del material cultivado en los invernaderos adyacentes al Herbario de la Asociación Mexicana de Orquideología A.C. México, de la colección del Ing. Eric Hágsater, Apartado Postal No. 53-123, México 11320. Las treinta y siete especies estudiadas de los diferentes grupos del género *Epidendrum*, así como su número de colecta y las iniciales de los colectores, se muestran en el Cuadro 2.*

Los crecimientos nuevos, así como las hojas maduras fueron colectadas en las primeras horas de la mañana, es decir, entre las 8:30 y las 10:30 A.M. debido a que en las primeras horas de la mañana es posible encontrar frecuentemente células en división. Para los primeros se tomaron los dos o tres crecimientos jóvenes apicales y para las hojas maduras se utilizó la cuarta hoja, se consideró como la primera la apical y la última la que se encontraba en la parte basal. En los crecimientos jóvenes, el área que se utilizó para su estudio fue de la región basal hacia la parte media de la hoja; para las hojas maduras la zona media y/o central de la hoja.

Los crecimientos jóvenes fueron preparados para su estudio siguiendo el método que menciona Williams (1976), el cual consiste en fijar las muestras en una mezcla de 3:1 etanol al 100%: ácido acético glacial, a temperatura ambiente durante 24 hr., posteriormente cada muestra es cortada en tiras de 1 cm de largo por 5 mm de ancho y se tiñen con colorante acetocarmín al 1%, calentándolo suavemente con una lámpara de alcohol.

Para estudiar las hojas maduras, éstas fueron preparadas de acuerdo al método de Metcalfe y Chalk (1950), en el cual las hojas se fijan en formol-alcohol-ácido acético (FAA), durante 24 hr., a temperatura ambiente. Posteriormente la cara que se quiere estudiar se coloca sobre un portaobjetos y se le agrega unas gotas de hipoclorito de sodio al 6% (blanqueador "Cloralax"). Después con una navaja fina se va raspando el material de exceso hasta obtener la epidermis buscada, finalmente es lavada con alcohol o con agua. En ambos casos se realizaron preparaciones semipermanentes en glicerina blanca o incolora.

Para determinar qué tipo de desarrollo presenta el aparato estomático se utilizó el criterio de Stevens y Martin (1978), y para determinar de qué tipo es el aparato estomático maduro, se utilizó el criterio de Wilkinson (1980). Por otra parte se realizaron mediciones con la reglilla ocular del microscopio fotónico de campo claro Carl Zeiss Mod. 47345, del ancho y el largo del estoma para determinar la forma de las células guarda tomando el siguiente criterio: Circular cuando la diferencia entre el ancho y el largo no es mayor a 1.5 micras; Elíptico cuando

NOMBRE DE LA ESPECIE	NUM.COL.
<i>Epidendrum acuñae</i> Dressler	EH 6711
<i>Epidendrum brevenium</i> Lindl.	EH 7719
<i>Epidendrum hololeucum</i> Barb.Rodr.	EH 7869
<i>Epidendrum laucheanum</i> Rolfe ex Bonhof.	EH 8087
<i>Epidendrum excisum</i> Lindl.	EH 7768
<i>Epidendrum turialvae</i> Reichb.f.	EH 7118
<i>Epidendrum platystigma</i> Reichb.f.	EH 6922
* <i>Epidendrum longicaule</i> (L.O.Wms.)L.O.Wms.	EH S.N.
<i>Epidendrum tunguraguae</i> Schltr.	EH 7754
<i>Epidendrum pfavii</i> Reichb.f.	EH 8186
<i>Epidendrum aff. geminiflorum</i> H.B.K.	EH 7521
<i>Epidendrum cnemidophorum</i> Lindl.	EH 4306
<i>Epidendrum cf. piliferum</i> Reichb.f.	EH 5380
<i>Epidendrum sp. nov</i>	EH S.N.
<i>Epidendrum anceps</i> Jacq.	MAS 2668
<i>Epidendrum leucochilum</i> Lindl.	EH 7579
<i>Epidendrum oaxacanum</i> Rolfe	EH 4069
* <i>Epidendrum durangense</i> Hágsater & Holman	EH 4666A
* <i>Epidendrum lacertinum</i> Lindl.	EH 5034
* <i>Epidendrum aff. paniculatum</i> Ruiz & Pav.	EH 7699
<i>Epidendrum trianthum</i> Schltr.	EH 5159
<i>Epidendrum diffusum</i> Sw.	EH 6101
<i>Epidendrum ramosum</i> Jacq.	EH 9312
<i>Epidendrum englerianum</i> Lehm.& Kraenzl.	EH 6889
<i>Epidendrum trachythece</i> Schltr.	EH 2761
<i>Epidendrum nitens</i> Reichb.f.	EH 2845
<i>Epidendrum sp.</i>	EH 5288
<i>Epidendrum macroclinium</i> Hágsater	MAS 2764
* <i>Epidendrum glumibracteum</i> Reichb.f.	EH 8453
* <i>Epidendrum octomerioides</i> Schltr.	EH 6995
<i>Epidendrum ilense</i> Dodson	EH 6053
<i>Epidendrum cf. funckii</i> Reichb.f.	EH 7748
<i>Epidendrum aff. moritzii</i> Reichb.f.	EH 5075
<i>Epidendrum nubium</i> Reichb.f.	EH 5772
<i>Epidendrum ledifolium</i> Rich.& Gal.	EH 5837
<i>Epidendrum cf. nubium</i> Reichb.f.	EH 5770
* <i>Epidendrum rugulosum</i> Schltr.	EH 8831

Cuadro 2.- Muestra las 37 especies que fueron estudiadas en el presente trabajo, adelante de cada especie se encuentra el descriptor de la misma. En el número de colecta se incluyen las iniciales de los colectores (Eric Hágsater (EH) y Miguel Angel Soto (MAS)). * En estas especies no se muestreo desarrollo estomático.

el largo es mayor que el ancho de 3 micras como mínimo y; Semi-elíptico cuando el ancho es mayor que el largo por 1.6 micras y cuando el largo es mayor que el ancho entre 1.6 y 2.9 micras. Se midió el grosor de las paredes celulares de las células subsidiarias con la reglilla del ocular del microscopio fotónico de campo claro, tomando como paredes delgadas aquellas menores a 4 micras y gruesas de 4.1 micras en adelante. Se calculó el índice estomático con la fórmula que se muestra abajo, se determinó si el estoma se encontraba hundido o superficial y, finalmente se realizaron dibujos tanto de desarrollo como de estomas maduros con la ayuda de la cámara clara del fotomicroscopio de contraste de fases Carl Zeiss Mod. 47 3012-9902, así como también se tomaron fotografías en el mismo microscopio.

Los datos de vegetación así como su hábito para cada especie fueron obtenidos de la base de datos del Herbario de la Asociación Mexicana de Orquideología, A.C., y complementados con las notas de colectas.

Para analizar los resultados se estandarizaron los datos que corresponden al ancho, largo e índice estomático, posteriormente se realizó un análisis de clasificación por el método de Distancia Taxonómica, y finalmente se realizó un fenograma utilizando el método del ligamento promedio ponderado (Crisci et al, 1983).

$$IS = \frac{\text{No. de estomas}}{\text{No. de estomas} + \text{No. de células epidérmicas}} \times 100$$

RESULTADOS Y DISCUSION

I.- DESARROLLO DEL APARATO ESTOMATICO

Las hojas jóvenes o crecimientos nuevos se pueden dividir en tres zonas básicamente (Fig. 3a); la primera de ellas que es la basal se caracteriza por presentar células pequeñas tanto indiferenciadas como en vía de diferenciación, es decir que ésta zona es donde se llevan a cabo todas las divisiones celulares para dar origen a las células tanto estomáticas como células epidérmicas (Fig. 3b), además es la zona que tiñe más fuertemente al aplicar el colorante. La segunda zona que corresponde a la región media del crecimiento, es donde las células una vez divididas van a estructurarse y a distribuirse en la hoja (Fig. 3c); y finalmente la tercer zona que corresponde a la región apical de la hoja joven, se caracteriza por presentar células maduras y bien definidas las cuales únicamente les hace falta crecer (Fig. 3d), lo cual harán en su siguiente etapa que corresponde a las hojas maduras como tal.

Para describir el desarrollo del aparato estomático me voy a referir exclusivamente a la primer zona anteriormente descrita, la cual se dividió en tres regiones, pues es ahí donde se lleva a cabo dicho proceso. En la región basal es donde se realiza la primer división en el desarrollo estomático, ésta ocurre en las células epidérmicas no diferenciadas, es una división de tipo asimétrica, es decir que se forman dos células hijas donde una de ellas es más grande que la otra. La célula más grande da origen a una célula epidérmica, mientras que la célula pequeña da origen a la célula guarda madre (Fig. 4a). Esta se caracteriza por ser más pequeña que el resto de las células epidérmicas, con una forma de barril (Fig. 4b), sus paredes celulares son más patentes con la luz del microscopio que las paredes de las células epidérmicas, debido a esta propiedad se dice que son refractivas (Williams, 1975); el núcleo es más denso y más fuertemente teñido que el núcleo del resto de las células epidérmicas.

Ahora bien, en la región media es donde se realiza la segunda división, ésta ocurre en las filas o hileras de células más próximas o adyacentes a la célula guarda madre, ésta división se puede presentar en cualquiera de los dos lados de dicha célula (Fig. 4c). Estas divisiones dan origen a paredes celulares que son oblicuas al eje principal de las hojas, generalmente ocurre una división oblicua a cada una de las células laterales que están al lado de la célula guarda madre. El resultado de éstas divisiones oblicuas es una célula trapecoide a cada lado de la célula guarda madre, éstas células trapecoides forman lo que conocemos como células subsidiarias del estoma (Fig. 4d). La tercera y última división se lleva a cabo en los límites tanto de la zona basal como de la zona media de el crecimiento nuevo, ésta ocurre precisamente en las células

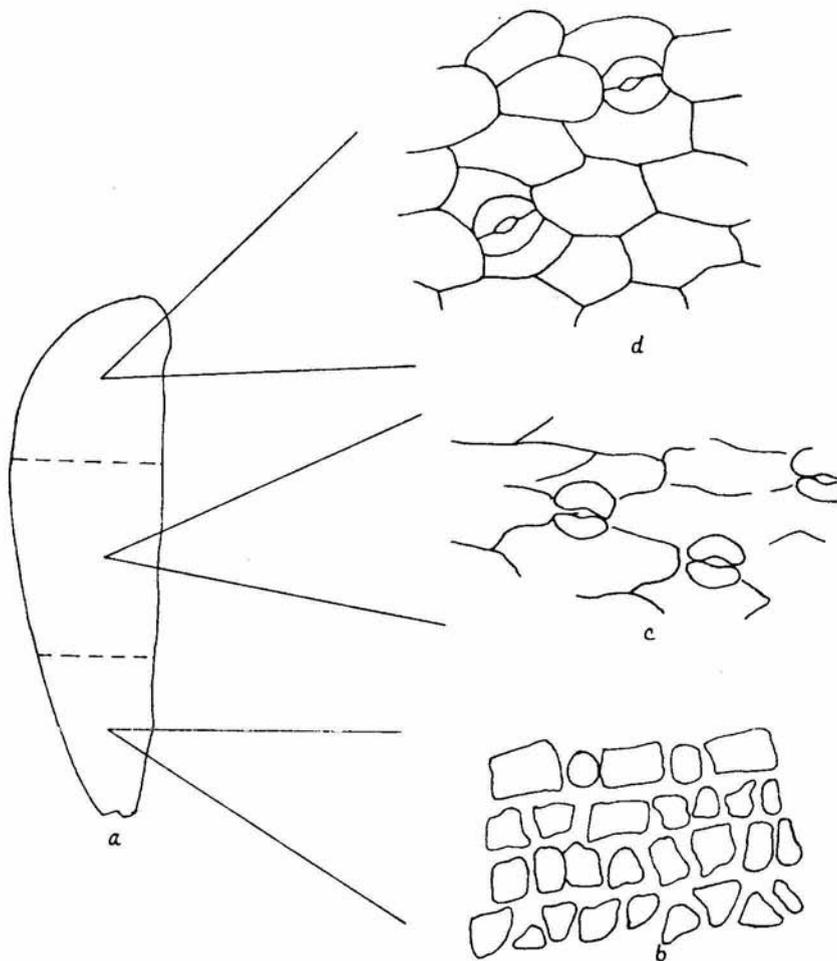


Figura 3.- *a* Muestra un crecimiento nuevo dividido en tres zonas con las células más características que podemos encontrar en cada una de ellas; *b* células no diferenciadas de la región basal del crecimiento; *c* células ya diferenciadas pero sin ningún arreglo en especial; y *d* arreglo final de las células completamente desarrolladas.

