



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Facultad de Estudios Superiores Zaragoza

**Anatomía floral comparativa del género *Polianthes* L.
(Agavaceae).**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(SISTEMÁTICA)**

P R E S E N T A

BIÓL. HÉCTOR SERRANO CASAS.

DIRECTOR DE TESIS: DR. Eloy Solano Camacho.

MÉXICO, D.F.

NOVIEMBRE DE 2008.



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

RECONOCIMIENTOS

Mi gratitud al Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM, en especial a la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza por haberme dado la oportunidad de formarme académicamente y brindado todas las facilidades para la realización de mis estudios así como ésta tesis. Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca con número de registro 198023 que me otorgó.

Al comité tutorial conformado por el Dr. Eloy Solano Camacho por su excelente dirección académica. A la Dra. Teresa Terrazas Salgado por sus valiosas enseñanzas y a la Dra. Ma. Hilda Flores Olvera por sus acertados comentarios y sugerencias que enriquecieron este trabajo.

AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Teresa Terrazas Salgado, Investigadora incansable, le agradezco la dedicación, paciencia y excepcional dirección que me brindó durante el trabajo de laboratorio así como revisión del texto final.

Al Dr. Guillermo Laguna Hernández las sugerencias que me hizo han contribuido de manera significativa a éste trabajo.

De manera especial al Dr. Eloy Solano Camacho por su excelente dirección académica fundamental en mi formación, ¡Gracias Doctor! Su amistad y su presencia en momentos difíciles me reconfortaron enormemente.

A la Dra. Sonia Vázquez Santana por sus enseñanzas, su amistad y las valiosas aportaciones que hizo para mejorar éste trabajo.

A la Dra. Ma. Hilda Flores Olvera por su apoyo, orientaciones y sugerencias.

A la Bióloga María del Carmen López Barriga su apoyo ha sido muy importante durante para la conclusión del trabajo.

A Roxana Origel Serrano por su valiosa ayuda para llevar a buen término ésta tesis.

Al personal del herbario FEZA: Q. F. I. María de la Luz López Martínez por su apoyo incondicional incluso antes de mi ingreso al posgrado. Al M. en C. Marco Antonio Hernández Muñoz, ¡muchísimas gracias! por tus demostraciones de amistad además de tus conversaciones agradables y enriquecedoras. A la Dra. Alejandrina Ávila Ortiz, al Dr. Carlos Catillejos Cruz y M. en C. Sonia Rojas Chávez ha sido un verdadero gusto compartir con ustedes.

A todos los demás estudiantes herbario que como yo buscan el conocimiento, gracias por compartir este momento de mi vida.

DEDICATORIAS

A ti que me has creado y permitido crear mis propias circunstancias, A ti amor que has transformado mis pensamientos, mis actos y mi existencia. A mi abuelita María de la Luz Mejía Gordillo †, mujer incansable, precursora de éste ímpetu de superación que me ha llevado a obtener logros, A mi madre Concepción Casas Mejía †, y mi padre Ricardo Serrano Meza †, quienes me dieron lo mejor de ambos educándome amorosa y sabiamente, espero ser la simiente que ambos esperaban.

A ti Alma Rosa González Becerril que haz correspondido al amor que por ti siento desde hace varios años acompañándome y compartiendo tu vida, conmigo dándome además dos maravillosas hijas; Lizbeth y Alejandra Serrano González a quienes dedico con todo el amor de mi ser este trabajo porque son el motivo que impulsa incansablemente a mi existencia.

Eloisa, Lourdes, Rosaura y Gerardo les amo profundamente, ¡muchas gracias por su amor y sus oraciones! Soy muy afortunado por ser hermano de ustedes, los llevo en el alma. Víctor, Noguez, y Rocío, gracias por apoyarme y acompañarme en éste logro, los amo también.

Beto, Melba, Nallely, Roc, Richard, Ivette, Gerar, Andrea, Ricki, Güera, Rodri y Santi gracias por compartir conmigo este logro, a todos amo y los llevo en mí ser.

Todo lo que existe en el universo antes ha sido un pensamiento . . .

FIGURAS

No.		PÁG.
1. A-E	Perianto	29
1. A	Botón completo de <i>Polianthes nelsonii</i>	29
1. B	Base del perianto en <i>P. multicolor</i>	29
1. C	Haz vascular colateral en la base del perianto, <i>P. nelsonii</i>	29
1. D	Lóbulo interno cutícula estriada y epidermis, <i>P. nelsonii</i>	29
1. E	Región apical del tubo floral, <i>P. multicolor</i>	29
1. F-M	Androceo	29
1. F-G y K	Histogénesis del filamento	29
1. F	<i>P. platyphylla</i>	29
1. G	<i>P. nelsonii</i>	29
1. H	Filamento inserto por debajo del ápice del ovario, <i>P. geminiflora</i>	29
1. I	Filamento inserto en en el ápice del ovario, <i>P. howardii</i>	29
1. J	Filamento inserto por debajo de los tépalos, <i>P. densiflora</i>	29
1. K	<i>P. multicolor</i>	29
1. L	Cutícula estriada del filamento, <i>P. nelsonii</i>	29
1. M	Anteras y polen, <i>P. multicolor</i>	29
2. A-N	Gineceo	35
2. A	Botón completo, <i>P. howardii</i>	35
2. B	Vascularización del ovario, <i>P. multicolor</i>	35
2. C	Nectarios septales interoculares, <i>P. howardii</i>	35

2. D	Epidermis locular, <i>P. nelsonii</i>	35
No.		
2. E	Parte media del ovario, <i>P. geminiflora</i>	35
2. F	Óvulos anátropos, <i>P. nelsonii</i>	35
2. G	Base del estilo canales estilares, <i>P. Platyphylla</i>	35
2. H	Base del estilo nectarios septales, <i>P. howardii</i>	35
2. I	Parte media del estilo, <i>P. nelsonii</i>	35
2. J	Cavidad estilar, <i>P. multicolor</i>	35
2. K	Parte distal del estilo, <i>P. howardii</i>	35
2. L	Base del estigma, <i>P. howardii</i>	35
2. M	Cutícula estriada en la base del estigma, <i>P. nelsonii</i>	35
2. N	Estigma, <i>P. geminiflora</i>	35

RESUMEN

Con el propósito de apoyar la clasificación en dos subgéneros *Polianthes* y *Bravoa* del género *Polianthes* L. (Agavaceae), se realizó un estudio anatómico de sus flores. Los taxa analizados del subgénero *Polianthes* fueron *P. densiflora*, *P. nelsonii* y *P. platyphylla*, y del subgénero *Bravoa*, *P. geminiflora* var. *geminiflora*, *P. howardii* y *P. multicolor*. Las características de la anatomía floral entre las especies son similares. Sin embargo, en los taxones del subgénero *Bravoa* los filamentos se separan desde la base del tubo floral, mientras que, en el subgénero *Polianthes*, los mismos se observaron separados cerca de la base de los lóbulos internos del tubo periantal. Esta evidencia constituye una sinapomorfia que separa ambos subgéneros. Probablemente en la región donde los filamentos se separan, también se originan, ya que por debajo de esta área se observó un haz vascular en división, uno de ellos vasculariza al filamento y el otro continúa hacia el tubo floral. Anteriormente, sin considerar la anatomía de las flores se planteaba que los estambres se originaban en ambos subgéneros desde la base del tubo del perianto y sus filamentos permanecían adnados al mismo, separándose a diferentes niveles. Por otro lado, los nectarios son septales, los óvulos anátropos bitégmicos y crasinucelados, característicos de la familia Agavaceae. Las evidencias anatómicas indican que *Polianthes howardii* presenta nectarios de mayor longitud que los lóculos en relación con las otras especies estudiadas.

ABSTRACT

An anatomical flower study of *Polianthes* and *Bravoa* subgenera from the genus *Polianthes* L. (Agavaceae) was done, with the purpose of supporting the classification in two subgenera. The analyzed taxa were *P. densiflora*, *P. nelsonii* and *P. platyphylla*, subgenera *Polianthes*; the same was done for *P. geminiflora* var. *geminiflora*, *P. howardii* and *P. multicolor* from the *Bravoa* subgenera. The anatomical characters between these species are similar. Nevertheless, in the taxa of the subgenera *Bravoa*, the filaments are separated from the floral tube base, while in the subgenera *Polianthes*, the filaments are separated near the base for the internal lobes from the perianth tube. This evidence is a synapomorphy that separates both subgenera. It is possible, that in the zone where the filaments separate, also they were originated, since below this area was observed a vascular bundles dividing, one of them vascularized to the filament and the other continue to the floral tube. In previous studies without considering the floral anatomy it was thought that the stamens were originated in both subgenera since the base of the perianth tube and its filaments keep adnates to the same tube, separating at different levels. On the other hand, the nectaries are septal, and the ovule are anatropous, bitegmics, and crascinuclate; typical from the Agavaceae family. The anatomical evidences show that *Polianthes howardii* presents bigger length nectaries than locules.

I INTRODUCCIÓN

El género *Polianthes* pertenece a la familia Agavaceae (Dahlgren *et al.*, 1985). Es endémico de México. Su límite de distribución norte se encuentra en Chihuahua y Tamaulipas, hacia el sur llega hasta el norte de Oaxaca (Solano y Feria, 2007). El número de especies de este género ha variado en función de los criterios utilizados para su delimitación. Con base en un análisis cladístico de caracteres morfológicos y anatómicos vegetativos, Solano (2000) reconoció 14 especies, incluidas en dos subgéneros, *Bravoa* y *Polianthes*. En *Bravoa* la inflorescencia es un racimo con dos flores por nudo (excepto en *P. howardii*), colgantes a cercanamente horizontales, color coral, anaranjado, anaranjado-verdoso, anaranjado-amarillento, rojo, rojo-verdoso, rosado con rayas blancas o raramente blanco; estambres insertos desde 2 a 5 y hasta 19 mm por arriba del ápice del ovario. En *Polianthes* la inflorescencia es una espiga con dos flores por nudo (excepto en *P. densiflora*), la porción distal del tubo es horizontal, cercanamente vertical o ligeramente curvada, de color amarillo, blanco a rosado y hasta rojo con la edad, los lóbulos cortos o largos, erectos o reflexos, ovados, oblongos o elípticos. Estambres insertos en el tubo, 2 a 3 mm por debajo de la base de los lóbulos.

El único estudio sobre anatomía de las flores de *Polianthes* fue realizado por Joshi y Pantulu (1941) en *P. tuberosa*, donde analizaron la vascularización de los verticilos florales. En el presente trabajo se estudió la anatomía floral de seis especies del género, tres de cada subgénero para registrar caracteres que apoyen la propuesta de reconocer dos subgéneros.

II ANTECEDENTES

2.1 La anatomía y su contribución de la taxonomía de las monocotiledóneas

La anatomía sistemática fundamentalmente es una disciplina descriptiva. Utiliza datos comparativos y su principal limitante es la distinción entre caracteres diagnósticos, filogenéticos y ecológicos. Los primeros estudios en esta disciplina, en órganos vegetativos, los realizaron a mediados del siglo XIX Sanio, Radlkofer y Vesque (Dickison, 1975). Su aplicación en la resolución de problemas sistemáticos fueron efectuados por Fritch (1903). Posteriormente estos estudios los revisaron minuciosamente Metcalfe (1946, 1953, 1954, 1959, 1961) y Dickison (1975).

Los trabajos iniciales sobre anatomía comparativa de monocotiledóneas los realizaron Solereder y Meyer's, publicados entre 1928 y 1933. Posteriormente, bajo la dirección editorial de Charles Rusell Metcalfe, se inició la publicación de una serie de volúmenes intitulada *Anatomy of the Monocotyledons*, entre ellos, Graminea (Metcalfe, 1960), Palmae (Tomlinson, 1961), Commelinales-Zingiberales (Tomlinson, 1969), Juncales (Cutler, 1969), Cyperaceae (Metcalfe, 1971) y Dioscorales (Ayensu, 1972), entre otros. Cabe mencionar que en estas obras se hace referencia únicamente a la anatomía vegetativa de esta clase.

Metcalfe (1960) indicó que la raíz primaria en las gramíneas es sustituida por un sistema radical adventicio, y que su anatomía es muy uniforme entre las especies. Destacó la presencia de una hipodermis conformada por células de pared delgada y por debajo de ella una banda angosta de fibras. Anteriormente

Boyd (1932) registró que la raíz primaria de *Agave* es tetarca y Verhoek (1998) señaló que éstas y las raíces adventicias de *Yucca*, dependiendo de la especie, tienen de cuatro a 28 polos protoxilemáticos. Según Wagner (1977), las raíces de las agaváceas presentan vasos con placas de perforación simples o escalariformes. Por otro lado, Guttenberg (1968) registró en esta misma familia que las raíces carnosas tienen parénquima cortical bien desarrollado y Arnott (1962) notó la presencia de una endodermis gruesa en *Yucca*. Recientemente, De la Cruz (2007) estudió la anatomía de la raíz del género *Manfreda* y encontró que existen caracteres que ayudan en la delimitación de sus especies. Por ejemplo, la presencia de rafidios en el parénquima caracterizan a *Manfreda guerrerensis*, *M. longiflora* y *Manfreda potosina*. El parénquima cortical generalmente forma un anillo de células lignificadas. El número de estratos de este anillo permitió separar las especies. *M. nanchitlensis* presentó cuatro a cinco estratos, mientras que, *M. guerrerensis*, *M. maculata*, *M. pubescens*, *M. scabra* y *M. singuliflora* tres. La ausencia de este anillo distinguió a *M. galvanie*, *M. guttata*, *M. longiflora*, *M. potosina* y *M. pringlei*.

Por lo que se refiere a la hoja, éste órgano es el más variable de las angiospermas. Sus caracteres anatómicos son útiles en la delimitación de taxa, aunque la mayoría de éstos, no pueden interpretarse ecológica y evolutivamente con facilidad (Carlquist, 1961). Los caracteres anatómicos de este órgano que tienen valor sistemático y potencial filogenético significativo son: cutícula (ornamentación), mesofilo e idioblastos (Dickison, 1975), además de los derivados epidérmicos.

Con base en la ultraestructura de las ceras epicuticulares se reconocen dos tipos en los principales grupos de monocotiledóneas. El tipo *Convallaria* consiste en placas de cera dispuestas en forma paralela, algunas veces con patrones llamativos localizadas alrededor de idioblastos y estomas, este tipo se encuentra en Nartheciaceae, algunas Liliales como Alstroemeriaceae, Colchiaceae, Luzuriagaceae, Smilacaceae; Asparagales, entre ellas, Agavaceae, Anthericaceae, Aphyllantaceae, Asparagaceae, Convallariaceae, Hemerocallidaceae, Hyacinthaceae, Iridaceae, Melanthiaceae, Nolinaceae y Phormiaceae; Dioscorales como Dioscoraceae. También las Triuridaceae presentan este tipo de ceras en sus hojas escuamiformes (Kubitzki, 1998).

El segundo tipo llamado *Strelitzia* consiste en un agregado de varillas, comúnmente con una capa gruesa en forma de chimenea alrededor de los estomas, éste se observa en muchos miembros de Arecales, Commelinae, Zingiberales, Bromeliaceae, Eriocaulaceae, Cyperaceae, Juncaceae, Poaceae, Typhaceae y Velloziales. Ambos tipos de ceras nunca ocurren en la misma familia y son una evidencia taxonómica para separar a Liliae de Commelinanae (Kubitzki, 1998).

La estructura de la cutícula varía en función de: presencia o ausencia de láminas y retículo, diferenciación en capas interna y externa. Holloway (1982) reconoció seis tipos de cutícula. El polilaminado, finamente delineado en el exterior y reticulado en el interior como en las hojas de *Agave americana* y *Clivia miniata*. El laminado tenuemente en lado externo y reticulado en el interno, se encuentra en *Ficus elastica* y *Hedera helix*. El amorfo en el exterior y reticulado al

interior como se ha observado en *Abies*, *Citrus limon*, *Picea*, *Plantago major* y *Quercus velutina*. El reticulado por ambos lados se encuentra en *Hydrangea macrophylla* y *Lycopersicon esculentum*. Con ambos lados laminados se ha descrito en *Beta vulgaris* y *Taraxacum officinale*. Finalmente, la cutícula con los dos lados amorfos se ha registrado en *Brassica oleracea* y *Potamogeton crispus*.

Por otro lado, los derivados epidérmicos más útiles en la sistemática son el número y arreglo de las células subsidiarias del complejo estomático, las papilas y los tricomas. Dunn *et al.* (1965) indicaron que la variación en la epidermis parece ser un carácter diagnóstico a niveles de familia o género, pero no a nivel de clase. En este contexto, Tomlinson (1969) y Dahlgren y Clifford (1982) indicaron que el tipo dominante de estomas en Comelinales y Zingiberales, generalmente es paracítico; en todas las Cyperales y Poales paracítico, los tetracíticos ocurren ocasionalmente en Cyperales (Cyperaceae) y en muchas Arecales, Pandanales, Cyclanthales, Arales y Liliales, excepto Orquidaceae, que tiene estomas anomocíticos igual que en la mayoría de Asparagales, en donde son raros los paracíticos como en los géneros *Polianthes* y *Manfreda* (Solano, 2000; Reyes, 2007). Aunque Shah y Gopal (1970) señalaron la presencia de este último tipo en *P. tuberosa* y Álvarez (1990) los registró en *Bravoa geminiflora*, *B. graminifolia*, *Polianthes nelsonii*, *P. pringlei* y *Pseudobravoia densiflora*.

Las papilas son comunes en las gramíneas, especialmente en las de clima árido, pero no en las hojas de las Juncales, aunque su presencia y tipo son útiles en la determinación de las especies de este último orden (Metcalf, 1960; Cutler, 1969). Varios tipos de tricomas se encuentran en muchos grupos de

monocotiledóneas; los peltados con forma de estrella y multicelulares caracterizan a Bromeliaceae, los multicelulares fasciculados se encuentran en Hypoxidaceae y con dos o tres células en Poaceae y Commelinaceae (Metcalfe, 1960). En las Asparagales raramente se presentan tricomas y cuando esto ocurre son simples y unicelulares (Dahlgren, 1982), como en *Manfreda pubescens* y *Polianthes graminifolia* (Solano, 2000; Reyes, 2007).