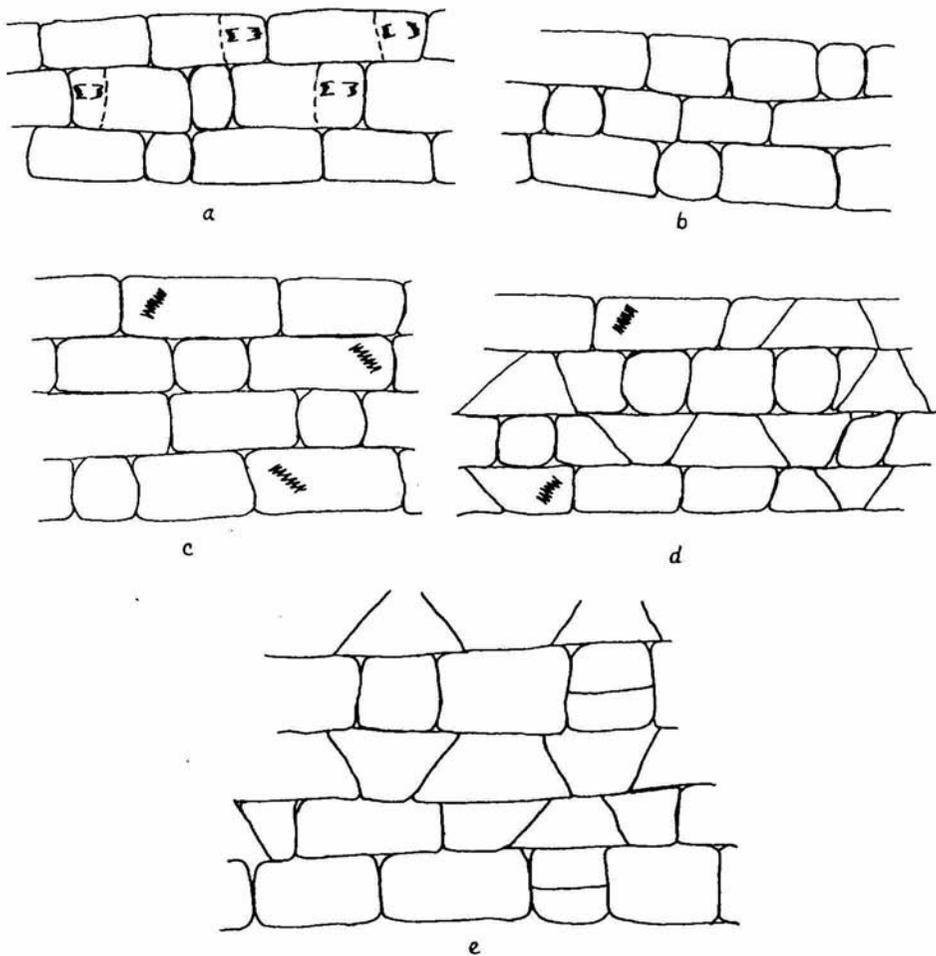


Figura 4.- Diferentes etapas del desarrollo del aparato estomático en *Epidendrum*: **a** células epidérmicas dividiéndose de manera desigual para formar las células guarda madre; **b** células guarda madre. nótese la forma y tamaño más pequeño que las demás; **c** división oblicua de las células vecinas a las células guarda madre; **d** formación de las células trapeczoides; y **e** división de la célula guarda madre. nótese que las células trapeczoides ya están formadas.

guarda madre la cual antes de dividirse ha cambiado de apariencia, es decir, su tamaño ha aumentado y su forma tiende a ser más cuadrada que la forma de barril que presentaba originalmente. Una vez formadas la células subsidiarias, la célula guarda madre se divide para formar lo que se conoce como células guarda, este tipo de división origina dos células hijas generalmente del mismo tamaño, formando así lo que conocemos como aparato estomático (Fig. 4e). El patrón de desarrollo anteriormente descrito se conoce como desarrollo hemiperígeno (Steven y Martin, 1978) y fue encontrado en la mayoría de las especies estudiadas del género *Epidendrum*, ya que se presentó en 19 especies, las cuales son: *E. turialvae*, *E. laucheatum*, *E. tunguraguae*, *E. pfavii*, *E. aff. geminiflorum*, *E. cnemidophorum*, *E. anceps*, *E. leucochilum*, *E. oaxacatum*, *E. trianthum*, *E. diffusum*, *E. englerianum*, *E. trachythece*, *E. sp.*, *E. cf. funckii*, *E. ilense*, *E. nubium*, *E. cf. nubium* y *E. ledifolium*.

Al desarrollo anteriormente descrito se encontró un par de variantes. La primera de ellas difiere en la división oblicua que se realiza ya formada la célula guarda madre, esto es, que para este caso dicha división no se realiza en ambos lados de la célula guarda madre, sino en un sólo lado, esto da como resultado una sola célula trapecoide (Fig. 5a-b) y la otra célula no tiene una forma definida como tal, su división es como la de las células epidérmicas. Aunque cabe mencionar que si se encuentran células con sus dos divisiones como se describió anteriormente, por el hecho de que la división de ambas células ocurre alrededor de la célula guarda madre se clasifica en el desarrollo perígeno y por poseer dos células subsidiarias, aunque una de ellas no sea trapecoide (célula adjunta), el tipo de desarrollo es hemiperígeno (Steven y Martin, 1978). Esta variante no fue muy común dentro del género *Epidendrum*, presentándose únicamente en 7 especies: *E. acuña*, *E. brevivenium*, *E. excisum*, *E. ramosum*, *E. nitens*, *E. aff. moritzii* y *E. platystigma*.

La segunda variante, la cual fue muy rara dentro del género, ocurrió al mismo nivel que la anterior, es decir, en la formación de las células trapecoides. A cada lado de la célula guarda madre hay divisiones oblicuas, que forman las células trapecoides al igual que en el primer desarrollo descrito, sólo que en este caso aparecen dos células más, una en cada polo de la célula guarda madre, las cuales van a pasar a formar lo que se conoce como células polares en el aparato estomático maduro. Estas células se originan por división simétrica de una célula epidérmica, en la mayoría de los casos observados, estas células se formaban después de haberse formado las células trapecoides (Fig. 5c-d). Este tipo de desarrollo origina cuatro células subsidiarias por lo que recibe el nombre de desarrollo euperígeno (Steven y Martin, 1978). La célula guarda madre es la última en dividirse como ocurrió en el desarrollo hemiperígeno. Este tipo de desarrollo se presentó únicamente en cuatro especies estudiadas, las cuales fueron: *E. hololeucum*, *E. cf. piliferum*, *E. sp. nov.* y *E. macroclinium*, sin embargo, en estas especies también

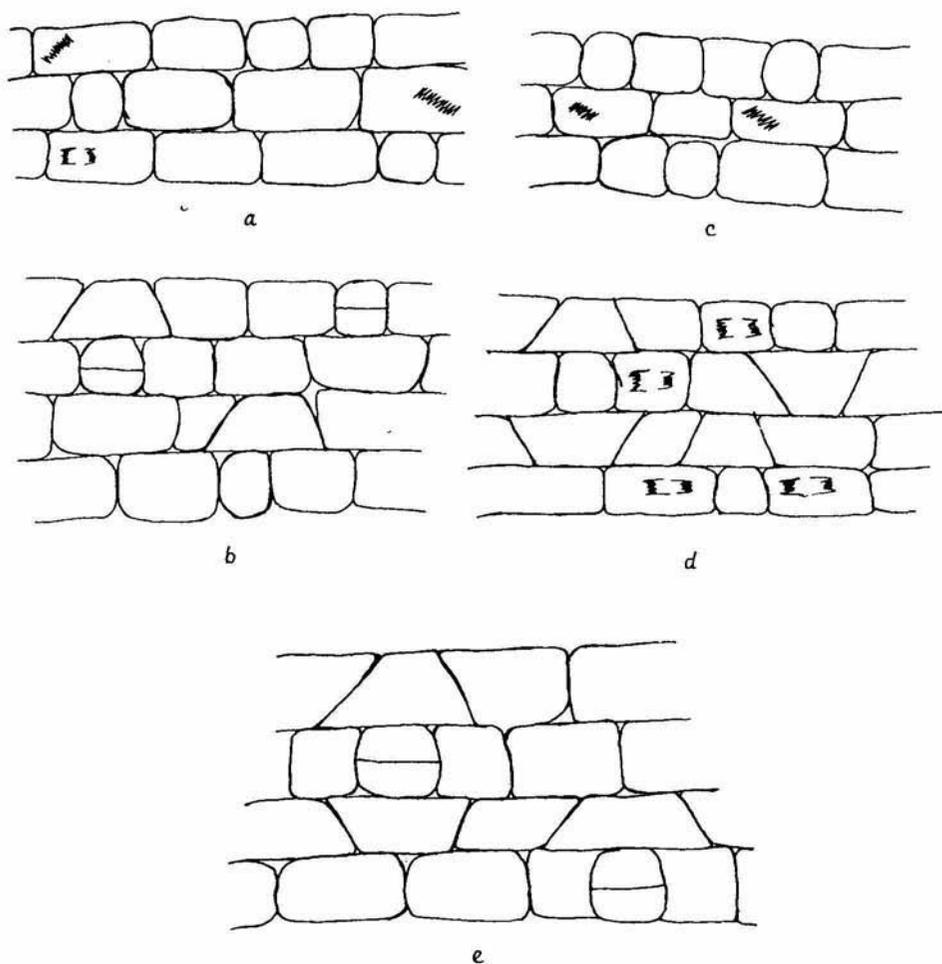


Figura 5.— Desarrollo estomático de *Epidendrum* donde se muestran sus dos variantes encontradas; **a-b** hemiperigeno y **c-e** euperigeno; **a** células epidérmicas en división para formar tanto células trapecoides como no trapecoides; **b** células subsidiarias formadas, la flecha indica la célula subsidiaria no trapecoide; **c** célula guarda madre ya formada, células trapecoides en formación; **d** formación de las células polares después de haberse formado las trapecoides; **e** cuatro células subsidiarias, dos polares y dos laterales (trapecoides).

se encontró el desarrollo hemiperígeno aunque no fue muy común.

II.- APARATO ESTOMÁTICO MADURO

El aparato estomático después de haberse formado pasa a su última etapa de desarrollo, la cual consiste en crecer y conformarse como va a quedar estructurado en la hoja madura. Esta etapa la realiza en la región media del crecimiento nuevo, dicha zona se caracteriza básicamente por dos aspectos, el primero de ellos se relaciona a la forma de la células, es decir, en esta parte de la hoja las células son muy largas y delgadas, en ocasiones con sus paredes celulares no bien definidas, no presentan un patrón estructural característico, lo que hace difícil su observación en el microscopio, además presenta una coloración blanca y una textura blanda al tacto; las células guarda, en su gran mayoría, si se definen sus paredes celulares y estas no sufren un alargamiento tan drástico como el resto de las células. El otro aspecto está relacionado con las células trapecoides, es decir, en esta zona debido a esos alargamientos pierden su forma y al pasar a la región apical muchas de ellas han cambiado su forma básica, pero algunas otras la mantienen como tal.

*Ahora bien el aparato estomático del género **Epidendrum** presentó básicamente dos tipos de arreglos básicamente, en uno de los cuales se observó una variación mínima. El primero de ellos (Fig. 6a) está caracterizado por presentar dos células subsidiarias y en su gran mayoría de forma trapecoide localizadas lateralmente a las células guarda, por lo que recibe el nombre de aparato estomático diacítico (Rasmussen, 1984); éste tipo presentó una pequeña variante, es decir, que el patrón es el mismo sólo que una de las células subsidiarias pierde completamente la forma trapecoidal, mientras que la otra la conserva, a menudo puede uno confundirse pensando que es solamente una célula subsidiaria. La célula subsidiaria no trapecoide es generalmente más grande y larga que la trapecoidal y su forma varía mucho (Fig. 6b) El segundo tipo presentó cuatro células subsidiarias, es decir dos células laterales y dos polares (Fig. 6c), las células laterales son más grandes que las células polares, y generalmente presentan una forma hexagonal, se podría decir que la forma trapecoidal se conserva en dichas células. Este tipo de aparato estomático recibe el nombre de aparato estomático tetracítico (Rasmussen, 1984).*

CELULAS GUARDA

La forma de las células guarda del género es la tradicionalmente llamada reniforme (forma de riñón), las cuales están rodeadas como se menciona anteriormente por dos y/o cuatro células subsidiarias. Además éstas células presentaron paredes celulares gruesas o delgadas;

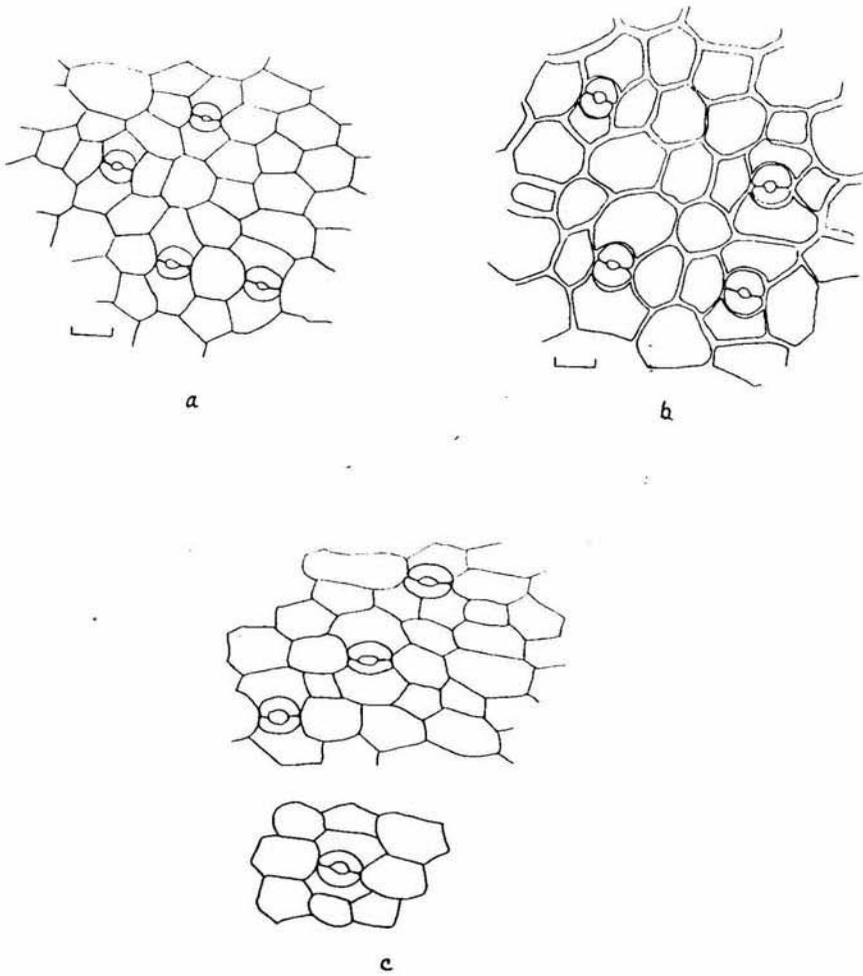


Figura 6.- Aparato estomático maduro de *Epidendrum* mostrando sus variantes: **a** aparato estomático diacítico, ambas células subsidiarias son trapecoides, *E. ilense*; **b** aparato estomático diacítico, una de las células no es de forma trapecoide, *E. sp.*; y **c** aparato estomático tetracítico, dos células polares y dos subsidiarias, *E. brevivenium*, (escala 30 micras).

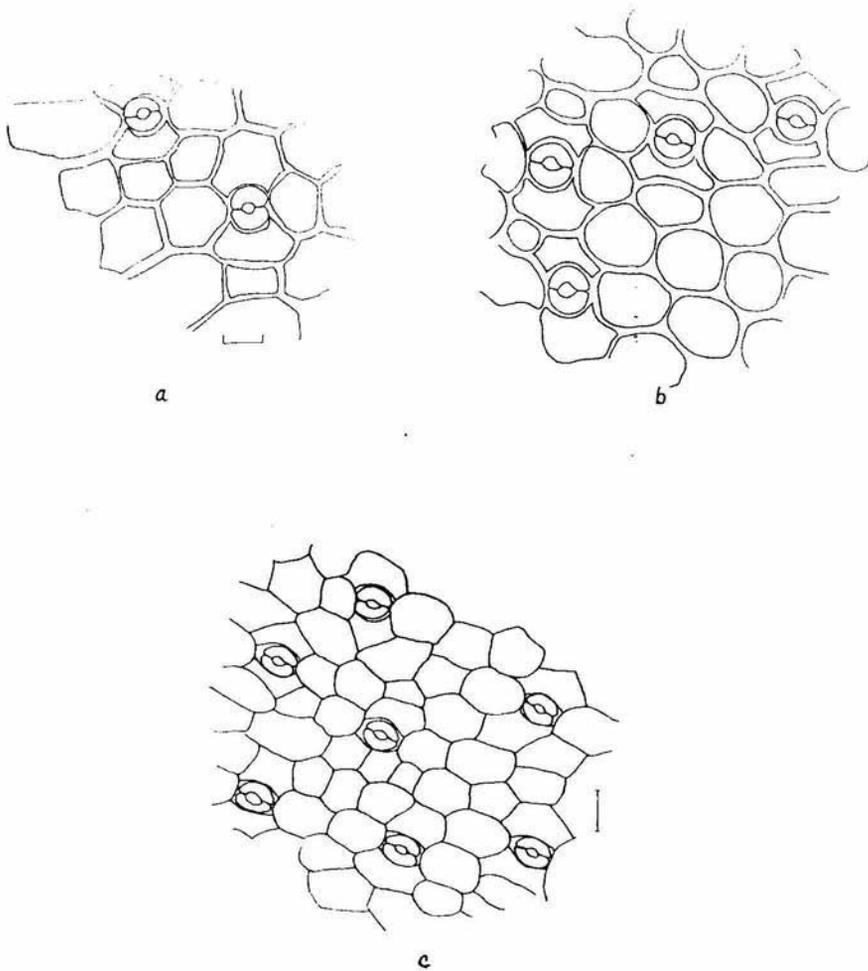


Figura 7.- Forma general de las células guarda del género *Epidendrum*. a células circulares, el ancho y el largo son iguales. *E. cnemidophorum*; b células subelípticas, el ancho es ligeramente más grande que el largo o viceversa. *E. nubium*; y c células elípticas el largo es mucho más largo que el ancho. *E. acuña*. (escala 30 micras).

en lo que se refiere a la superficie de la hoja se pueden encontrar hundidas o superficiales, (Fig. 7a-b). De acuerdo a su tamaño, en la mayoría de las especies son grandes (Rasmussen, 1984); comparando el ancho contra el largo de las células guarda, éstas pueden ser elípticas, circulares o semiélticas, (Fig. 7c-d). Todas estas características están resumidas en el Cuadro No.3, en el cual podemos observar el índice estomático para cada una de las especies estudiadas, donde las cinco especies con el menor índice estomático son *E. brevivenium*, *E. hololeucum*, *E. anceps*, *E. octomeroides* y *E. ledifolium*, las cuales comparten ciertas características, tales como el ancho y largo del estoma que son de los más grandes, presentan paredes delgadas y estomas hundidos generalmente. Por el contrario tenemos a las tres especies con el índice estomático mayor, éstas son: *E. pfavii*, *E. cf. junckii* y *E. aff. moritzii*, las cuales a diferencia de las primeras cinco presentan las siguientes características en común: células guardas pequeñas (tanto ancho como largo), paredes gruesas y estomas hundidos básicamente.

En la mayoría de los casos son más pequeñas, menos anchas y menos largas que las células subsidiarias, aunque hay sus excepciones donde éstas son más grandes en todos los aspectos que las células subsidiarias. A diferencia de las células subsidiarias, las células guarda si conservan una forma constante desde su desarrollo hasta que alcanzan su madurez.

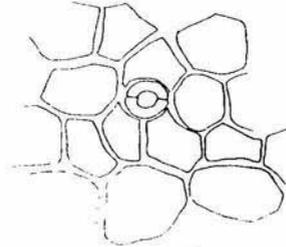
CELULAS SUBSIDIARIAS

Las células subsidiarias son generalmente de forma trapezoide, variando en el número de lados, forma y tamaño. De tal manera que pueden existir diversas combinaciones, por ejemplo, se puede dar el caso en que ambas células sean iguales (en el número de lados, forma y tamaño), una de ellas es más larga y delgada que la otra, o bien una de ellas es más ancha que la otra. Con lo que respecta al número de lados se encontró que va de cuatro hasta siete, así tenemos que existen combinaciones tales que en un mismo aparato estomático una de las células subsidiarias tiene cinco lados y la otra seis, o bien, cinco y cuatro, o siete y cinco, o ambas del mismo número de lados, etc., siendo generalmente cinco o seis lados. Su tamaño con respecto a las células guarda es en la mayoría de los casos mucho más grande (largo y ancho), pero también se da el caso de que cuando las células subsidiarias son más largas, las células guardas son más anchas.

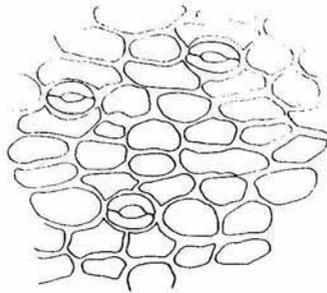
En estas células (subsidiarias), se encontró algo que en la literatura se había esquematizado (Singh y Singh, 1974), más no había hecho ningún comentario, en ocasiones una de las células subsidiarias y muy raramente ambas se divide (Fig. 8) en forma simétrica, dando la apariencia de dos células subsidiarias, por lo que da la impresión de que el aparato estomático presenta tres y no dos células subsidiarias o cuatro células subsidiarias en el otro caso; parece ser que esta división ocurre en la región media (Fig. 3c), pues cuando el estoma sale de dicha

Especie	Estoma		Pared CS.		CG		Ancho mi.cras	Largo mi.cras	IS
	H	S	G	D	C	E SE			
<i>E. acuñae</i>	*		*		*		20.4	26.8666	0.1542
<i>E. brevivenium</i>		*	*		*		23.9333	28.1333	0.0748
<i>E. hololeucum</i>		*	*		*		28.5333	24.1333	0.0532
<i>E. laucheantum</i>		*	*		*		26.3333	26.6	0.1266
<i>E. excisum</i>	*		*		*		33.1333	36.333	0.0988
<i>E. turialvae</i>		*	*		*		23.8666	26.0	0.176
<i>E. platystigma</i>	*		*		*		25.0666	32.4666	0.2016
<i>E. longicaule</i>		*	*		*		23.9285	26.428	0.1831
<i>E. tunguraguae</i>		*	*		*		28.8	29.2	0.1862
<i>E. pfavii</i>	*		*		*		32.2	36.4	0.2272
<i>E. aff.geminiflorum</i>		*	*		*		25.2666	29.6	0.1394
<i>E. cnemidophorum</i>	*		*		*		30.2666	29.0	0.151
<i>E. cf. piliferum</i>	*		*		*		26.6	27.8666	0.1126
<i>E. sp. nov.</i>	*		*		*		33.2666	34.5333	0.1606
<i>E. anceps</i>	*		*		*		29.8666	25.3333	0.0765
<i>E. leucochilum</i>	*		*		*		26.8	30.2	0.1336
<i>E. oaxacanum</i>	*		*		*		33.7333	31.0	0.1084
<i>E. durangense</i>	*		*		*		29.8	30.6666	0.0801
<i>E. lacertinum</i>	*		*		*		26.6	28.8	0.1001
<i>E. aff.paniculatum</i>	*		*		*		20.8666	23.7333	0.1493
<i>E. trianthum</i>	*		*		*		23.4666	25.5333	0.1442
<i>E. diffusum</i>	*		*		*		33.0666	35.0666	0.0927
<i>E. ramosum</i>	*		*		*		21.4666	30.666	0.0818
<i>E. englerianum</i>	*		*		*		18.5333	21.2	0.123
<i>E. trachythece</i>	*		*		*		22.8	33.2	0.1167
<i>E. nitens</i>	*		*		*		27.6666	25.3333	0.1421
<i>E. sp.</i>	*		*		*		29.2666	25.6	0.1057
<i>E. macroclinium</i>	*		*		*		25.2	23.6666	0.0974
<i>E. glumibracteam</i>	*		*		*		27.8	33.0	0.0918
<i>E. octomerioides</i>	*		*		*		26.7333	27.1333	0.0498
<i>E. ilense</i>	*		*		*		21.8	22.7333	0.1498
<i>E. cf. funckii</i>	*		*		*		26.8	26.2666	0.2227
<i>E. aff. moritzii</i>	*		*		*		44.0	32.4	0.2336
<i>E. nubium</i>	*		*		*		28.8666	30.8	0.115
<i>E. ledifolium</i>	*		*		*		31.6666	31.9333	0.0603
<i>E. cf. nubium</i>	*		*		*		34.3333	33.2	0.1264
<i>E. rugulosum</i>	*		*		*		20.8666	24.5333	0.2042

Cuadro 3. - Diferentes parámetros utilizados para la clasificación de las especies estudiadas. Células guardas (CG): C circulares, E elípticas, SE subelípticas; CS células subsidiarias: G gruesas, D delgada; H hundido. S superficial; IS índice estomático.



a



b

Figura 8.- Algunas variantes del aparato estomático maduro; **a** una de las células subsidiarias se divide para formar dos células, dando la apariencia de presentar 3 células subsidiarias, *E. leucochilum*; **b** muy raramente ambas células se dividen en dos, dando origen a cuatro células, *E. trachythece*, (escala 30 micras).

region ya aparece esta división. No en todas las especies se encontró una u otra división, pero si hubo casos en donde se encontraron ambas.

Las células subsidiarias de manera general no presentan un patrón constante en su forma durante su desarrollo ya que su variación es muy alta, cuando se forman presenta una forma y al llegar a su madurez presentan otra. Aunque si hay células que mantienen su forma durante su desarrollo, en la mayoría de las especies.

III.- ANALISIS DEL FENOGRAMA

ANALISIS GENERAL

Tomando los datos del Cuadro 3 y utilizando el método estadístico de Distancia Taxonómica y promedio no ponderado (Crisci et al, 1983), se obtuvo la formación de diversos grupos, los cuales se graficaron en un fenograma (Fig. 9).

Como se puede observar en el fenograma, se distinguen dos grandes grupos el **A** y el **B**, además un pequeño grupo, el **C**, formado por dos especies que se separan de los anteriores. También se observa a la especie *E. aff moritzii* la cual está completamente aislada del resto de las especies y/o grupos.

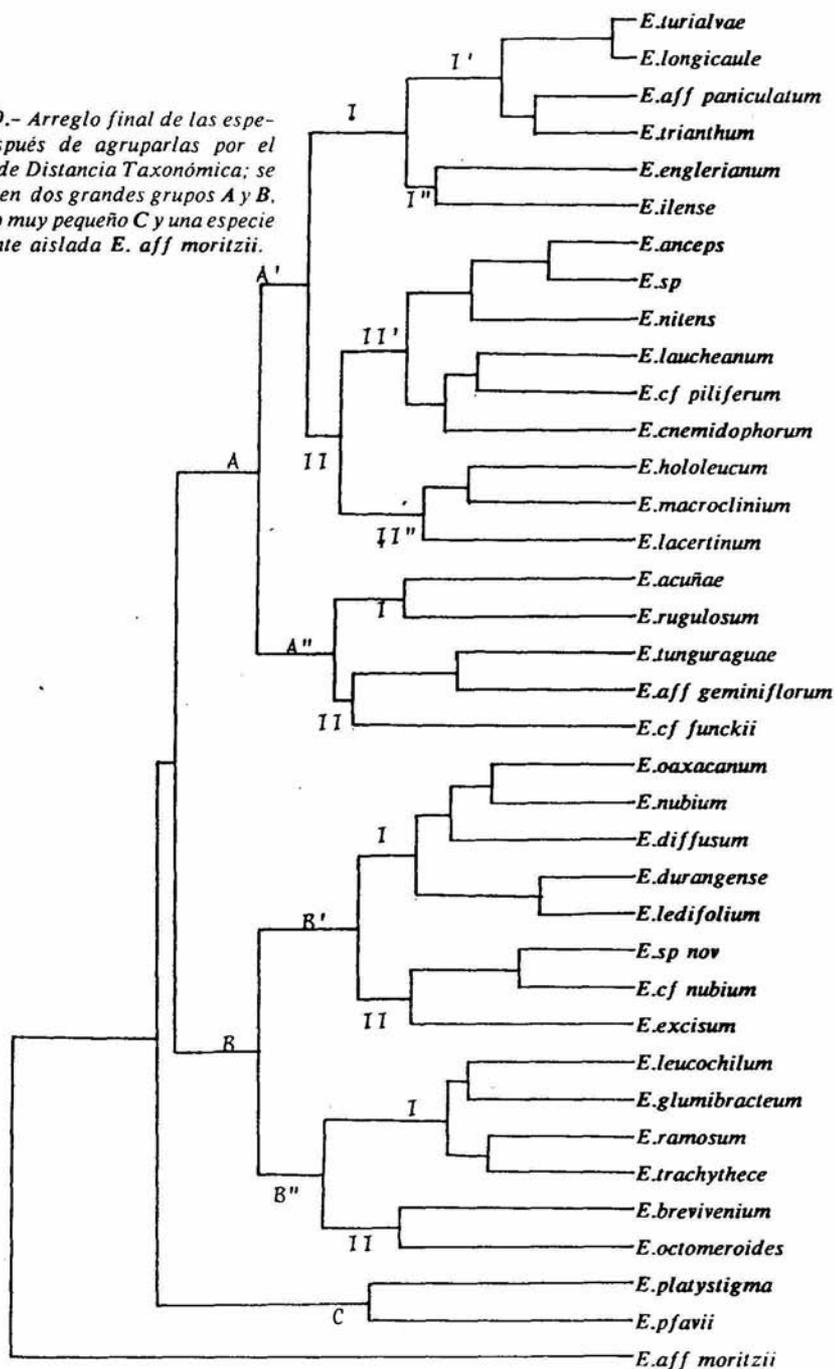
El grupo **A** reúne a 20 especies lo que corresponde el 54% del total de las especies, provocando con esto una mayor subdivisión dentro del grupo, a tal grado que este grupo se subdivide en los subgrupos **A'** y **A''**. Para ambos subgrupos existen dos secciones **I** y **II**. Sin embargo el subgrupo **A'** reúne al mayor número de especies, por lo que su configuración es más complicada, así tenemos que cada una de las secciones (**I** y **II**) se divide en dos subsecciones, esto es, para la sección **I** corresponden las subsecciones **I'** y **I''** y para la sección **II** corresponden las subsecciones **II'** y **II''**. El subgrupo **A''** reúne únicamente 5 especies, lo que da como resultado una configuración más sencilla.