Por lo que se refiere al mesofilo, la presencia de parénquima en empalizada y esponjoso, depende más bien del hábitat en cual se desarrollan las especies. De este modo, las mesofíticas tienen parénquima en empalizada hacia la región adaxial de la lámina y el esponjoso hacia la abaxial. Esta clase de hojas se conocen como bifaciales o dorsiventrales. Las especies de hábitat xerofítico comúnmente diferencian parénquima en empalizada hacia ambas caras de la lámina y reciben el nombre de unifaciales o isobilaterales (Esau, 1982). Algunos autores como Dickison (1975), mencionan que la disposición del parénquima tiene valor taxonómico, en este sentido, Rudall y Buzgo (2002) con base en la disposición del mismo, la forma de la hoja y la presencia o ausencia de pecíolo, separaron en dos grandes grupos a las monocotiledóneas; las basales y las lilioides. En el primer grupo, *Acorus* presenta hojas lineares y unifaciales; en algunas Alismatales y ocasionalmente en Araceae, las hojas adultas son lineares y bifaciales; en Tofieldiaceae, algunas Juncaginaceae y Scheuchzeriaceae son unifaciales y teretes, todas ellas pecioladas.

En el grupo de las lilioides, las Dioscorales como Nartheciaceae, tienen hojas lineares, bifaciales y sin pecíolo; lineares y bifaciales en Pandanaceae y

Velloziaceae carentes de pecíolo, pero frecuentemente pecioladas en Cyclanthaceae y Stemonaceae. En Liliales la mayoría son lineares y bifaciales, frecuentemente elípticas y ocasionalmente pecioladas. En Asparagales superiores casi todas son lineares y bifaciales ocasionalmente elípticas, algunas veces pecioladas o reducidas a escamas, los géneros que presentan hojas teretes como *Allium* son unifaciales, mientras que, en *Agave* solamente el ápice de la lámina es unifacial. En este grupo Solano (2000) encontró que en el género *Polianthes* el parénquima en empalizada está poco desarrollado hacia el haz y generalmente ausente hacia el envés. Algunas especies de este género presentan hojas unifaciales como *P. bicolor*, *P. howardii* y *P. longiflora*; mientras que, en *P. densiflora*, *P. geminiflora* var. *geminiflora*, *P. graminifolia*, *P. nelsonii*, *P. platyphylla* y *P. sessiliflora* son bifaciales, en otras especies es esponjoso y en *P. multicolor* puede ser bifacial o completamente esponjoso. Por otro lado, Reyes (2007) señaló que el mesofilo en todas las especies del género *Manfreda* es esponjoso.

Comúnmente en el tejido parenquimático se han observado cuerpos cristalinos de diferentes tipos en distintos órganos vegetales de las monocotiledóneas. La síntesis de oxalato de calcio tiene relación con el balance iónico de la planta y probablemente represente un mecanismo para regular los niveles de calcio libre en el citoplasma (Prychid *et al.*, 2003). También se ha sugerido que pueden servir como soporte estructural o protección contra la herbivoría (Franceschi y Horner, 1980).

La forma y localización de estos cristales frecuentemente son característicos en diferentes niveles taxonómicos. Los rafidios son el tipo de cristal más común en las monocotiledóneas, se encuentran en Agavaceae, Nolinaceae, Philydraceae, Phormiaceae y Pontederiaceae. Su ausencia representa una sinapomorfia en algunos grupos como Alismatales, Poales y Liliales (Prychid y Rudall, 1999). Goldblatt *et al.* (1984) evaluaron tanto las diferencias morfológicas como los tipos de cristales en las familias Campynemaceae y Colchicaceae, y concluyeron que no tienen cercanía filogenética con Iridaceae. Gulliver (1863-1865, citado por Prychid y Rudall, 1999), registró ausencia de rafidios y presencia de pequeñas drusas en tallos y flores de *Acorus gramineus* y *A. calamus* (Acorales, Acoraceae), así como pequeños estiloides romboidales, presentes algunas veces en las células de la vaina de los haces vasculares de estas especies. La presencia de rafidios en el tapetum ha sido registrada para algunas monocotiledóneas como *Tradescantia* (Prychid *et al.*, 2003). Por otro lado, Mayo (1989) encontró que en las inflorescencias de *Philodendron* (Araceae) se presentan tanto rafidios como drusas, estas últimas son más comunes en los estilos.

De acuerdo con Behnke (2000), cuatro especies de la familia Agavaceae: *Agave attenuata*, *Beschorneria bracteata*, *Hespealoë parviflora*, y *Yucca whipplei*, presentan plastidios en los elementos de tubo criboso del tipo P2c, subtipo P2c_C con cristales cuneados, a diferencia de otras monocotiledóneas.

Prychid y Rudall (1999) registraron que en algunas familias de monocotiledóneas pueden presentarse rafidios, estiloides y formas intermedias, particularmente en Asparagales superiores tales como Convallariaceae *sensu lato* y Agavaceae. En *Yucca* se encuentran rafidios de forma elíptica en sección transversal, *Agave* tiene rafidios con ocho caras y puntas agudas. Generalmente los rafidios presentan de cuatro a seis caras con terminación aguda, mientras que, en Araceae son estriados. Los estiloides especialmente son comunes en Asparagales, pero no se presentan en Iridaceae. En Agavaceae han sido observados en las hojas usualmente en el parénquima, en la vaina del haz vascular o el mesofilo adyacente (Prychid y Rudall, 2000; Solano, 2000; De la Cuz, 2007; Reyes, 2007). Por ejemplo, Solano (2000) indicó que el mesofilo de *Polianthes densiflora* carece de rafidios, mientras que, en otras especies varían de escasos a numerosos. Reyes (2007) señaló que la presencia de estiloides subepidérmicos en la hoja separa a *Manfreda guttata* de las demás especies del género. En el parénquima de los cormos de *Polianthes*, González (1998) registró que los rafidios son más abundantes que en el bulbo, además, los cuerpos de sílice presentes en el parénquima asociado al meristemo de engrosamiento secundario del corno separa algunas especies.

Prychid y Rudall (1999) encontraron rafidios y estiloides en Agavaceae incluido el género *Hosta*, la presencia o ausencia de éstos, es útil en la taxonomía de otras familias del orden Asparagales; entre ellas Alliaceae, Amaryllidaceae, Anthericaceae, Boryaceae, Doryanthaceae, Iridaceae, Lanariaceae y Orchidaceae.

Los caracteres anatómicos de las flores constituyen una de las más valiosas herramientas para el estudio de la taxonomía y la filogenia de las plantas y por supuesto de las monocotiledóneas. Strange *et al.* (2004) analizaron la anatomía floral de ocho especies de Pontederiaceae y plantearon la hipótesis de que en ellas, el ovario unilocular evolucionó siguiendo dos vías no homólogas, una por la pérdida del septo interocular y otra por el desarrollo de un sólo carpelo. Rudall *et al.* (2005) utilizaron datos comparativos de anatomía floral, morfológicos y moleculares, en tres géneros de Stemonaceae para plantear la evolución de las condiciones unicarpelar a tricarpelar y de pentámera a trímera. Sajo *et al.* (2004) analizaron la anatomía floral de diez géneros de la familia Bromeliaceae para establecer el desarrollo ontogenético de la posición del ovario y concluyeron que el carácter epígino en algunos géneros es una reversión. Rudall y Eastman (2002) con la finalidad de establecer las relaciones filogenéticas del género *Corsia* (Corsiaceae) con las orquídeas describieron su anatomía floral y registraron como sinapomorfías de éste último grupo la presencia de labelo, ginostegio y flores epíginas, así como la ausencia de nectarios septales; aunque destacaron que el labelo de las orquídeas no es homólogo con el de *Corsia*; además en Orchidaceae, los estambres adaxiales son estériles y únicamente los abaxiales son fértiles, mientras que en *Corsia* los seis estambres son fértiles.

Con base en caracteres anatómicos del ovario, Chatuverdi (1945) analizó el origen del ovario ínfero en la familia Amaryllidaceae, por otro lado, Mogensen

(1969) registró que la ontogenia floral apoya el origen apendicular del ovario ínfero de *Agave parryi*.

De acuerdo con Dahlgren y Clifford (1982), Chase *et al.* (1995) y Stevenson y Loconte (1995), el número de tegumentos y tipo de nucela carecen de significado en la sistemática de monocotiledóneas a nivel de familia. Sin embargo, las estructuras nucelares especializadas, como hipóstata, perispermo y calazospermo, presentes en algunos taxa, son relevantes en sistemática (Rudall, 1997). Por ejemplo, la hipóstata se presenta en *Ornithogalum caudatum* (Hyacinthaceae), *Galtonia*, *Borya* y *Crocus Lilliana*. El perispermo es común en *Yucca* y también en las Zingiberales. El calazospermo sólo se ha encontrado en *Cyanastrum* (Cyanastraceae).

Rudall y Furness (1997) realizaron una revisión de la estructura del óvulo en *Acorus*, (Nartheciaceae) para determinar su relación con las monocotiledóneas, encontraron óvulos bitégmicos como en la mayoría de ellas y otras paleohierbas, pero en *Acorus* éstos son tenuinucelados. Sin embargo, reconocieron que no hay evidencia molecular consistente para considerar *Acorus* como taxón hermano de las monocotiledóneas. Rudall *et al.* (2002) observaron óvulos tenuinucelados en Alliaceae e indicaron que estas características constituyen una sinapomorfía para esta familia. Según Rudall (1997), el carácter crasinucelado de los óvulos se presenta en la mayoría de las monocotiledóneas, observación que apoya los trabajos previos de Palser (1975), quien registró que los caracteres bitégmico y crasinucelado son plesiomórficos. Joshi y Pantulu

(1941) describieron en *Polianthes tuberosa* óvulos anátropos, bitégmicos, que se originan en dos filas a lo largo de los márgenes de cada carpelo. Verhoek-Williams (1998) señaló que los óvulos anátropos, bitégmicos y crasinucelados son comunes en las agaváceas.