El grupo **B** comprende el 37.8%, agrupando a 14 especies. Este grupo al igual que el anterior se divide en dos subgrupos **B'** y **B''**; para ambos subgrupos existen dos secciones **I** y **II**. Para este caso ambos subgrupos comparten casi el mismo número de especies, 8 para el primero y 6 para el segundo, esto posiblemente provoque que el grupo parezca ser más homogéneo que el anterior ya que presenta menos subdivisiones.

El grupo **C** representa el 5.4% de las especies, está formado por *E. platystigma* y *E. pfavii*. Es un grupo muy sencillo por su número de especies y que como se mencionó anteriormente se separa totalmente de **A** y **B**, además no tiene relación con la especie aislada.



Figura 9.- Arreglo final de las especies después de agruparlas por el método de Distancia Taxonómica; se distinguen dos grandes grupos A y B, un grupo muy pequeño C y una especie totalmente aislada *E. aff moritzii*.



ANÁLISIS DE LOS GRUPOS

GRUPO A: Este grupo puede presentar el estoma tanto superficial como hundido, siendo más general el primero. Las paredes celulares de las células subsidiarias son básicamente delgadas, aunque también las puede haber gruesas. Las células guarda tienden a ser subelípticas a circulares, más raramente elípticas (todos los valores de ancho y largo así como su respectivo promedio están dados en micras), el ancho de estas células va de 20.4 hasta 30.26, con un promedio de 25.24; el largo tiene un valor mínimo de 21.2 y un máximo de 29.6 y su promedio es de 25.92. En cuanto al índice estomático presenta 0.05 como valor mínimo y 0.22 como valor máximo con un promedio de 0.13, las Fig. 10 y 11 muestran las características más sobresalientes del grupo.

SUBGRUPO A.: El estoma puede ser superficial (más frecuente) o hundido. La pared celular de las células subsidiarias es generalmente delgada, muy raramente gruesa. Las células guarda son marcadamente subelípticas, raramente circulares; el ancho va de 18.53 a 30.26 con un promedio de 25.51; el largo tiene un valor mínimo de 21.2 y un máximo de 29.0 y su promedio es de 25.46. El índice estomático va de 0.05 a 0.18 como mínimo y máximo respectivamente y su promedio es de 0.126. Los rasgos que distinguen a este grupo se pueden observar en la Fig. 10.

SECCION I: El estoma que presenta es superficial. Las paredes de las células subsidiarias son delgadas. Las células guarda son subelípticas y en un sólo caso se presentaron circulares; el ancho va de 18.53 a 23.92, el largo va de 21.2 a 26.42. El índice estomático va de 0.12 a 0.18. Esta sección está dividida en dos subsecciones, en la primera de ellas (I'), se encuentran cuatro especies, las cuales son: *E. turialvae*, *E. longicaule*, *E. aff. paniculatum* y *E. trianthum* en donde las dos primeras presentaron el valor más bajo de similitud; estas cuatro especies comparten las mismas características y son muy parecidas entre sí. Las dos primeras especies, presentan un tamaño (ancho y largo) así como un índice estomático muy parecidos; lo mismo ocurre con las otras dos especies. Dichas características están representadas en la Fig. 10a-b.

Con lo que respecta a la subsección I'', esta formada por *E. englerianum* y por *E. ilense*, entre estas dos especies existe una diferencia, mientras que en la primera las células guarda son subelípticas en la segunda son circulares, por lo tanto, el tamaño (ancho y largo) y el índice estomático son cercanamente parecidos. Ambas presentan estomas superficiales y la pared de las células subsidiarias es delgada.

SECCION II: Esta sección se caracteriza por presentar estomas tanto hundidos como superficial. La pared de las células subsidiarias es más bien gruesa que delgada. Las células guarda van de circulares a subelípticas, el ancho tiene un rango que va de 25.2 a 30.26 con un promedio de 27.81; el largo va de 23.66 a 29.0 y el promedio es de 26.25. El índice estomático

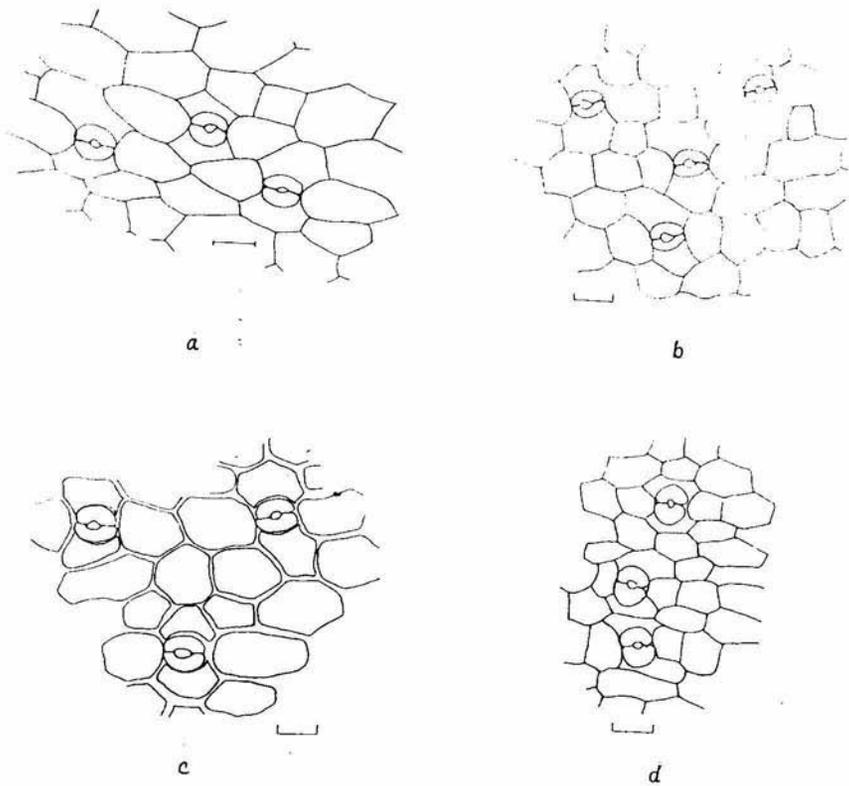


Figura 10.— Estomas maduros característicos del grupo A y del subgrupo A.; a-b sección I y c-d sección II; En su gran mayoría son superficiales, raramente hundidos, notese las paredes celulares delgadas en la mayoría de los casos; a subsección I. *E. turialvae*; b subsección I. *E. englerianum*; c subsección II. *E. cf. piliferum*; d subsección II. *E. hololeucum*. (escala 30 micras).

tiene un valor mínimo de 0.05 y un máximo de 0.15 con un promedio de 0.1. (Fig. 10c-d).

La sección II está dividida en dos subsecciones, la primera de ellas (II') la forma 6 especies las cuales se reparten en tres y tres; las primeras son: *E. anceps* y *E.sp.*, las cuales presentan tanto valores y características muy parecidas. *E. nitens* se une a estas dos especies ya que la única diferencia que muestra, y es mínima, es el ancho del estoma con una diferencia de 2 micras aproximadamente. Las otras tres especies que forman ésta subsección son: *E. laucheum* y *E. cf.piliferum*, las cuales se unen primero a pesar de que existe una diferencia muy notoria, mientras que en la primera el estoma es superficial en la segunda es hundido, las demás características son muy similares. La otra especie que se une es *E. cnemidophorum*, esta muestra las mismas características que *E. cf.piliferum* por lo que puede estar más cercanamente relacionada a esta especie. El ancho y el largo es ligeramente más grande que en las dos primeras especies.

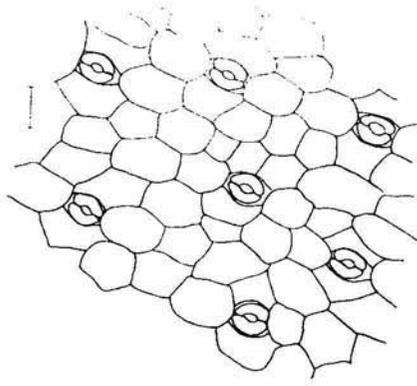
La segunda subsección (II'') comprende únicamente tres especies, las cuales son: *E. hololeucum* y *E. macroclinium* en primer plano, la primera de ellas es la que presentó el índice estomático más bajo de todas las especies. Comparten las mismas características inclusive *E. macroclinium* presenta un índice estomático también bajo, pero es ligeramente más grande que *E. hololeucum*. La tercer especie es *E. lacertinum* que comparte las mismas características que las dos especies anteriores. Se trata de una subsección muy homogénea.

SUBGRUPO A'': El estoma que presenta puede ser hundido o superficial. La pared de las células subsidiarias es únicamente delgada. La forma de las células guarda va de elíptica a circular, el ancho va de 20.4 a 28.8 con un promedio de 24.46; el largo presenta un valor mínimo de 24.53 y un valor máximo de 29.6, el promedio es de 27.29. El índice estomático va de 0.13 a 0.22 con un promedio de 0.18, (Fig. 11).

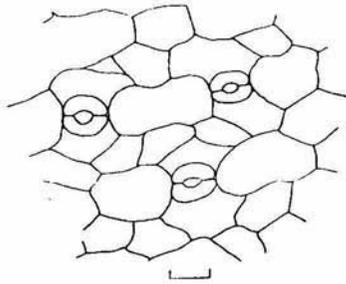
SECCION I: *E. acuña* y *E. rugulosum* son las especies que forman ésta sección, ambos presentan paredes de las células subsidiarias delgadas. Células guarda elípticas pero éstas últimas en el primero son hundidas y en el segundo son superficiales; el ancho y el largo son muy semejantes. El índice estomático es mayor en *E. rugulosum* Fig. 11a.

SECCION II: Esta formada por tres especies, las primeras dos son: *E. tunguraguae* y *E. aff.geminiflorum*, las cuales presentan una diferencia; en la primera las células guarda son circulares y en la segunda son elípticas por lo tanto el ancho, el largo y el índice estomático son muy diferentes en ambas. La tercer especie es *E. cf.funckii* la cual muestra características más semejantes a *E. tunguraguae*, sin embargo su estoma es hundido contrario a lo que ocurre con *E. tunguraguae*, además es la especie que presentó el índice estomático más alto. (Fig. 11b).

GRUPO B: Este grupo se caracteriza por presentar estomas hundidos, muy raramente superficiales. Las paredes de las células subsidiarias son gruesas principalmente, aunque pueden



a



b

Figura 11.- Estomas maduros característicos del grupo A y subgrupo A...; pueden ser tanto superficiales como hundidos; a sección I *E. acuña*; b sección II *E. aff. geminiflorum*, (escala 30 micras).

ser delgadas pero no es muy frecuente. Las células guarda pueden ser tanto circulares, subelípticas como elípticas; el ancho va de 21.46 a 34.33 con un promedio de 29.1; el largo presenta 27.13 y 36.33 como valores mínimo y máximo respectivamente y su promedio de 31.84. El índice estomático tiene un mínimo de 0.04 y un máximo de 0.13 con un promedio de 0.09. Este grupo reúne a los índices estomáticos más pequeños, por lo que se trata de células guarda grandes (Fig. 12).

SUBGRUPO B': Los estomas son hundidos, las paredes de las células subsidiarias son delgadas, las células guarda pueden ser circulares a subelípticas, muy raramente elípticas. El ancho tiene un promedio de 32.23, con un mínimo de 28.86 y un máximo de 34.33; el largo va de 30.66 a 36.33 con un promedio de 32.94. El índice estomático tiene un valor mínimo de 0.06 y un máximo de 0.16 y su promedio es de 0.1, (Fig. 12a-b).

SECCION I: Esta formada por 5 especies, las primeras dos *E. durangense* y *E. ledifolium* presentaron el menor valor de similitud dentro de la sección, ambos comparten las mismas características aunque el segundo es más grande, su índice estomático es muy parecido. Otras dos especies que forman esta sección son *E. oaxacanum* y *E. nubium*, ambos presentan las mismas características aunque el primero es más grande que el segundo, el índice estomático es muy parecido. La quinta especie es *E. diffusum* la cual está más relacionada con estas dos últimas especies y sus características son muy similares a *E. oaxacanum*. Las últimas tres especies difieren de las primeras dos en que sus células guarda son subelípticas mientras que en las primeras dos son circulares, (Fig. 12a).

SECCION II: Son únicamente tres especies las que forman esta sección en donde *E. sp. nov.* y *E. cf. nubium* comparten las mismas características y su tamaño es muy similar, la tercer especie es *E. excisum* que a diferencia de las dos primeras presenta unas células guarda elípticas, por lo tanto su tamaño es mayor. Esta sección se caracteriza por presentar estomas hundidos, paredes de las células subsidiarias delgadas y células guarda circulares o elípticas, (Fig. 12b).

SUBGRUPO B'': Presenta de manera general estomas hundidos, muy raramente superficiales. Las paredes de las células subsidiarias pueden ser gruesas o delgadas. Las células guarda son marcadamente elípticas muy raramente circulares; el ancho tiene un promedio de 24.92 con un mínimo de 21.46 y un máximo de 27.8; el largo va de 27.13 a 33.2 y su promedio de 30.38. El índice estomático tiene 0.04 y 0.13 como valores mínimo y máximo respectivamente con un promedio de 0.08, (Fig. 12c-d).

SECCION I: Esta formada por cuatro especies, *E. ramosum* y *E. trachythece* que muestran las mismas características aunque la segunda presenta un estoma ligeramente más grande. Las otras dos especies que forman dicha sección son: *E. leucochilum* y *E. glumibracteam*, las cuales comparten las mismas características entre sí. En general esta sección es muy homogénea, las

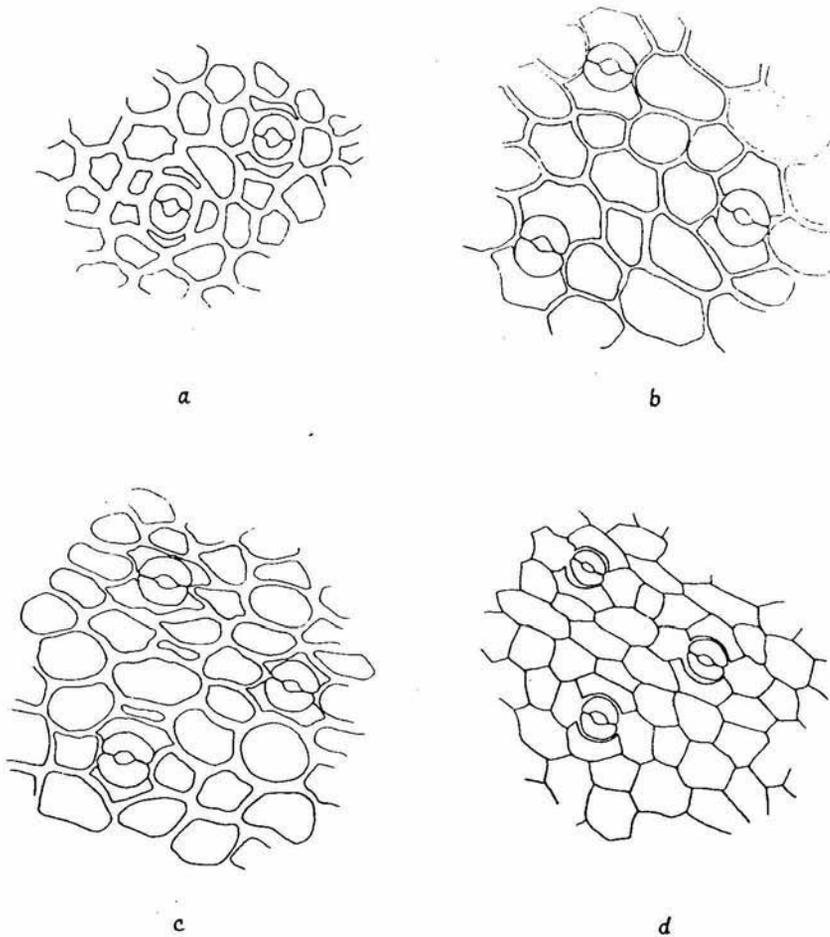


Figura 12.- Estomas característicos del grupo B; a-b subgrupo B.; c-d subgrupo B.; notese que en todos los casos son hundidos y en su mayoría las células tienen paredes gruesas; a sección I *E. oaxacanum*; b sección II *E. cf. nubium*; c sección I *E. glumibracteam*; d sección II *E. octomeroides*, (escala 30 micras).

cuatro especies tienen las mismas características. El índice estomático varía muy poco entre ellas. Esta sección se caracteriza por presentar estomas hundidos, paredes de células subsidiarias gruesas y células guarda elípticas. (Fig. 12c).

SECCION II: Son *E. brevivenium* y *E. octomeroides* las dos especies de esta sección, difieren en dos características; la primera es el estoma superficial de *E. brevivenium*, mientras que *E. octomeroides* lo presenta hundido, la segunda característica es que las células guarda para la primera especie son elípticas y para la segunda son circulares. *E. octomeroides* es la especie que presenta el valor más bajo de índice estomático. (Fig. 12d).

GRUPO C: Esta formado por *E. platystigma* y *E. pfavii*, ambos presentan estomas hundidos, paredes de las células subsidiarias gruesas y las células guardas elípticas, ambos presentan un índice estomático muy grande arriba de 0.2, por lo que se puede inferir que sus estomas son muy pequeños. (Fig. 13a).

E. aff. moritzii, es una especie que está totalmente aislada, presenta un estoma hundido, una pared gruesa de sus células subsidiarias, las células guardas son subelípticas y es la especie que presentó el estoma de tamaño más grande. (Fig. 13b).

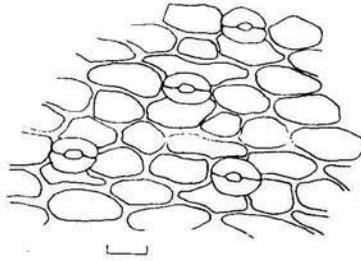
Así tenemos que el grupo A reúne a las especies que presentan un índice estomático de mediano a alto, pero tendiendo más hacia valores altos, por otro lado, el grupo B presenta especies que contienen un índice estomático que va de un valor mediano a uno bajo, más generalmente bajo, por lo que los estomas tiende a ser más grandes en el primero que en el segundo. El grupo C y *E. aff. moritzii*, tienen un índice estomático muy alto y sus estomas son grandes.

El Grupo B tiende a ser más homogéneo ya que las diferencias en sus subdivisiones corresponden, o están basadas en una sola característica, la forma de las células guarda; mientras que el grupo A tiende a ser más heterogéneo, y las diferencias en sus subdivisiones están basadas en cualquiera de las características que se muestran en el Cuadro No. 3.

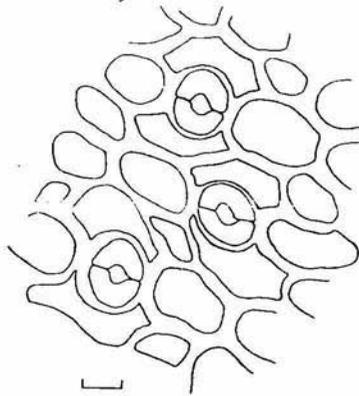
IV.- GRUPOS DE EPIDENDRUM

Tomando en cuenta las diversas características, tanto anatómicas como morfológicas del aparato estomático, en cada una de las especies analizadas se obtuvo una separación de éstas en diversos grupos (Fig. 9). Ahora bien, si comparamos el tipo de desarrollo, tipo de aparato estomático maduro, hábito y tipo de vegetación con las características mencionadas anteriormente, podemos decir que existe una estrecha relación entre ambas a excepción del hábito.

Como en todos los casos existen excepciones que no cumplen dicho patrón, pero esto puede ser efecto del método utilizado, como por ejemplo la especie *E. aff. moritzii* presenta las mismas características que la sección I del subgrupo B', sin embargo esta especie quedó



a



b

Figura 13.- Estomas maduros del grupo C y de la especie totalmente aislada; ambos presenta unas células subsidiarias muy grandes con respecto al resto de los grupos; a grupo C *E. platystigma*; b especie aislada *E. aff. moritzii*. (escala 30 micras).

totalmente aislada debido a que presentó las células guarda más grandes de todas las especies estudiadas; el tamaño no parece ser (al menos en este género) un carácter de mucho peso para separar a una especie de otra (Hågsater com.per.).

El grupo B reúne especies que viven y se desarrollan en habitats donde se presentan dos temporadas muy marcadas, una de lluvias (humedad) y la otra de sequía. En los grupos A y C se encuentran las especies que habitan en zonas humedad "constante" (Cuadro 4); esto lo podemos relacionar con el tamaño del estoma, es decir, en el grupo A donde hay humedad constante, existen estomas grandes y superficiales ya que la pérdida de agua en éste ambiente es mínima, por el contrario en el grupo B por existir una temporada de sequía los estomas tienden a ser más pequeños y hundidos para evitar la pérdida de agua durante ésta época (Stebbins y Khush, 1961; Soares y Queiroz, 1981). De tal manera se puede deducir que el arreglo de las especies está más estrechamente relacionado con su habitat que con la filogenia de las especies.

Hågsater (1984) divide al género en diferentes grupos tratando de que éstos sean naturales. Por otro lado en este estudio, como se observó anteriormente, también llegamos a grupos pero basándose exclusivamente en las características del aparato estomático. A grandes rasgos los grupos formados sí concuerdan con los supuestos grupos naturales en la mayoría de los casos, pero existen algunas excepciones. Las especies *E. aff. paniculatum* y *E. cf. piliferum* son un ejemplo de esas excepciones, ya que deberían estar dentro de la misma sección (Fig. 9), por ser especies muy cercanas morfológicamente (Hågsater com.per.), pero no ocurre así, sin embargo se encuentran dentro del mismo subgrupo, lo que nos da una idea de que sí existe dicha semejanza morfológica, pero en base a otras características. Otro caso lo representan las especies *E. pfavii* y *E. cnemidophorum* éstas dos especies se encuentran en grupos totalmente diferentes (Fig. 9), y deberían estar dentro del mismo grupo ya que existe una estrecha semejanza morfológica entre ellas (Hågsater com.per.). Un ejemplo opuesto a los anteriormente descritos lo cumplen *E. trachythece* y *E. ramosum*, éstas dos especies son muy parecidas entre sí morfológicamente, e inclusive hasta han llegado a confundirlas, curiosamente ambas se encuentran en la misma sección del grupo B (Fig. 9) y muestran las mismas características en lo que se refiere al aparato estomático. Las especies que se salen del patrón en cada grupo, presentan alguna o varias características diferentes con respecto al resto de las especies que conforman dicho grupo.

La especie *E. trianthum* morfológicamente no debería agruparse junto con las otras especies de la sección I (subgrupo A' Fig. 9), sin embargo de acuerdo al aparato estomático sí, ya que presenta exactamente las mismas características que el resto de las especies, ésta especie Hågsater (1984) la separa en otro grupo. *E. aff. paniculatum* y *E. cf. piliferum* como se observa en la Fig. 9 se encuentran relativamente separados, y ésto es lógico ya que no presentan ninguna

NOMBRE DE LA ESPECIE	HABITO	TIPO DE VEGETACION
<i>E.acuña</i>	Epífita	Selva alta perennifolia
<i>E.brevivenium</i>	Epífita	Bosque de neblina
<i>E.hololeucum</i>	Epífita	*Selva alta perennifolia
<i>E.laucheatum</i>	Epífita	Bosque de neblina o BP
<i>E.excisum</i>	Epífita	Bosque mesófilo de montaña
<i>E.turialvae</i>	Epífita	Selva baja o low tropical forest
<i>E.platystigma</i>	Epífita	Bosque de neblina
<i>E.longicaule</i>	Litófito	Bosque de pino y encino
<i>E.latifolium</i>	Epífita	Bosque de neblina
<i>E.pfavii</i>	Epífita	Bosque de neblina
<i>E.geminiflorum</i>	Epífita	BM o Bosque de neblina
<i>E.cnemidophorum</i>	Epífita	Selva alta perennifolia o SM
<i>E.piliferum</i>	Epífita	Selva alta perennifolia
<i>E.anceps</i>	Epífita	Selva alta perenne o SM
<i>E.leucochilum</i>	Litófito	Bosque lluvioso
<i>E.oaxacanum</i>	Epífita	Bosque de encino
<i>E.durangense</i>	Epífita	Bosque de pino y encino
<i>E.lacertinum</i>	Epífita	Bosque mesófilo de montaña
<i>E.paniculatum</i>	Epífita	Bosque de neblina o BM o BP
<i>E.trianthum</i>	Epífita	Selva alta perennifolia
<i>E.diffusum</i>	Epífita	Selva baja subcaducifolia
<i>E.englerianum</i>	Epífita	Gallery vegetation o Bosque ripario
<i>E.ramosum</i>	Epífita	Selva alta perennifolia
<i>E.trachythece</i>	Epífita	Bosque de neblina
<i>E.nitens</i>	Epífita	Bosque de encino o BM
<i>E.macroclinium</i>	Epífita	Selva alta perennifolia
<i>E.glumibracteam</i>	Epífita	Bosque subcaducifolio
<i>E.octomeroides</i>	Epífita	Selva alta perennifolia
<i>E.ilense</i>	Epífita	Selva alta perennifolia
<i>E.funckii</i>	Mirmecófila	Páramo de alta montaña
<i>E.moritzii</i>	Epífita	Bosque de neblina
<i>E.nubium</i>	Epífita	BP o Bosque de neblina
<i>E.ledifolium</i>	Epífita	Bosque de pino y encino o BE
<i>E.rugulosum</i>	Litófito	Bosque de neblina

Cuadro 4.- Muestra tanto el hábito como el tipo de vegetación más frecuente en la que se encuentra cada una de las especies. Bosque de pino y encino (BP), Bosque mesófilo de montaña (BM), Bosque de encino (BE) y Selva mediana perennifolia (SM). * Es incierto debido a que se conocen muy pocos ejemplares de ésta especie. El tipo de vegetación fue tomado de las notas de colecta de cada colector, y no pretende corresponder a una clasificación.

característica en común, sin embargo Hágsater (com.per.) los agrupa dentro de una misma sección por su parecido morfológico tan cercano. Las especies *E. cnemidophorum* y *E. pfavii* difieren exclusivamente en la forma del estoma, para el primero es circular y para el segundo es elíptico e inclusive el tipo de vegetación es muy parecido, y ésta característica hace que se separen (Fig. 9), por lo que Hágsater (com.per.) no está de acuerdo de que el tamaño tenga tanto peso en la separación de los grupos. Otro caso igual al anterior lo presentan las especies *E. nubium* y *E. cf. nubium* las cuales la única diferencia entre ellas es el tamaño del estoma.

Las especies *rugulosum* y *acuñae* difieren en una característica y sin embargo están unidos muy estrechamente (Fig. 9), éstas dos especies deberían haber quedado agrupadas junto con *E. ramosum* y *E. trachythece* por poseer una morfología floral muy parecida o quizás no ya que podría tratarse de una evolución paralela o convergente (Hágsater com.per.), sin embargo no ocurre así, esto es que mientras *E. ramosum* y *E. trachythece* comparten las mismas características, ambos difieren en todas ellas con las especies *E. rugulosum* y *E. acuñae*. El mismo caso lo presentan *E. leucochilum* y *E. glumibracteum* las cuales son especies que comparten las mismas características, con *E. tunguraguae* que difiere totalmente de las dos especies anteriores, éstas tres especies deberían estar dentro de un mismo grupo (Hágsater com.per.).