Buzgo y Endress (2000) estudiaron el desarrollo del gineceo, en *Acorus calamus* y *A. gramineus* para contribuir al esclarecimiento de su ubicación taxonómica en relación con las angiospermas basales, encontraron reminiscencias de nectarios septales, pero no son funcionales. El tipo de nectarios ha sido útil en la clasificación de las monocotiledóneas. Éstos se clasifican en función de su tipo de células secretoras, su localización en relación con los lóculos y sus características histológicas. Smets y Cresens (1988) y Smets *et al.* (2000), basados fundamentalmente en observaciones de dicotiledóneas, dividieron los nectarios en dos tipos principales, persistentes y caducos. En las monocotiledóneas, estos mismos autores reconocieron los tipos ginopleural o septal (persistente) y perigonal (caducos).

En trabajos previos como los de Daumann (1970), Dahlgren y Clifford (1982) se habían reconocido en las monocotiledóneas tres tipos de nectarios: perigonales, localizados en la base adaxial de los tépalos, androécicos en los filamentos de los estambres o estaminodios y septales en la unión de los carpelos del gineceo.

Los nectarios septales se definen como cavidades secretoras de néctar que se forman como resultado de la fusión incompleta de una pequeña región de

los márgenes carpelares (Schmid, 1985; 1988; Rudall *et al.*, 2003). Generalmente en las monocotiledóneas con nectarios de este tipo sus cavidades están delimitadas por una capa de células epiteliales con citoplasma denso que secretan néctar. (Smets y Cresens, 1988 y Simpson, 1998).

Los nectarios septales pueden presentarse en los septos de los lóculos o en regiones contiguas del ovario, en las Zingiberales, están en ambos lados (Kirchoff. 1998). Por su posición relativa en relación con los lóculos, en Haemodoraceae Simpson (1993) reconoció tres tipos de nectarios septales: infralocular, interlocular y supralocular.

Para indicar la posible homología entre nectarios presentes en el exterior y los que se localizan hacia el interior de la superficie carpelar, Smets y Cresens (1988) propusieron el término nectario ginopleural, pero nectario septal es más ampliamente utilizado.

En sección transversal, según Schmid (1985), los nectarios más comunes en las liliópsidas son del tipo liliado (septales), característico de *Muscari armeniacum*, descritos como no laberínticos y bien delineados. Por otro lado, Rudall *et al.* (2003) indicaron que los nectarios septales se presentan en muchas monocotiledóneas. Su amplia distribución en esta clase sugiere que ya estaban presentes en su ancestro común (Dahlgren y Clifford, 1982; Van Heel, 1988). Sin embargo, en los órdenes Asparagales y Liliales se presentan nectarios perigonales que predominan en este último orden, donde los septales no existen.

En Asparagales, plantas epíginas, los nectarios septales constituyen una evidencia estructural, de que este carácter ha tenido múltiples orígenes

evolutivos. Por lo tanto, es homoplásico iterativo evolutivamente en dicho orden (Rudall, 2002; Rudall, 2003). Daumann (1970) registró que estas cavidades se encuentran en 21 familias de monocotiledóneas *sensu* Airy (1973), entre ellas la familia Agavaceae. Según Vogel (1998) en las monocotiledóneas los nectarios septales descargan el néctar por medio de aberturas que pueden estar situadas en la parte superior, media o en la base del ovario. Daumann (1970), Smets Cresens (1988), Simpson (1998), Smets *et al.* (2000) y Rudall (2002) reconocieron que estos nectarios se encuentran en taxa con ovario súpero o ínfero y secretan néctar vía poros o aberturas localizadas en la base o ápice del ovario, así como cerca del estigma. Pantil y Pai (1985) estudiaron los nectarios en varias especies de la familia Agavaceae, entre ellas *Polianthes tuberosa*. Según estos autores los nectarios son glándulas típicas localizadas en los septos del ovario (nectarios septales) de estas plantas y presentan un amplio grado de variación en cuanto a su posición, estructura, desarrollo y organización. También indicaron que su extensión y la ubicación de su apertura en diferentes niveles del gineceo, representan una adaptación biológica, estas observaciones fueron corroboradas por Álvarez (1988) en esta misma especie.

Por lo que se refiere al tapete, en algunos grupos de monocotiledóneas tiene valor taxonómico. Los tipos más comunes son el secretor y el plasmodial, también existen formas intermedias como el invasivo.

Furness y Rudall (2001b) al estudiar la distribución de los distintos tipos de tapete en angiospermas basales, encontraron que el secretor es común en éstas y concluyeron que a partir de éste evolucionaron los tipos plasmodial e invasivo.

En Asparagales, Dioscorales y Liliales, (Furness y Rudall, 1998) y Pandanales (Furness y Rudall, 2001a) se presenta tapete de este último tipo de manera más uniforme con respecto a Commelinanae que presenta los tipos secretor y plasmodial. Tanto el tapete plasmodial como el invasivo son derivados, aparentemente evolucionaron varias veces entre taxa primitivos (Furness Rudall, 1998, 2001b).

Con relación con la citocinesis, existen dos tipos, simultánea y sucesiva. Durante la simultánea, la segunda fase de la meiosis ocurre inmediatamente después de la primera, sin que haya formación de paredes celulares, el producto de este proceso siempre es una tétrade con disposición tetraédrica. Como resultado de presiones selectivas y para incrementar la producción de polen, la citocinesis simultánea ha evolucionado independientemente más de una vez en algunos grupos de monocotiledóneas y predomina en angiospermas basales (Rudall *et al.* 1997; Furness y Rudall, 2000). En el registro fósil hay evidencia de su ocurrencia en plantas primitivas del Paleozoico (Gray, 1991; Fanning *et al.*, 1991).

En la citocinesis sucesiva después de la primera fase de la meiosis ocurre la formación de paredes celulares, como resultado de este evento se obtienen tétrades con arreglo tetragonal. Furness y Rudall (1999b) señalaron que la citocinesis sucesiva predomina en las monocotiledóneas. En el orden Asparagales la citocinesis puede ser de ambos tipos, generalmente varía a nivel de familia. Las Asparagales superiores como Agavaceae, Alliaceae, Amaryllidaceae, Anthericaceae y Asparagaceae, entre otras, únicamente

presentan citocinesis sucesiva, sin embargo, existen reversiones al tipo simultáneo, que han evolucionado independientemente mediante una reversión secundaria (Rudall *et al.*, 1997; Furness y Rudall, 1999b, 2000; Furness *et al.*, 2002). En Asparagales inferiores, entre ellas, Asteliaceae, Boryaceae, Doryanthaceae y Orchidaceae, ocurren los dos tipos de citocinesis, pero la simultánea es la más frecuente (Rudall *et al.*, 1997; Furness *et al.*, 2002). Probablemente, el clado de las Asparagales superiores perdió su capacidad para realizar una reversión de citocinesis sucesiva a simultánea (Penet *et al.*, 2005). Las Asparagoides superiores con citocinesis sucesiva, generalmente tienen ovario súpero y las inferiores, con una o dos excepciones, presentan citocinesis simultánea y ovario ínfero (Rudall *et al.*, 1997).

En la familia Agavaceae como ya fue indicado, ocurre citocinesis sucesiva y el arreglo de las microesporas varía, entre tetragonal, decusada, linear o en forma de "T" (Joshi y Pantulu, 1941; Cave, 1955; Furness y Rudall, 2000; Penet *et al.*, 2005). Particularmente, en el orden Asparagales el arreglo de las microesporas tiene valor taxonómico y es un indicador confiable del tipo de citocinesis que las originó, a menos que ocurran reorientaciones en una fase posterior (Rudall *et al.*, 1997; Furness y Rudall, 1999a, 1999b, 2000, 2001a, 2001b; Furness *et al.*, 2002).

En monocotiledóneas la polaridad de la tétrade determina el patrón de apertura del grano de polen (Penet *et al.*, 2005), esta última a su vez tiene relación directa con el tipo de citocinesis (Furness y Rudall, 2000). Las aberturas tricotomosulcadas en polen de monocotiledóneas; tricolpado-ecuatoriales y

tricolporadas en polen de eudicotiledóneas, están asociadas con citocinesis simultánea (Rudall *et al.*, 1997; Furness y Rudall, 1999b; Furness *et al.*, 2002). El polen pantoporado se relaciona con citocinesis sucesiva (Rudall *et al.*, 1997; Furness y Rudall, 1999b; Furness *et al.*, 2002).

Según Rudall *et al.* (1997) y Furness *et al.* (2002) el polen monosulcado o monosulcado-derivado, resulta de la citocinesis sucesiva. De ahí que el polen monosulcado sea muy común en monocotiledóneas y se considere como plesiomórfico en este grupo así como en angiospermas basales (Furness y Rudall, 1999b).

Erdtam (1952) estudió el polen de *Agave*, *Beschorneria*, *Bravoa*, *Furcraea*, *Polianthes* y *Prochnynathes*; consideró como derivadas las aperturas dos copalda y colpo-operculada y con base en caracteres de la exina separó de Agavaceae a los géneros *Astenia* y *Milligonia* (con exina espinulada), tal y como lo había propuesto Hutchinson (1934). Otros trabajos relacionados con la morfología del polen son los de Palacios-Chávez (1978) en 17 especies de *Yucca*, quien encontró muy poca variación entre las mismas. Por otro lado, según Ojeda y Ludlow-Wiechers (1995), los géneros *Agave*, *Beschorneria*, *Furcraea*, *Manfreda* y *Polianthes*, todos con distribución netamente americana, tienen polen semitectado y principalmente monosulcado, comparten la posición ínfera del ovario y poseen un cariotipo similar ($n=30$), sin embargo, en el último género algunas veces se presenta polen bisulcado.

En cuanto al polen abortivo, éste ocurre en *Agave fourcroides*, donde el tapete se forma perfectamente, pero en algunos casos antes de que inicie la

microesporogénesis, este tejido está totalmente destruido, en consecuencia las microesporas y los granos de polen no se desarrollan (Nickolai *et al.*, 2001).

Los estudios de anatomía floral del género *Polianthes* que se han realizado son muy pocos, entre ellos destacan el de Joshi y Pantulu (1941), quienes estudiaron la organogénesis y anatomía floral de *Polianthes tuberosa* con el fin de determinar, entre otros aspectos, el origen de su ovario ínfero. Concluyeron que el ovario ínfero se originó como consecuencia de la adhesión entre varios verticilos florales. Álvarez (1987) revisó la sistemática de la familia Agavaceae y su filogenia, incluyó caracteres anatómicos de las flores de 35 especies pertenecientes a 13 géneros, entre ellos, *Polianthes*, del cual analizó *P. tuberosa*. Tanto la morfología como la anatomía floral le permitieron reconocer afinidades entre las tribus *Poliantheae* y *Agaveae*, entre ellas la epidermis floral glabra, excepto en el extremo de los segmentos del perianto, ovario ínfero con poco desarrollo de las costillas dorsales, nectarios bien desarrollados, el estilo filiforme, con estigma trilobulado; los estambres delgados unidos al tubo, con anteras epipeltadas. Las diferencias que encontró son la abertura de los nectarios sobre la base del estilo y la vascularización del estigma que penetra en los lóbulos del mismo en *Poliantheae*, así como estambres con filamentos muy cortos y anteras casi sésiles en algunas especies.

2.2 Descripción del género *Polianthes*

El género *Polianthes* pertenece a la familia Agavaceae (Dalgren *et al.*, 1985). Son plantas perennes, con cormo y bulbo presentes, hojas de color verde o glaucas, lineares a lanceoladas; inflorescencias en racimos o espigas, flores tubulares, angosta a anchamente infundibuliformes por encima de la curvatura del tubo, geminadas, rara vez solitarias, blancas, amarillas, rosadas, rojas, anaranjadas o combinaciones de estos colores; segmentos del perigonio en dos series, seis estambres, anteras lineares, estigma tres lobado, ovario ínfero, trilocular; fruto capsular loculicida, anchamente elíptico a globoso; semillas planas, deltoides a semicirculares, cubiertas por una exotesta de color negro (McVaugh, 1989; Solano, 2000).

Polianthes tuberosa L. “Plena” ha sido cultivada por más de 470 años. Debido a su alta concentración de sapogeninas en sus rizomas y raíces tuberosas, varias especies se han utilizado como sustitutos del jabón, entre las que destacan *P. geminiflora*, *P. graminiflora* y *P. tuberosa*. Por esta razón se les conoce con el nombre náhuatl de *amolli* (jabón), *omolixochit* u *omilixochitl* (flor de jabón) (Rose, 1903; Trueblood, 1973). La producción de fragancias como un medio de atracción secundario es un carácter distribuido ampliamente en monocotiledóneas. En el perigonio de *Polianthes tuberosa* se encuentra una de las fragancias más potentes conocidas (Vogel, 1998). Dicha fragancia recibe el

nombre de tuberosa y está constituida por ácido antranílico, éster metílico, metilbenzoato, benzoato de bencilo, benzoato de metilo alcohol bencílico.

Por esta razón, los aceites esenciales de esta especie han sido utilizados frecuentemente en la industria de la perfumería (Trueblood, 1973). En sus hojas se han detectado compuestos flavonoides como kaempferol-3-O-xylosido y kaempferol-3-4-O-dixylosido (El-Moghazy *et al.*, 1980). Estos compuestos químicos son antioxidantes y se encuentran sobre todo en estructuras jóvenes, su presencia en las hojas y sus propiedades antimicrobianas y antimicóticas actúan como defensas vegetales (Harborne, 2001).

2.3 Taxonomía del género *Polianthes*

El número de especies de este género ha variado en función de los criterios utilizados para su delimitación. La primera revisión fue realizada por Rose (1903) quien reconoció 12 especies; de aquí en adelante se intensificó la propuesta de nuevas combinaciones y descripciones con los trabajos de Rose (1906), Moldenke (1948), Shinnars (1966), Verhoek-Williams (1976), McVaugh (1989), Solano y García-Mendoza (1998), Solano (2000), Solano y Dávila (2003), García-Mendoza y Solano (2007). Según Espejo y López (1992) el género está conformado por 15 especies, mientras que, García-Mendoza y Galván (1995) registraron 13 y Solano (2000) 14. Este último autor realizó una revisión sistemática del género *Polianthes* incluidos los géneros *Bravoa* y *Pseudobravoa*, con un enfoque cladístico y reconoció dos subgéneros *Bravoa* y *Polianthes*. El

subgénero *Bravoa* está representado por *Polianthes bicolor*, *P. geminiflora*, *P. graminifolia*, *P. howardii*, *P. montana* y *P. multicolor*. En el subgénero *Polianthes*, se ubicaron ocho especies: *P. densiflora*, *P. longiflora*, *P. nelsoni*, *P. palustris*, *P. platyphylla*, *P. sessiliflora*, *P. tuberosa* y *P. venustuliflora*.

2.4 Distribución geográfica del género *Polianthes*

El género *Polianthes*, es endémico de México, su límite de distribución norte se encuentra en Chihuahua y Tamaulipas, hacia el sur llega hasta el macizo montañoso del norte de Oaxaca y seguramente más hacia el sur. El género está restringido a las planicies y lomeríos del lado este de la Sierra Madre Occidental, el Eje Neovolcánico Transversal y el Macizo Montañoso del Norte de Oaxaca. Se puede encontrar tanto en tipos de vegetación templada como tropical. Las únicas especies cultivadas son *Polianthes tuberosa* “Plena” y *P. tuberosa* “Mexicana” (Solano y Feria, 2007).

III OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

Realizar un estudio anatómico comparativo para reconocer evidencias taxonómicas que contribuyan en la delimitación de los subgéneros *Bravoa* y *Polianthes*. Del género *polianthes*.

OBJETIVOS PARTICULARES

Describir la anatomía floral de seis especies del género *Polianthes*.

Identificar caracteres anatómicos para delimitar los subgéneros *Bravoa* y *Polianthes*.

Contribuir al conocimiento anatómico floral de la familia Agavaceae.

IV MATERIAL Y MÉTODO

Se trabajó con especímenes preservados en GAA (Glicerina 30%, Alcohol 45 % y agua 25%), recolectados por Solano *et al.*, en toda su área de distribución de 1994 a 2006, durante el periodo de floración (junio a octubre). Los especímenes herborizados fueron determinados taxonómicamente con la ayuda de bibliografía especializada y depositados en el herbario FEZA, con un duplicado en el herbario Nacional (MEXU). Enseguida se enlista el material biológico utilizado: *Polianthes densiflora* (B. L. Rob. y Fernald) Shinnery, E. Solano C. *et al.* 892; *P. geminiflora* (Lex.) Rose var. *geminiflora*, E. Solano C. 790; *P. howardii* Verh-Will., E. Solano C. y C. Correa D. 868; *P. multicolor* E. Solano y Dávila, E. Solano C. y C. Correa D. 870, 1112; *P. nelsonii* Rose, E. Solano C. y C. Correa D. 1871, 1882; *P. platyphylla* Rose, E. Solano C. 798, 830, R. Ríos G y E. Solano. 149.

De cada espécimen fijado se seleccionaron tres botones florales en diferente estadio de desarrollo, los cuales se incluyeron en parafina y fueron seccionados transversal y longitudinalmente (10-12 μm de grosor), con un micrótopo rotatorio, marca Leica, modelo RM2125 RT. A los cortes obtenidos se les aplicó la microtecnica desarrollada por Johansen (1940) y fueron teñidos con safranina, verde rápido y montados con resina sintética. Los tejidos se observaron con un microscopio óptico Marca Carl Zeiss, modelo Star. Se describieron únicamente los botones florales que presentaban microesporas y tapete ausente debido al desarrollo de éstas, en los que se identificaron caracteres útiles para

apoyar la propuesta de clasificación basada en el reconocimiento de dos subgéneros *Bravoa* y *Polianthes*.

V RESULTADOS

La anatomía de los botones florales observados es similar, independientemente del estadio de desarrollo, únicamente varía la ornamentación en la cutícula de la epidermis adaxial del tubo del perianto que cambia de lisa a rugosa, en su porción distal y hasta el ápice el mismo, en los botones que presentan microesporas maduras y el tapete se ha consumido totalmente. Con base en lo anterior se describen únicamente los botones con microesporas y tapete ausente correspondientes a *Polianthes densiflora*, *P. geminiflora*, *P. howardii*, *P. multicolor*, *P. nelsonii* y *P. platyphylla* en secciones transversal y longitudinal.