Los grupos obtenidos en éste trabajo, no pretenden ser naturales debido al tipo de análisis utilizado, ya que cada una de las características presenta un mismo peso lo que da como resultado un clasificación de tipo numérica. Sin embargo se puede encontrar una cierta relación entre las características anatómicas del aparato estomático con algunos de los grupos naturales, pero hay que tomarlo con ciertas reservas, puesto que la tendencia más bien es hacia características adaptativas al habitat que a la morfología de órganos reproductivos que presentan las especies (relaciones filogenéticas).

Por otro lado, cabe mencionar la posibilidad de que como los estomas están en contacto estrecho con el medio ambiente, lo que los hace tener una fuerte interacción con éste, y si los estomas son una adaptación al habitat, esto nos puede decir que tienen una plasticidad genética grande por lo que su morfología puede cambiar al modificarse el ambiente. Esto puede traer como consecuencia que una especie que esté aislada de las demás de su grupo, modifique su aparato estomático hasta hacerlo único dentro de su grupo, lo que daría como resultado una buena herramienta taxonómica. Hacen falta muchos estudios a nivel de ultraestructura, microscopía electrónica, fisiología, anatomía, etc., para proporcionar más características o herramientas para que se pueda confiar más en el aparato estomático como criterio taxonómico, como en el caso de Zeiger y D'Amelio (1988), donde encontró una característica a nivel genérico que nunca antes se había descrito, la ausencia de clorofila en los cloroplastos del género *Paphiopedillum*. Palmer y Gerbeth-Jones (1988), describen 65 especies tomando en cuenta detalles de ultraestructura

de la epidermis, mostrando una gran variedad de formas, estructuras, etc. que son muy características en algunos géneros.

Es necesario complementar el estudio del aparato estomático con fines taxonómicos con otras características, no solo de la hoja sino también de la morfología floral, órganos reproductores etc.; entre más características entren en juego en un estudio taxonómico más nos acercaremos a esos grupos naturales que tanto se buscan.

CONCLUSIONES

1.- El género *Epidendrum* presenta un desarrollo estomático de tipo perígeno, con sus dos variantes, hemiperígeno y euperígeno.

2.- El aparato estomático maduro del género es básicamente diacítico y muy raramente tetracítico.

3.- El aparato estomático está más cercanamente relacionado con el habitat de las especies especies que con su origen filogenético.

4.- La anatomía del aparato estomático si puede utilizarse como un criterio taxonómico, pero deben tomarse en cuenta otras características que complementen éste criterio, tales como arquitectura de la hoja, células especializadas, etc.

5.- La características anatómicas del aparato estomático, se pueden utilizar para formar grupos que comparten características morfológicas muy semejantes entre sí en cuanto al habitat en el cual se desarrollan las especies.

RECOMENDACIONES

- *Realizar un estudio comparando la anatomía del aparato estomático, entre organismos silvestres y organismos que se han cultivado durante varios años, bajo condiciones favorables o controladas.*
- *Realizar trabajos de microestructura estomática, para obtener más herramientas ya sea morfológicas o fisiológicas, y en un momento dado poder usarlas como complemento en la separación de grupos.*
- *Utilizar mas características de la superficie foliar como complemento para el estudio del aparato estomático, para ver cómo se comportan los grupos obtenidos de estos análisis.*
- *Estudiar el aparato estomático maduro en diferentes áreas de la hoja, como son: ápice, base, cerca de la nervadura principal, etc., y comparar si existen diferencias significativas en cuanto tamaño, forma, arreglo, etc.*

BIBLIOGRAFIA

- AMES, O., Hubbard y C.Schweinfurth. 1936. *The Genus Epidendrum in the United States and Middle America*. Botanical Museum, Cambridge Massachusetts.
- BARTHOLOTT, W. 1981. *Epidermal and Seed surface Characters of Plants: Systematic Applicability and some Evolutionary Aspects*. *Nordic J. Bot.* 1: 345-455.
- COTTHEM, W. Van. 1970. *A Classification of Stomatal Types*. *Bot. Journ. Linn. Soc.* 63: 235-246.
- CRISCI, J.V. 1983. *Introducción a la Teoría y Práctica de la Taxonomía Numérica. Organización de los Estados Americanos*. Washington D.C.
- DRESSLER, R.L. 1981. *The Orchids: Natural History and Classification*. Harvard University Press. Cambridge Massachusetts.
- DRESSLER, R.L. 1981a. *El Género Neowilliamsia Garay*. *Orq.(Méx.)* 8(1): 27-36.
- DRESSLER, R.L. y G.E. Pollard. 1974. *El Género Encyclia en México*. Asociación Mexicana de Orquideología.
- ESAU, K. 1959. *Anatomía Vegetal*. Inst. Cubano del Libro, La Habana.
- FOLDATS, E. y T.Lasser. 1969. *Flora Venezolana. Vol.XV part. 1*. Inst. de Botánico, Caracas.
- FRYNS-CLASSENS y W.R.J. van Cotthem. 1973. *A New Classification of the Ontogenetic Types of Stomata*. *Bot. Rev.* 39: 71-138.
- GERBETH-JONES Y P.G. Palmer. 1988. *A Scanning Electron Microscope Survey of the epidermis of East African Grasses. V. and West African Supplement*. Smithsonian Contributions to Botany: 67.
- HAGSATER, E. 1981. *Notas Sobre Oerstedella 1*. *Orq.(Méx.)*, 8(1): 19-24.
- HAGSATER, E. 1984. *Towards and Understanding of the Genus Epidendrum*. *Proceeding of the 11th. World Orchid Conference*. Miami, Florida. pp.195-201.
- HAMER, F. 1974. *Las Orquideas de El Salvador. Vol.1*. Dirección de Publicaciones del Ministerio de Publicación. San Salvador.
- HICKEY, L.J. 1979. *A Revised Classification of the Architecture of Dicotyledoneous Leaves. En Anatomy of the Dicotyledons (C.R.Metcalf y L. Chalk, eds)*. 2da. Ed. Vol.1. pp. 25-39. Oxford University Press, Oxford.
- MARTIN, E.S., M.E.Donkin y R.A.Stevens. 1983. *Stomata. En Studies in Biology No.155*. Edward Arnold, Londres.

- METCALFE, C.R. y L.Chalk. 1950. *Anatomy of Monocotyledons II*. Clarendon Press. Oxford.
- McVAUGH, R. 1985. *Flora Novo-Galiciana: A Descriptive Account of the Vascular Plants of Western México*. Vol.16 (*Orchidaceae*). En William R.Anderson. Ann Arbor The University of Michigan Press. Michigan.
- NAYAR, et al. 1976. *Dermal Morphology of Vanilla planifolia Andr. and V. wightii Lindl.* Proc. Indian Acad. Sci., Sect. B. 84: 173-179.
- PALIWAL, G.S. 1969. *Stomatal Ontogeny and Phylogeny. I Monocotyledons*. Acta Bot.Neerl. 18:654-668.
- PANT, D.D. 1965. *On the Ontogeny of Stomata and other Homologous Structures*. Plant Sci. Ser. Allahabad. 1: 1-24.
- PAYNE, W.W. 1979. *Stomatal Patterns in Embryophytes: Their Evolution, Ontogeny and Interpretation*. Taxon 28(1.2/3): 117-132.
- PRIDGEON, A.M. 1978. *Una Revisión de los Géneros Coelia y Bothriochylus*. Orq.(Méx.) 7(2): 57-94.
- RASMUSSEN, H. 1981. *Terminology and Classification of Stomata and Stomatal Development-a critical Survey*. Bot. Journ. Linn. Soc. 83: 199-212.
- RASMUSSEN, H. 1984. *Orchid Stomata-Structure, Differentiation, Function and Phylogeny*. En *Orchid Biology Reviews and Perspectives. IV*. Editor Joseph Arditti. Comstock Publishing Associates, Cornell University Press. Londres. pp.105-138.
- ROSSO, S.W. 1966. *The Vegetative Anatomy of the Cypripedioideae (Orchidaceae)*. Bot. Journ. Linn. Soc. 59:328-331.
- ROTH, I. 1976. *Anatomia de las Plantas Superiores*. Universidad Central de Venezuela. Caracas.
- ROUX, P. 1954. *Etudes Morphologiques et Histologiques dans la Genere Vainilla*. En G.Bouriquet. *Le Vanillier et La Vanilla dans Le Monde*. Encyclopedie Biologique. XLVI. Paris. 748 pp.
- RUTTER, J.C. y C.M. Wilmer. 1979. *A Light and Electron Microscopy Study of the epidermis of Paphipedillum spp. with emphasis on Stomatal Structure*. Pl. Cell Environ 2: 211-219.
- SINGH, V. y H.Singh. 1974. *Organization of Stomatal Complex in some Orchidaceae*. Current Science 43(15).
- SOARES, B.P.I. y R.C. de V. Queiroz. 1981. *Studies on the Vegetation of Amazonian open Grasslands. VII. Ecological anatomy of Epidendrum huebneri Schltr. (Orchidaceae) y Phthirusa micranta Eichl. (Loranthaceae)*. en Anais do 1o. Encontro Nacional de Orquidófilos e Orquidólogos. Expressao e Cultura. Rio de Janeiro.

- **SOTO, A.M.A.** 1989. *Listado Actualizado de las Orquídeas de México. Orquidea (Méx.)* 11:233-273.
- **STACE, C.A.** 1984. *The Taxonomic Importance of the Leaf Surface. En Systematics Association Special Vol. 25. ..Current Concepts in the Plant Taxonomy...* Ed. Heywood V.H. y Moore D.M. Academic Press, Londres.
- **STEBBINS, G.C. y G.S.Khush.** 1961. *Variation in the Organization of the Stomatal Complex in the Leaf Epidermis of Monocotyledons and its bearing on Their Phylogeny. Amer. Jour. of Bot.* 48:51-59.
- **STEVEN, R.A. y E.S. Martin.** 1978. *A New Ontogenetic Classification of Stomatal Types. Bot. Journ.Linn. Soc.* 77: 53-64.
- **WILKINSON,** 1980. *The plant Surface (mainly leaf). Part I. Stomata. En C.R. Metcalfe y L.Chalk (eds.), Anatomy of Dicotyledons, Vol.I. 2d ed. Clarendon Press, Oxford.*
- **WILLIAMS, L.O.** 1965. *The Orchidaceae of Mexico. Escuela Agrícola Panamericana, Tegucigalpa.*
- **WILLIAMS, N.H.** 1975. *Stomatal Development in Ludisia discolor (Orchidaceae): Mesop-erigenous Subsidiary Cells in the Monocotyledons. Taxon* 24(2/3): 281-288.
- **WILLIAMS, N.H.** 1976. *Subsidiary-cell Development in the Catasetinae (Orchidaceae) and Related Groups. Bot. Journ. Linn. Soc.* 72: 299-309.
- **WILLIAMS, N.H.** 1979. *Subsidiary Cell in Orchidaceae: Their General Distribution with Special Reference to Development in Oncidinae. Bot. Journ. Linn. Soc.* 78: 41-66.
- **WRIGHT, N.P.** 1958. *Orquídeas de México. Ed. Fournier, México. D.F.*
- **ZEIGER, E. y E.D. D.Amelio.** 1988. *Diversity in Guard Cell Plastids of the Orchidaceae; A Structural and Functional Study. Can. Journ. Bot.* 66: 257-271.

APENDICE A

En este apéndice se presentan las descripciones del aparato estomático maduro para cada una de las especies estudiadas del género *Epidendrum*, se mencionan algunas características importantes.

Formato de descripción:

Nombre de la especie: género, nombre específico y autor.

Células guarda: forma individual y la forma de ambas conjuntamente.

Células subsidiarias: número de lados, tamaño entre ambas, tamaño con respecto a las células guarda.

Epidendrum acuñaë Dressler

Células guarda: Forma arriñonada, tendiendo a elípticas.

Células subsidiarias: En su mayoría hexagonal, raras veces pentagonal, mínimo de lados cuatro y máximo siete; una de ellas generalmente más grande (tanto ancho como largo) que la otra y en algunas ocasiones una de ellas se divide en dos; ambas células son más largas que las células guardas.

Epidendrum brevivenium Lindl.

Células guarda: Forma arriñonada, más elípticas que circulares.

Células subsidiarias: En su mayoría hexagonales y/o pentagonales, raras veces heptagonales, se presenta la combinación que una de ellas es hexagonal y la otra pentagonal; una de ellas frecuentemente es más delgada que la otra, también puede tener el mismo tamaño cuando es más delgada; a veces es menos ancha que las células guarda; muy raramente una de ellas está dividida en dos.

Epidendrum hololeucum Barb.Rodr.

Células guarda: Forma arriñonada, subelípticas.

Células subsidiarias: Generalmente hexagonales, a veces pentagonales; muy frecuentemente ambas células más angostas que las células guarda; frecuentemente una de ellas más grande que la otra; raras veces una de ellas dividida en dos; son células pequeñas comparadas con las epidérmicas.

Epidendrum laucheanum Rolfe ex Bonhof.

Células guarda: Forma arriñonada, circulares.

Células subsidiarias: Generalmente hexagonales, una célula puede ser hexagonal y la otra pentagonal; largas y angostas, frecuentemente más angostas que las células guarda, a veces más anchas; muy raramente una de ellas dividida en dos; en su mayoría son células más pequeñas que las epidérmicas.

***Epidendrum excisum* Lindl.**

Células guarda: Forma arriñonada, elípticas.

Células subsidiarias: En su mayoría hexagonal, frecuentemente pentagonal, raramente combinadas; generalmente más pequeñas que el resto de las células epidérmicas; en ocasiones una de ellas o las dos son más angostas que las células guarda; raras veces una célula está dividida en dos; casi siempre una de ellas es más grande que la otra.

***Epidendrum turialvae* Reichb.f.**

Células guarda: Forma arriñonada, subelípticas.

Células subsidiarias: Generalmente hexagonales y/o pentagonales, muy raramente heptagonales; una de ellas más grande que la otra, a veces más angosta que las células guarda; en su mayoría son células grandes; escasamente una de ellas se divide en dos.

***Epidendrum platystigma* Reichb.f.**

Células guarda: Forma arriñonada, elíptica.

Células subsidiarias: Generalmente hexagonales, algunas veces pentagonales, muy raramente heptagonales; una de ellas frecuentemente más grande que la otra; raras veces una de ellas es más angosta que las células guardas; raramente una de ellas se divide en dos.