Tubo periántico. En las especies estudiadas el tubo del perianto está fusionado en la base del ovario (Figs. 1A, 2A). A este nivel, en sección transversal, se presenta cutícula lisa. La epidermis es uniestratificada, con células rectangulares en sentido periclinal. Subyacente a la epidermis abaxial se encuentra un parénquima formado por células isodiamétricas que disminuyen de tamaño hacia la región central del tubo del perianto, en ésta se observan células en actividad mitótica. En el parénquima se localizan haces vasculares colaterales, concéntricos; los externos han completado su desarrollo, los intermedios tienen crecimiento activo y los cercanos a la región central inician su diferenciación. Además, el parénquima presenta idioblastos con rafidios en todas las especies, pero son más abundantes en *Polianthes howardii* (Fig. 1B). Tanto en secciones transversal como longitudinal, se observó que el tejido vascular se diferencia en sentido acrópeto.

En la base del estilo el tubo del perianto se encuentra separado del ápice del ovario. La epidermis es uniestratificada, sus células presentan pared periclinal externa más gruesa que la interna, forma rectangular en sentido periclinal y longitud variable. En este nivel del tubo y por arriba del primer tercio *Polianthes howardii* es la única especie que presenta color verde y estomas.

Subyacente a la epidermis se encuentra tejido parenquimático. Tanto en sección transversal como longitudinal, las células parenquimáticas son isodiamétricas, de menor tamaño hacia la epidermis interna. En esta región se encuentran idioblastos con rafidios y haces vasculares colaterales (Fig. 1C); éstos son continuación de los haces externos presentes en la base del perianto. La cutícula de la epidermis adaxial del tubo, en ambos planos de corte es rugosa y la epidermis uniestratificada. En sección transversal las células epidérmicas son rectangulares en sentido periclinal y en longitudinal cuadradas.

La cutícula y la epidermis del tubo periántico a nivel del estigma, presentan características similares con la zona basal. Únicamente en la región dorsal la cutícula es lisa, la ventral estriada y las células epidérmicas se orientan anticlinalmente.

En la región distal del tubo floral se observan los lóbulos externos e internos. Los primeros tienen cutícula lisa en la superficie dorsal y estriada en la ventral. En cambio, los lóbulos internos presentan cutícula estriada en ambas superficies (Fig. 1D). La epidermis externa e interna en secciones transversal y longitudinal tienen células cuadradas, con pared periclinal externa más gruesa que la interna y papilas en el ápice de los lóbulos (Fig. 1E). El parénquima situado

entre estas epidermis está constituido por células de tamaño y forma irregulares. Los haces vasculares terminan cerca del ápice de los lóbulos.

Androceo. Los filamentos se observan separados del tubo floral en diferentes regiones del mismo, en función del subgénero. En estas regiones se observan seis haces vasculares externos en división periclinal que están presentes desde la base del perianto. En la pared ventral del tubo se encuentran protuberancias de parénquima, éstas se observan separadas del tubo en secciones localizadas hacia el ápice del mismo y constituyen la base de los seis filamentos, dispuestos irregularmente alrededor del estilo (Figs.1. F, G y K).

Es necesario resaltar que la inserción de los filamentos ocurre dependiendo del subgénero. En el subgénero *Bravoa* se insertan por debajo o en el ápice del ovario, el primer caso se presenta en *Polianthes geminiflora* y *P. multicolor* (Fig. 1H); el segundo en *P. howardii* (Fig. 1I). En el subgénero *Polianthes* en la región cercana a la base de los lóbulos como en *P. densiflora*, *P. nelsonii* y *P. platyphylla* (Fig. 1J). Por debajo de la zona de inserción de los filamentos, únicamente se observan los haces externos del perianto, por lo tanto, muy probablemente el filamento se origina en su punto de inserción. En sección transversal cada filamento es anchamente elíptico y la cutícula estriada (Figs. 1K, L). La epidermis es uniestratificada, con células rectangulares en sentido periclinal. Subyacente a la epidermis el tejido parenquimático presenta de cinco a seis estratos de células isodiamétricas y tamaño irregular; únicamente *Polianthes howardii* tiene hasta nueve capas. Los idioblastos con rafidios y un haz vascular colateral en la región central, están presentes en todas las especies.

Las anteras tienen cutícula estriada y epidermis uniestratificada. La forma de las células epidérmicas en sección transversal es ovado-depresa, sólo en *Polianthes howardii* transversalmente elíptica en sentido periclinal y lobular papilosas en *Polianthes multicolor* (Fig. 1M). En sección longitudinal, las células epidérmicas son rectangulares en sentido periclinal. Debajo de esta capa se encuentra el endotecio formado por células perpendiculares a la cavidad del saco polínico y localizadas alrededor de las tecas. Las que subyacen a la epidermis son más grandes y de paredes más gruesas. Las dos tecas tienen dos sacos polínicos cada una. En todas las especies estudiadas se observaron las etapas tanto de tétradas como de polen maduro binucleado, uno de estos núcleos corresponde a la célula vegetativa y el otro a la generatriz. En *Polianthes howardii*, *P. geminiflora*, *P. multicolor* y *P. nelsonii* se encontró polen fértil y abortivo principalmente. Este último se reconoció debido a la ausencia de tapete y la presencia de microesporas obliteradas. El tapete observado previo a la formación de las microesporas es de tipo secretor. El tejido conectivo está constituido por dos capas de células rectangulares. Debajo de este tejido, el parénquima tiene células irregulares con tamaño variable y haces vasculares colaterales.

Fig. 1 **A.** *Polianthes nelsonii*, sección longitudinal de botón completo, filamentos insertos cerca de los lóbulos internos del tubo del perianto. **B.** *Polianthes multicolor*. Sección transversal. Base del perianto. **C.** *P. nelsonii*. Haz vascular colateral del perianto. **D.** *Polianthes nelsonii*. Sección longitudinal. Lóbulo interno, cutícula estriada y epidermis. **E.** *P. howardii*. Tubo floral, región apical, zona ventral. Cutícula estriada y epidermis con papilas. **F-G** Secciones transversal. inserción de los filamentos. **F.** *P. platyphylla*, **G.** *P. nelsonii*. **H.** *P. geminiflora*. Sección longitudinal. Filamento inserto por arriba de la parte media del ovario. **I.** *P. howardii*. Filamento inserto en el ápice del ovario. **J.** *P. densiflora*. Filamento inserto por debajo de los lóbulos. **K.** *P. multicolor*. Sección transversal. Filamentos con forma anchamente elíptica y haz vascular a nivel de la parte media del estilo. **L.** *P. nelsonii*. Filamento y tubo floral con cutícula estriada. **M.** *P. multicolor*. Pared de la antera con epidermis

uniestratificada papilosa, endotecio y polen. Abreviaturas: An=antera, Ao=ápice del ovario, Fi=Filamento, Pme=parte media del estilo, Tf=tubo floral.



Gineceo. En la parte media del ovario y en sección transversal se observan tres carpelos y tres lóculos. En la región externa, la cutícula es lisa y la epidermis

uniestratificada con células rectangulares en sentido periclinal y cuadradas en sección longitudinal; la mayoría en actividad mitótica y pared periclinal externa más gruesa que la interna. El parénquima subyacente está constituido por células isodiamétricas, éstas disminuyen de tamaño hacia los lóculos, con rafidios y haces vasculares colaterales, éstos se distribuyen por todo el parénquima en forma circular y corresponden al segundo grupo de haces vasculares, presente desde la base del perianto. Estos haces se dividen una o dos veces periclinamente; por esta razón, su número varía en cada región de las paredes del ovario, de este modo, se localizan dos haces frente a cada septo, en la parte media del lóculo, tres se alinean periclinamente y entre éstos, dos más están dispuestos anticlinamente (Fig. 2B)

Los septos que delimitan los lóculos se orientan radialmente y en el centro de cada uno se localizan los nectarios septales, interloculares. En *Polianthes howardii* los nectarios septales son de igual o mayor longitud que los lóculos en sentido radial, diferentes de las otras especies estudiadas, donde los nectarios abarcan solo $\frac{3}{4}$ partes de la longitud del lóculo. En ambos lados de los nectarios se presentan haces vasculares, éstos son continuación de los centrales presentes desde la base del perianto (Figs. 2C).

La epidermis de los lóculos es uniestratificada, con células rectangulares en sentido periclinal y citoplasma denso (Fig. 2D). En sección longitudinal, se observan dos lóculos con forma angostamente elíptica (de media luna). Las células epidérmicas de las regiones basal y apical del lóculo son cuadradas, mientras que, en la parte media se observan rectangulares en sentido periclinal

(Fig. 2E). La placentación es axial. Los óvulos se organizan por pares, son bitégmicos, crasinucelados y anátropos (Fig. 2F). En *Polianthes howardii* casi ocupan todo el lóculo. Los óvulos localizados en las zonas basal y apical son más pequeños y menos desarrollados en relación con los de la zona media que muestran mayor tamaño y desarrollo. En sección transversal el funículo de cada óvulo presenta epidermis uniestratificada, con células rectangulares en sentido periclinal. En sección longitudinal son cuadrangulares. En ambas secciones de corte las células del eje del ovario son de tamaño y forma irregulares, en este eje los haces vasculares que se localizan en la región central se continúan desde la base del perianto y se conectan con los funículos.

Tanto en sección transversal como longitudinal la base del estilo tiene cutícula lisa, epidermis uniestratificada y células rectangulares en sentido periclinal. *Polianthes howardii*, *P. multicolor* y *P. platyphylla* también presentan esta forma, pero orientadas anticlinalmente. Las características anatómicas del parénquima subyacente son las mismas descritas para la pared del ovario. En el ápice del ovario se observan nueve haces vasculares, tres de mayor tamaño, próximos a la epidermis, localizados en los vértices de un triángulo y seis menores en el centro. En *Polianthes multicolor* y *P. howardii* a este nivel solamente se observan los haces vasculares externos (Fig. 2G).

En sección transversal y longitudinal el ápice del ovario presenta tres canales estilares, su epidermis está formada por células rectangulares en sentido periclinal y las células que delimitan los nectarios septales son cuadradas (Figs. 2G, 2H).

En la parte media del estilo donde se observa un solo canal estilar, la región dorsal presenta cutícula rugosa, epidermis y parénquima con las mismas características anatómicas que la base del estilo. Los haces vasculares se disponen en tres grupos al centro de los carpelos. En secciones transversal y longitudinal, la epidermis del canal estilar presenta células rectangulares en sentido periclinal, citoplasma denso con núcleos evidentes, esto probablemente debido a que hay secreción hacia el interior de éste canal (Fig. 2I).

El ápice del estilo es la zona donde terminan los haces vasculares. En este nivel y en sección transversal el estilo tiene forma triangular con vértices redondeados. Los carpelos son más angostos en relación con la parte media. En sección transversal la región dorsal presenta cutícula estriada, células epidérmicas papilosas (Fig. 2J). En sección longitudinal la cutícula es rugosa-estriada y se presentan células epidérmicas rectangulares en sentido periclinal (Fig. 2K, L).

Subyacente a la epidermis uniestratificada del canal estilar se encuentra el tejido de transmisión, con citoplasma denso y espacios intercelulares muy reducidos. En este extremo, la porción ventral del estilo presenta cutícula lisa y epidermis anatómicamente igual a su parte media.

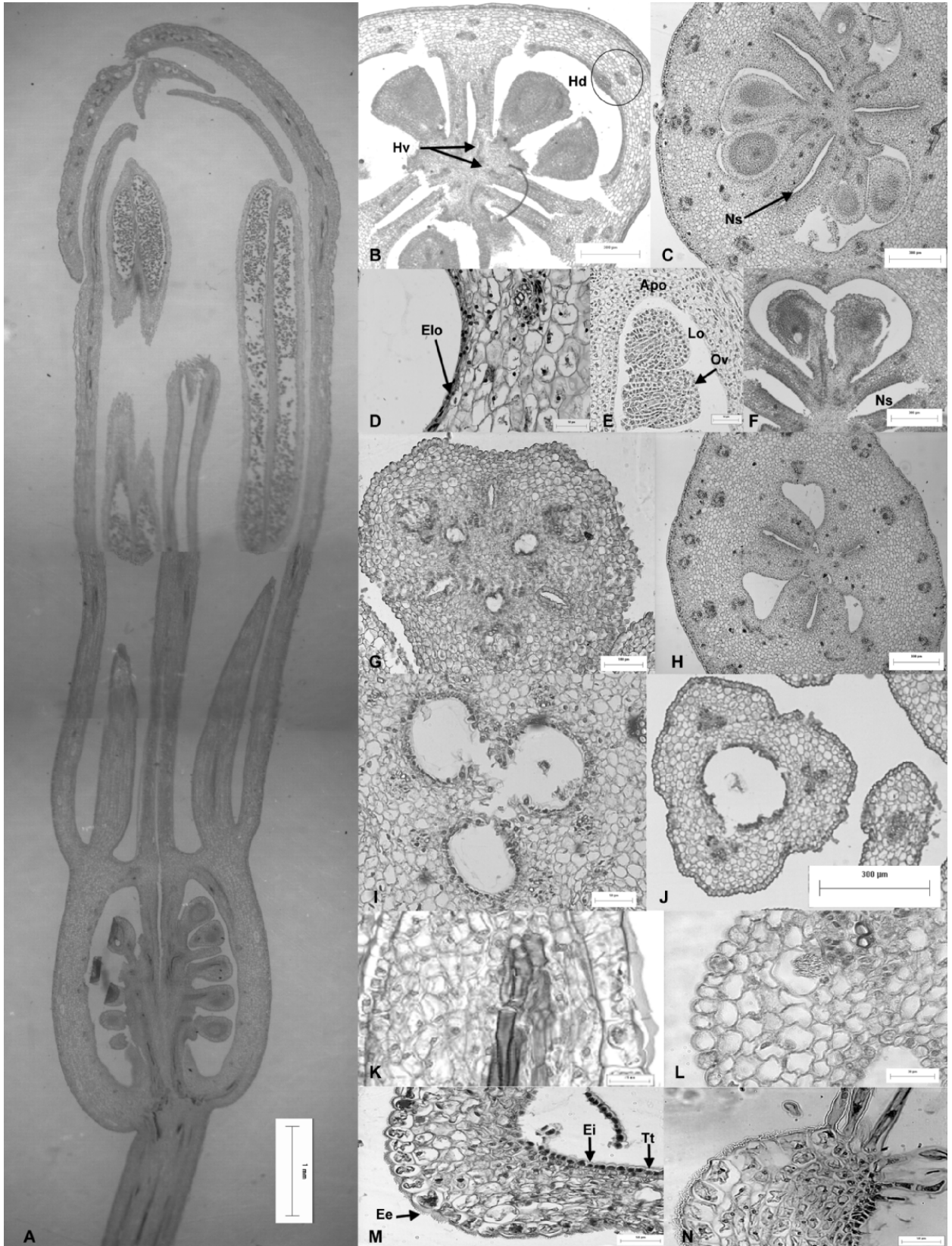
En sección transversal el estigma es trilobado, con lóbulos reniformes alargados, la región dorsal presenta cutícula estriada. Las epidermis dorsal y ventral son uniestratificadas, con células cuadradas, papilosas y citoplasma denso. El parénquima subyacente presenta células de tamaño y forma irregulares, más abundante en *Polianthes howardi*; esta especie, además presenta idioblastos

con rafidios. En sección transversal y longitudinal, la región ventral tiene cutícula lisa, las células epidérmicas anatómicamente son iguales a las descritas en la parte media del estilo; debajo de esta epidermis el tejido de transmisión está distribuido por todo el estigma (Fig. 2M, N).

Fig. 2 **A.** *Polianthes howardii*. Sección longitudinal de botón floral. Filamentos insertos en el ápice del ovario. **B.** *P. multicolor*. Sección transversal. Ovario trilocular, **C.** *P. howardii*. Región media del ovario, lóculos y nectarios septales-interloculares. **D.** *P. densiflora*. Sección transversal. Epidermis del lóculo. **E.** *P. geminiflora*. Sección longitudinal. Lóculo. **F.** *P. nelsonii*. Sección transversal. Lóculo. Óvulos bitégmicos, crascinuclados, anátropos. **G.** *P. platyphylla*. Sección transversal. Base de estilo. Canales estilares y nectarios septales **H.** *P. howardii*. Nectarios septales. **I.** *P. nelsonii*. Sección transversal. Parte media del estilo, canales estilares forman una sola cavidad estilar. **J.** *P. multicolor*. Canal estilar. **K.** *P. howardii*. Parte distal del estilo. Región dorsal cutícula lisa y terminación de un haz vascular. **L.** *P. howardii*. Sección transversal. Base del estigma, parénquima con idioblastos. **M.** *P. nelsonii*. Estigma. Cutícula estriada y tejido de transmisión. **N.** *P. geminiflora*. Sección longitudinal. Estigma con papilas.

Abreviaturas: Apo=ápice del ovario, Ee=epidermis externa, Edo=epidermis dorsal del ovario, Ei=epidermis interna, Elo=epidermis locular, Hd=haces dorsales,

Hv=haces ventrales, Lo=lóculo, Ns=Nectario septal, Ov= ovario Tt=tejido de transmisión.



VI DISCUSIÓN

Tubo periántico

Las características anatómicas del perianto en todos los botones florales observados son uniformes, excepto en la cutícula que generalmente cambia de lisa a estriada con la madurez de los botones. En los más jóvenes es lisa, probablemente porque el perianto se encuentra en crecimiento activo y no han acumulado cutina. Sin embargo, se observó que algunos botones en estadio intermedio y otros más desarrollados también presentan cutícula lisa en su región dorsal, desde la base del perianto hasta el inicio de los lóbulos internos. A partir de esta zona y hasta donde se desarrollan las papilas del ápice de los lóbulos externos la cutícula es rugosa, de igual manera se presenta tanto en la cara externa como interna de los lóbulos interiores (Fig. 1D).

La epidermis del tubo en sección longitudinal presenta células cuadradas en los botones menos desarrollados y rectangulares en sentido periclinal en los más desarrollados, probablemente la forma se debe a que los primeros se encuentran en crecimiento activo y en los segundos la tasa de crecimiento ha disminuido. Sin embargo, en sección longitudinal, las células epidérmicas del tubo a nivel del ovario, independientemente del estadio de madurez del botón, presentan forma cuadrada, probablemente porque están preparándose para el crecimiento y diferenciación del ovario. *Polianthes howardii* es la única especie que en la base externa del tubo periántico presenta estomas, su presencia se debe a que por arriba del primer tercio, el tubo del perianto es de color verde.