***Epidendrum longicaule* (L.O.Wms.)L.O.Wms.**

Células guarda: Forma arriñonada, subelípticas.

Células subsidiarias: Generalmente hexagonales y/o pentagonales, raras veces con siete lados, muy raro de cuatro lados, se pueden presentar la combinación de que una sea hexagonal y la otra pentagonal; una de ellas generalmente más grande que la otra; ambas siempre más anchas que las células guarda; frecuentemente una de ellas se divide en dos.

***Epidendrum tunguraguae* Schltr.**

Células guarda: Forma arriñonada, circulares.

Células subsidiarias: Generalmente hexagonal o heptagonal muy raramente pentagonal, se

encuentra la combinación hexagonal-pentagonal; ambas células mucho más largas que las células guarda, nunca son menos anchas que las células guardas; una de ellas más pequeña que la otra; raramente una de ellas se divide en dos.

***Epidendrum pfavii* Reichb.f.**

Células guarda: Forma arriñonada, elípticas.

Células subsidiarias: Generalmente hexagonales o heptagonales, raramente pentagonales, se encuentra la combinación hexagonal-heptagonal y hexagonal-pentagonal; frecuentemente una de ellas más grande que la otra; ambas más largas que las células guarda, muy raramente una de ellas es más angosta que las células guarda; raramente una de ellas se divide en dos.

***Epidendrum aff. geminiflorum* H.B.K.**

Células guarda: Forma arriñonada, elípticas.

Células subsidiarias: Generalmente hexagonales o heptagonales, a veces pentagonales, se encuentra la combinación hexagonal-pentagonal y hexagonal-heptagonal; generalmente una de ellas más grande que la otra; muy raramente una de ellas es más angosta que las células guarda; ambas más largas que las células guarda; muy raramente una de ellas se divide en dos.

***Epidendrum cnemidophorum* Lindl.**

Células guarda: Forma arriñonada, circulares.

Células subsidiarias: Generalmente hexagonales y heptagonales, a veces pentagonales; ambas aproximadamente del mismo tamaño, raramente una de ellas es más grande que la otra; en ocasiones una de ellas es más angosta que las células guarda, pero ambas son más largas que éstas; muy raramente se dividen en dos.

***Epidendrum cf. piliferum* Reichb.f.**

Células guarda: Forma arriñonada, circulares.

Células subsidiarias: Generalmente hexagonales, menos frecuentemente pentagonales y heptagonales; células grandes más largas que las células guarda, a veces cuando una de ellas es pentagonal es igual o más angosta que las células guarda; muy raras veces se divide en dos.

Epidendrum sp.nov.

Células guarda: Forma arriñonada, circulares.

Células subsidiarias: Generalmente heptagonales y/o hexagonales, menos frecuentemente pentagonales; células grandes, una de ellas más grande que la otra, a veces una de ellas tan anchas como la célula guarda; frecuentemente una de ellas se divide en dos.

Epidendrum anceps Jacq.

Células guarda: Forma arriñonada, subelípticas.

Células subsidiarias: Generalmente hexagonales y pentagonales, raras veces heptagonales y tetragonales; frecuentemente son muy anchas en su mayoría tan largas como las células guarda, muy raramente son menos anchas y largas que las células guarda; muy raramente una de ellas está dividida en dos.

Epidendrum leucochilum Lindl.

Células guarda: Forma arriñonada, elípticas.

Células subsidiarias: Generalmente hexagonales y/o heptagonales, a veces pentagonales; son células grandes a veces una de ellas más pequeña que la otra, en este caso no son más angostas que las células guarda, más largas que las células guarda; frecuentemente una célula se divide en dos; se presentó un caso en el que ambas células estaban divididas en dos.

Epidendrum oaxacanum Rolfe

Células guarda: Forma arriñonada, subelípticas.

Células subsidiarias: Generalmente hexagonales y/o pentagonales; células muy angostas, más angostas que las células guarda, ligeramente más largas que éstas; muy raramente una de ellas dividida en dos; células pequeñas con respecto a las otras epidérmicas, dan una apariencia cavernoso-sinuoso.

Epidendrum durangense Hågsater y Holman

Células guarda: Forma arriñonada, circulares.

Células subsidiarias: Generalmente hexagonales y/o pentagonales, a veces heptagonales; una más grande que la otra, en ocasiones es más angosta que las células guarda; frecuentemente son más anchas y largas que las células guarda; raramente una de ellas está dividida en dos, se encontró un caso en donde ambas estaban divididas en dos.

Epidendrum lacertinum Lindl.

Células guarda: Forma arriñonada, subelípticas.

Células subsidiarias: Generalmente hexagonales y/o pentagonales, a veces heptagonales; generalmente ambas son más pequeñas que el resto de las epidérmicas, algunas veces una de ellas es más angosta que las células guarda, ambas son más largas que éstas; raramente una de ellas está dividida en dos.

Epidendrum aff. paniculatum Ruiz y Pav.

Células guarda: Forma arriñonada, subelípticas.

Células subsidiarias: Generalmente hexagonales y/o heptagonales, raras veces pentagonales; frecuentemente grandes como el resto de las células epidérmicas, una de ellas es más larga que la otra; siempre son más largas y anchas que las células guarda; comunmente una de ellas se divide en dos.

Epidendrum trianthum Schltr.

Células guarda: Forma arriñonada, subelípticas.

Células subsidiarias: Generalmente hexagonales y/o pentagonales, algunas veces heptagonales; células tan grandes como las epidérmicas; ligeramente más largas que las células guarda, pero nunca más angostas, comunmente una de ellas es más pequeña que la otra; muy raramente una de ellas se divide en dos.

Epidendrum diffusum Sw.

Células guarda: Forma arriñonada, subelípticas.

Células subsidiarias: Generalmente hexagonales y/o pentagonales, algunas veces heptagonales; células angostas comunmente más angosta que las células guarda, son más largas que las células guarda; comunmente más pequeñas que las células epidérmicas; raramente una de ellas se divide en dos, una de las células es más grande que la otra, paredes sinuosas.

Epidendrum ramosum Jacq.

Células guarda: Forma arriñonada, elípticas.

Células subsidiarias: Generalmente pentagonales y/o hexagonales; células muy angostas, más que las células guarda, ligeramente en su mayoría más largas que las células epidérmicas, en éste caso son más largas que anchas; frecuentemente una o ambas están divididas en dos.

Epidendrum englerianum Lehm. y Kraenzl.

Células guarda: Forma arriñonada, subelípticas.

Células subsidiarias: Generalmente hexagonales y/o pentagonales, algunas veces heptagonales; células grandes, más anchas que largas, una de ellas más pequeña que la otra; comunmente una de ellas se divide en dos.

***Epidendrum trachythece* Schltr.**

Células guarda: Forma arriñonada, elípticas.

Células subsidiarias: Generalmente hexagonales y/o heptagonales, algunas veces pentagonales; son más largas que anchas, pero siempre más largas que las células guarda y tan anchas como éstas; en pocas ocasiones son más angostas que las células guarda; frecuentemente una de ellas dividida en dos, más raramente ambas están divididas en dos.

***Epidendrum nitens* Reichb.f.**

Células guarda: Forma arriñonada, subelípticas.

Células subsidiarias: Generalmente hexagonales y/o heptagonales; células grandes anchas y largas, aparentemente más grandes que las células epidérmicas, en raras ocasiones son menos anchas que las células guarda, pero siempre más largas que éstas; se presentó un caso en el que ambas células estaban divididas en dos, raramente una de ellas está dividida en dos.

***Epidendrum* sp.**

Células guarda: Forma arriñonada, subelípticas.

Células subsidiarias: Generalmente hexagonales y/o pentagonales, algunas veces heptagonales; células pequeñas más que las epidérmicas, casi tan anchas como largas; ligeramente más anchas que las células guarda, a veces tan anchas o menos anchas que las células guarda pero generalmente más anchas, una más grande que la otra. Raramente una de ellas se divide en dos.

***Epidendrum macroclinium* Hágsater**

Células guarda: Forma arriñonada, subelípticas.

Células subsidiarias: Generalmente hexagonales y/o pentagonales, algunas veces heptagonales, se encontró un caso tetragonal; células pequeñas, generalmente tan anchas como largas, una de ellas más larga que la otra; comunmente una de ellas es tan ancha como la célula guarda; muy raramente una de ellas se encuentra dividida en dos.

Epidendrum glumibracteam Reichb.f.

Células guarda: Forma arriñonada. elípticas.

Células subsidiarias: Generalmente hexagonales y/o pentagonales, a veces heptagonales, se encontró un caso tetragonal y otro octagonal; células grandes, más largas que anchas; siempre más largas que las células guarda, raras veces una de ellas es tan angosta como las células guarda; infrecuentemente una de ellas se divide en dos.

Epidendrum octomeroides Schltr.

Células guarda: Forma arriñonada, circulares.

Células subsidiarias: Generalmente hexagonal y/o heptagonal, a veces pentagonal; células aparentemente tan grandes como las epidérmicas, en su mayoría más largas que anchas; frecuentemente una de ellas es tan ancha como las células guarda, son más largas que las células guarda; regularmente una de ellas se divide en dos.

Epidendrum ilense Dodson

Células guarda: Forma arriñonada, circulares.

Células subsidiarias: Generalmente hexagonales y/o pentagonales, frecuentemente heptagonales; tan grandes como las células epidérmicas, una de ellas es frecuentemente hexagonal y/o pentagonal y la otra es pentagonal, ésta última es más pequeña que la primera; siempre son más anchas que las células guarda; raramente una de ellas se divide en dos.

Epidendrum cf. funcki Reichb.f.

Células guarda: Forma arriñonada, circulares.

Células subsidiarias: Generalmente hexagonales y/o pentagonales, más raramente heptagonales; son más largas que anchas; frecuentemente son más angostas que las células guarda; raramente una de ellas se divide en dos, se encontró un caso en que las dos células se dividían en dos.

Epidendrum aff. moritzii Reichb.f.

Células guarda: Forma arriñonada, subelípticas.

Células subsidiarias: Generalmente hexagonales y/o heptagonales, a veces pentagonales; siempre son más angostas que largas; tan angostas como las células guarda, son más largas que éstas; raramente una de ellas se divide en dos.

Epidendrum nubium Reichb.f.

Células guarda: Forma arriñonada, subelípticas.

Células subsidiarias: Generalmente hexagonales y/o pentagonales, a veces heptagonales; frecuentemente se encuentra la combinación hexagonal-heptagonal; son más largas que anchas; son más largas que las células guarda, en ocasiones son tan anchas o menos que las células guarda; muy raramente se encuentra una de ellas dividida en dos.

Epidendrum ledifolium Rich. & Gal.

Células guarda: Forma arriñonada, circulares.

Células subsidiarias: Generalmente hexagonales y/o pentagonales, muy raramente heptagonales; son más pequeñas que las células epidérmicas; células tan largas como las células guarda, son tan angostas o menos que las células guarda; raramente una de ellas se divide en dos; en general son células muy pequeñas.

Epidendrum cf. nubium Reichb.f.

Células guarda: Forma arriñonada, circulares.

Células subsidiarias: Generalmente hexagonales y/o pentagonales, a veces heptagonales, frecuentemente esta la combinación hexagonal-heptagonal; células tan grandes como las epidérmicas, a veces más; generalmente una de ellas es más grande que la otra, generalmente son más largas que anchas; son más anchas y largas que las células guarda; raramente una de ellas se divide en dos.

Epidendrum rugulosum Schltr.

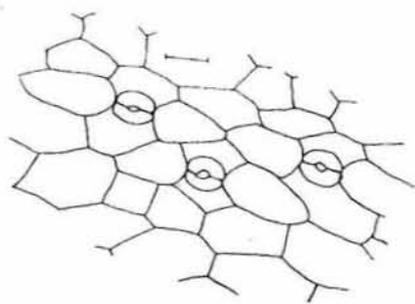
Células guarda: Forma arriñonada, elípticas.

Células subsidiarias: Generalmente hexagonales y/o heptagonales; células muy largas, más largas que anchas, una de ellas es más grande que la otra; siempre más anchas que las células guarda; frecuentemente una de ellas se divide en dos, muy raramente ambas se dividen.

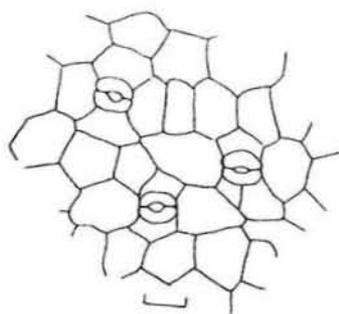
APENDICE B

Se muestran los dibujos del aparato estomático maduro para cada una de las especies estudiadas. el orden en que se presentan es de acuerdo al arrglo del fenograma (Fig. 9), también se proporciona una lista de los nombres de cada una de las especies que corresponden para cada uno de los dibujos. La escala es la misma en todos los casos (30 micras).

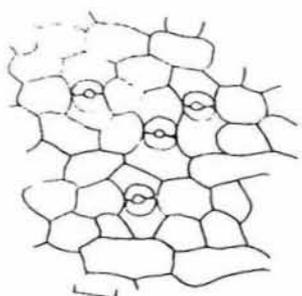
- | | |
|--------------------------------|------------------------------|
| 1.- <i>E.turialvae</i> | 20.- <i>E. cf funckii</i> |
| 2.- <i>E.longicaule</i> | 21.- <i>E. oaxacanum</i> |
| 3.- <i>E.aff paniculatum</i> | 22.- <i>E. nubium</i> |
| 4.- <i>E.trianthum</i> | 23.- <i>E. diffusum</i> |
| 5.- <i>E.englerianum</i> | 24.- <i>E. durangense</i> |
| 6.- <i>E.ilense</i> | 25.- <i>E. ledifolium</i> |
| 7.- <i>E.anceps</i> | 26.- <i>E. sp nov</i> |
| 8.- <i>E.sp</i> | 27.- <i>E. cf nubium</i> |
| 9.- <i>E.nitens</i> | 28.- <i>E. excisum</i> |
| 10.- <i>E.laucheatum</i> | 29.- <i>E. leucochilum</i> |
| 11.- <i>E.cf piliiferum</i> | 30.- <i>E. glumibracteam</i> |
| 12.- <i>E.cnemidophorum</i> | 31.- <i>E. ramosum</i> |
| 13.- <i>E.hololeucum</i> | 32.- <i>E. trachythece</i> |
| 14.- <i>E.macroclinium</i> | 33.- <i>E. brevivenium</i> |
| 15.- <i>E.lacertinum</i> | 34.- <i>E. ocotmeroides</i> |
| 16.- <i>E.acuña</i> | 35.- <i>E. platystigma</i> |
| 17.- <i>E.rugulosum</i> | 36.- <i>E. pfavii</i> |
| 18.- <i>E.tunguraguae</i> | 37.- <i>E. aff moritzii</i> |
| 19.- <i>E.aff geminiflorum</i> | |



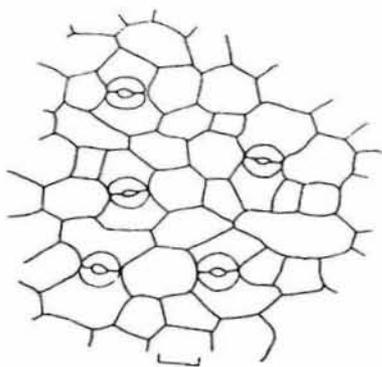
1



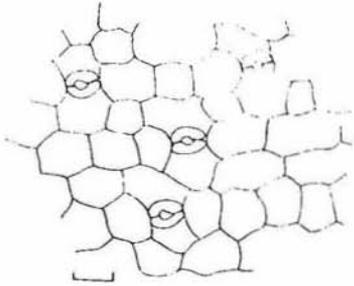
2



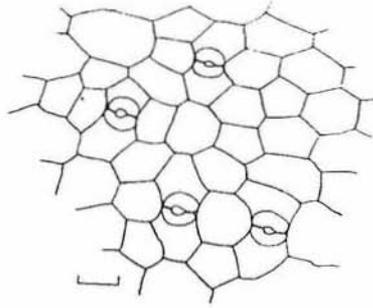
3



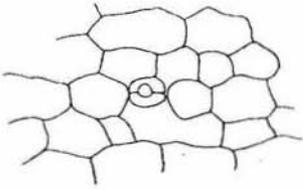
4



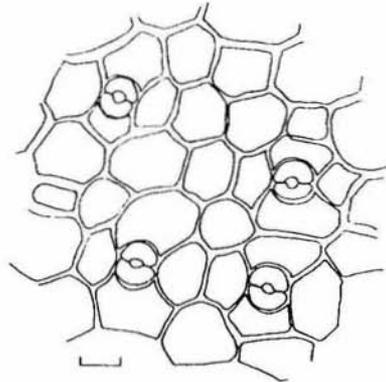
5



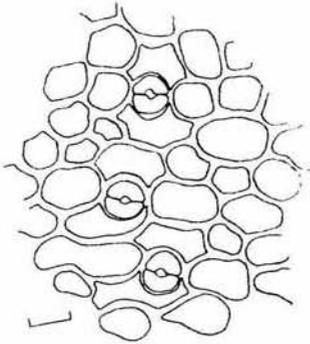
6



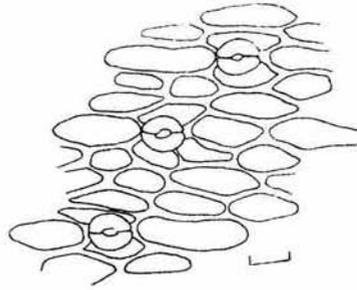
7



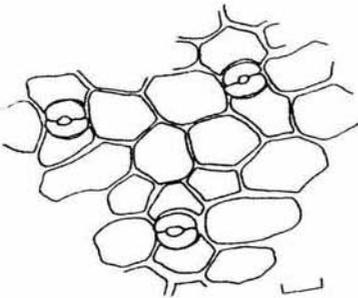
8



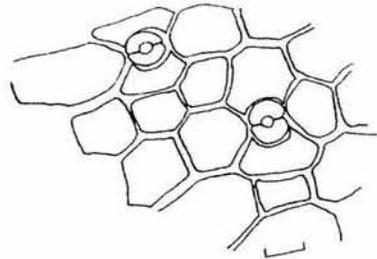
9



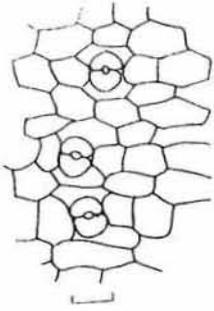
10



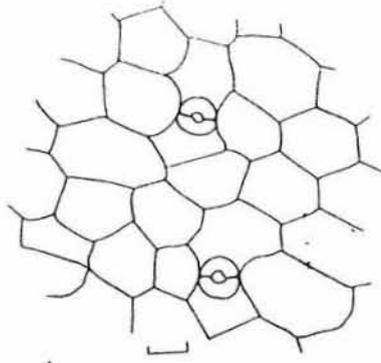
11



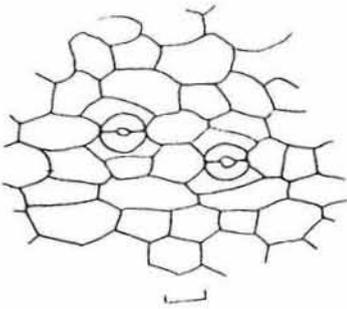
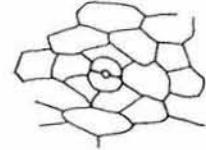
12



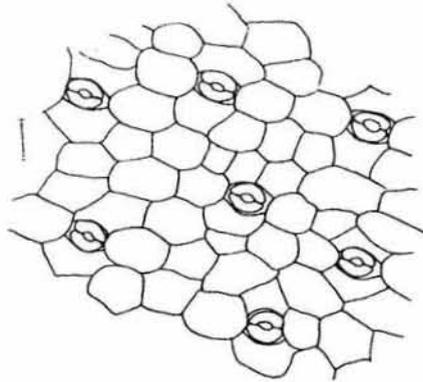
13



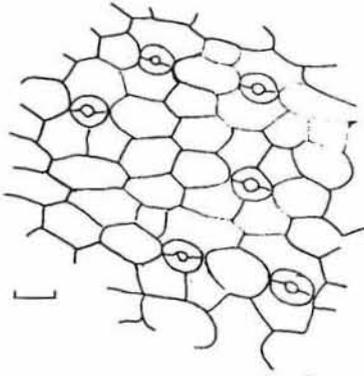
14



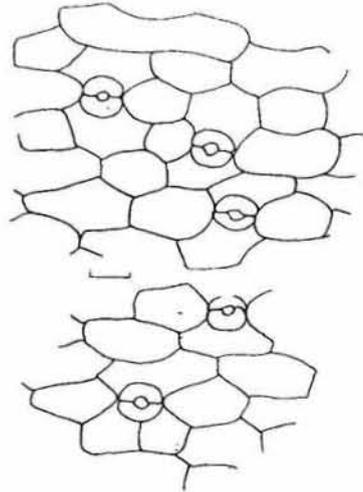
15



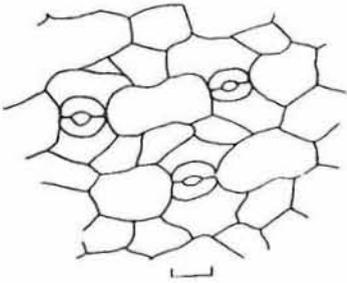
16



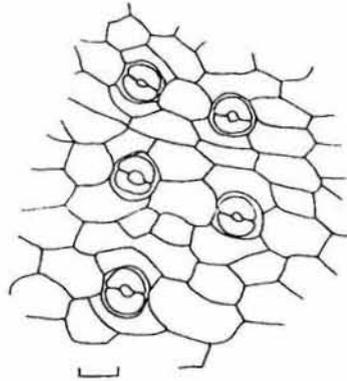
17



18



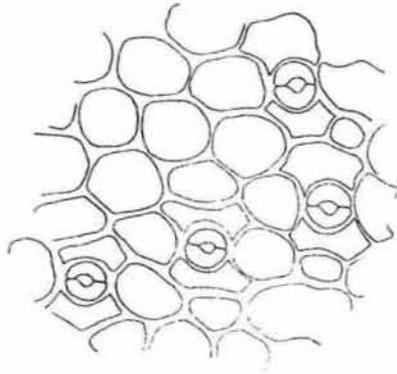
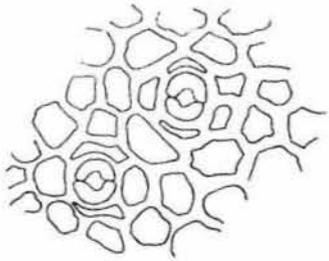
19



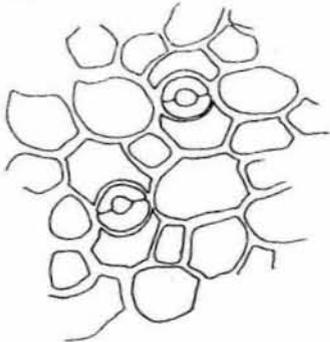
20



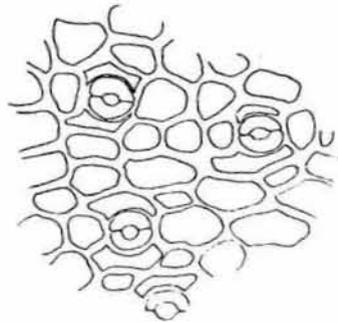
21



22

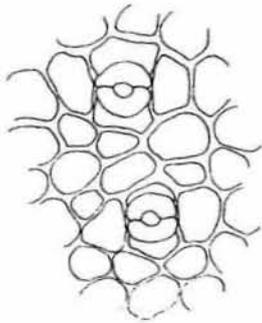


23

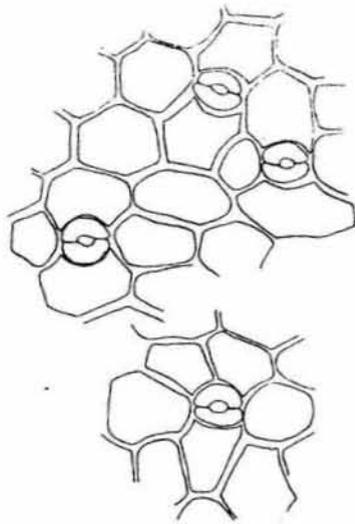


24

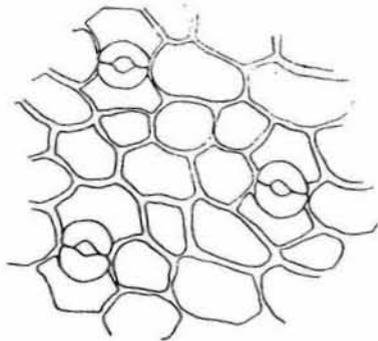
67



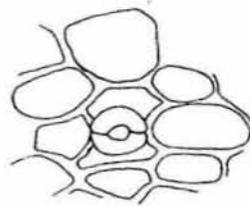
25



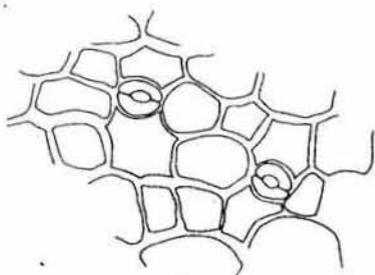
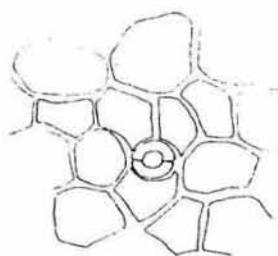
26



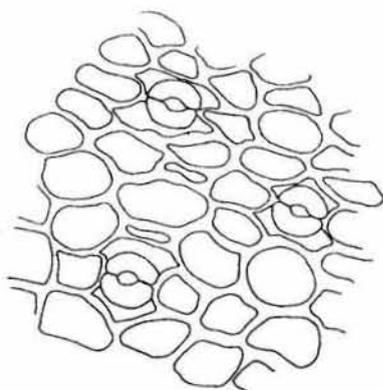
27



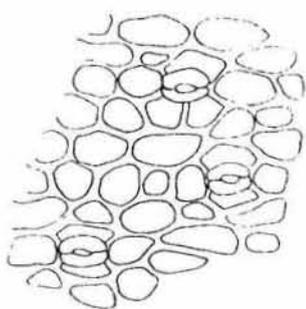
28



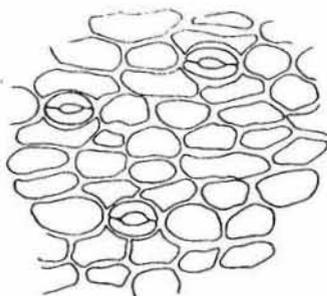
29



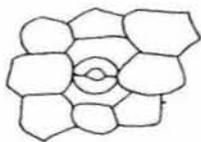
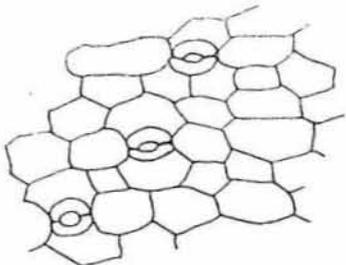
30



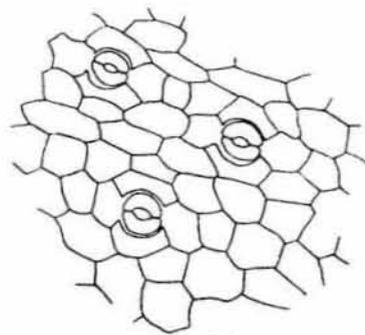
31



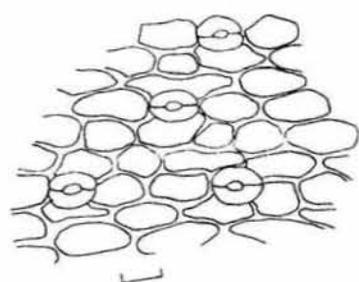
32



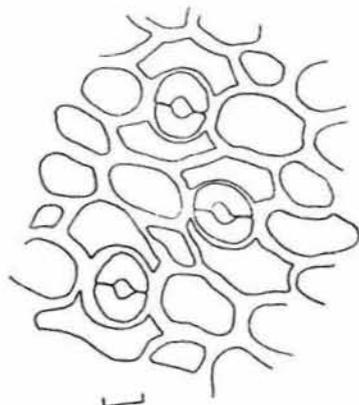
33



34



35



36



37