Los haces vasculares del tubo periántico son colaterales y uniformes en cuanto a número y disposición. El único tipo de inclusiones minerales presentes son los rafidios, en este sentido Prychid y Rudall (1999, 2000) registraron que estos cristales son muy comunes en las hojas de las agaváceas, sin embargo, no se tenían registros de su presencia en las flores.

Androceo

La inserción de los filamentos ocurre en diferentes niveles del tubo floral en función del subgénero. De acuerdo con las observaciones realizadas en éste trabajo, es muy probable que en el área donde se insertan se originen, ya que en ésta región se encuentran los haces vasculares de cada filamento, por debajo de ésta región, éstos no fueron observados. Otra evidencia que apoya este probable origen de los filamentos, es que en el sitio de su inserción y en sección transversal únicamente seis haces vasculares se dividen periclinalmente, los haces recién formados vascularizan a cada uno de los filamentos. Álvarez (1987, 1988) señaló que los géneros *Polianthes*, *Pseudobravo* y *Runyonia*, poseen estambres con filamentos muy cortos que se insertan en la garganta del tubo floral, mientras que, *Bravo* y *Prochnyanthes* poseen estambres con filamentos largos insertos desde la parte basal del tubo floral. Nuestras observaciones indican que, probablemente los filamentos no se originan en ninguna especie desde la base del perianto. En las descripciones morfológicas originales de las especies se registró que los filamentos están adnados al tubo desde su base y su longitud incluye la porción libre de los mismos. En este estudio se establece que

los estambres muy probablemente se originan justo en el área del tubo periántico, donde supuestamente se insertan y no vienen adnados al mismo desde su base. Aunque sería conveniente corroborar el área del tubo donde se insertan u originan los filamentos con microscopía electrónica de barrido, en estadios de desarrollo más jóvenes.

El tipo de tapete registrado en las especies analizadas es secretor, el cual según Furness y Rudall (2001b) predomina en las angiospermas basales y se encuentra de manera uniforme en Dioscorales, Liliales y Asparagales. En *Polianthes tuberosa* fue señalado por Joshi y Pantulu (1941) y Wunderlich (1950). Las microesporas de las especies estudiadas presentan un arreglo tetragonal, el mismo fue indicado por Penet *et al.* (2005) en Asparagales superiores, donde se incluye a las agaváceas, aunque también se pueden encontrar disposiciones en forma linear o de "T". En este contexto, en *P. tuberosa* Joshi y Pantulu (1941) y Cave (1955) señalaron éstos últimos dos arreglos de las microesporas. Estas tres variantes son indicativas de citocinesis sucesiva de acuerdo con Furness y Rudall (2001a) y Penet (2005).

En *Polianthes howardii*, *P. geminiflora*, *P. multicolor* y *P. nelsonii* se observó que el polen era abortivo y el tapete había sido consumido. El mismo tipo de polen fue descrito por Nickolai *et al.* (2001) en *Agave angustifolia* y *A. furcroydes*. La presencia de este tipo de polen probablemente se deba a la naturaleza poliploide que pudieran tener estas especies de *Polianthes*, como fue señalado por Nickolai *et al.* (2001) en *Agave angustifolia* que es hexaploide. También la presencia de polen abortivo, puede deberse a la ocurrencia de

algunas aberraciones mitóticas y meióticas durante la microesporogénesis o al mal funcionamiento del tapete, ya que éste juega un papel importante en la microesporogénesis y maduración de los granos de polen (Chapman, 1987).

Gineceo

Anatómicamente el gineceo de las seis especies analizadas también es uniforme en epidermis, nectarios, estilo, estigma, placentación y óvulos. Los nectarios de acuerdo con la clasificación de Dahlgren y Clifford (1982) basados en el trabajo de Daumann (1970), son septales, característicos de la familia Agavaceae. Según la clasificación de Schmid (1985, 1988), este tipo de nectarios se conocen como tipo liliado (lilid), el más común dentro de las monocotiledóneas. De acuerdo con la clasificación de Simpson (1993), por su posición en relación con los lóculos, los nectarios de las seis especies estudiadas son interloculares y se extienden hasta la porción distal del estilo próxima al estigma, donde se localiza una abertura, excepto en *Polianthes howardii*, cuya abertura está en el ápice del ovario. El primer caso concuerda con Schmid (1988), quien registró aberturas cercanas al estigma en la mayoría de las Asparagales y el segundo con Pantil y Pai (1985) quienes observaron en *Polianthes tuberosa* nectarios abiertos en el ápice del ovario. Álvarez (1988) registró que dichas aberturas se ubican sobre el estilo y siempre lejos de la base del mismo.

En las seis especies revisadas la longitud de los nectarios septales en sentido radial abarca $\frac{3}{4}$ partes de la longitud del lóculo, sólo en *Polianthes howardii* iguala al lóculo.

Todas las especies analizadas presentan óvulos anátropos, bitégmicos, crasinucelados y placentación axial, como ya había sido indicado por Joshi y Pantulu (1941), Rudall (1997) y Verhoek-Williams (1998). De acuerdo con Palser (1975), los caracteres bitégmico y crasinucelado son plesiomórficos.

En síntesis el único carácter anatómico que sustenta la separación del género en dos subgéneros, es la inserción o probable origen de los filamentos estaminales. En *Bravoa* se insertan o se originan en la base del tubo periantal, a escasos milímetros del ápice del ovario y en *Polianthes* por debajo de los lóbulos. En todas las descripciones morfológicas que se han realizado de las especies de ambos subgéneros y otros géneros como *Agave*, *Manfreda* y *Prochnyanthes*, se indica que los filamentos, independientemente de la zona donde se inserten se originan en la base del tubo y se separan del mismo a diferentes niveles. La anatomía de las especies estudiadas mostró que, en el área donde se insertan los filamentos, los haces vasculares externos del tubo floral se dividen periclinalmente y vascularizan a cada uno de ellos. Se sugiere estudiar la anatomía floral de *Agave*, *Manfreda* y *Prochnyanthes* con la finalidad de confirmar la región donde se originan e insertan los filamentos. Este carácter anatómico, combinado con otros morfológicos permiten la separación de ambos subgéneros. En el subgénero *Bravoa* la inflorescencia es un racimo, las flores son

generalmente de color diferente al blanco y sin fragancia. En el subgénero *Polianthes* las inflorescencias son espigas, las flores son blancas y fragantes.

VII CONCLUSIONES

La anatomía floral de las especies estudiadas es similar. En los botones florales de *Polianthes howardii*, *P. geminiflora*, *P. multicolor* y *P. nelsonii* se encontró polen abortivo. Los filamentos estaminales se insertan y probablemente se originan a diferentes niveles del tubo periantal, ya que por debajo de esta zona, la vascularización del mismo no continúa. En *Polianthes geminiflora* var. *geminiflora*, *P. howardii* y *P. multicolor* (subgénero *Bravoa*) se insertan a la altura del ápice del ovario; en *P. densiflora*, *P. nelsonii* y *P. platyphylla* cerca de la base de los lóbulos internos (subgénero *Polianthes*). El género *Polianthes* presenta nectarios septales, el tamaño de los mismos, difiere entre las especies, los de mayor longitud se registraron en *Polianthes howardii*. Los óvulos son anátropos, crasinucelados y bitégmicos caracterizan al género *Polianthes*, como en todos los miembros de la familia Agavaceae.

VIII BIBLIOGRAFÍA CITADA

- Airy, S. H. K. 1973. J. C. Willis's A dictionary of the flowering and ferns. 8 ed.
Cambridge University Press. Cambridge.
- Álvarez, A. 1987. Sistemática y filogenia de la familia Agavaceae Endlincher.
Tesis, Doctor en Ciencias Biológicas. Universidad de la Habana.
Facultad de Biología, Jardín Botánico Nacional. La Habana.
- Álvarez, A. 1988. Morfología y anatomía floral de las Agavaceae. *Rev. Jard. Bot. Nac.* **9**: 37-57.
- Álvarez, A. 1990. El complejo estomático en la familia Agavaceae II. Epidermis adulta *Feddes Repert.* **101**: 113-114.
- Arnott, H. J. 1962. The seed. Germination and seedling of *Yucca*. Univ. Calif. Publ. Bot. **35**: 1-144.
- Ayensu, E. S. 1972. Dioscorales. Págs. 67-78. *In* C. R. Metcalfe (ed.), Anatomy of the monocotyledons. Vol. 6. The Clarendon Press, Oxford.
- Behnke, H. D. 2000. Forms and sizes of sieve-element plastids and evolution of the monocotyledons. Págs. 163-188. *In*: K. L. Wilson y D. A. Morrison (editors), Monocots: systematics and evolution. CSIRO, Melbourne.
- Boyd, L. 1932. Monocotyledons seedlings: morphological studies in the post-seminal development of the embryo. *Trans. Proc. Bot. Soc. Edinb.* **31**: 1-224.

- Buzgo, M. y P. K. Endress. 2000. Floral structure and development of Acoraceae and its systematic relationships with basal angiosperms. *Int. J. Plant Sci.* **161**: 23-41.
- Cave, M. S. 1955. Sporogenesis and the female gametophyte of *Phormium tenax*. *Phytomorphology* **5**: 247-253.
- Carlquist, S. 1961. Comparative Plant Anatomy. Holt, Rinehart and Winston, New York.
- Chapman, G. P. 1987. The Tapetum. Págs. 117-120. *In*: K. L. Giles y J. Prakash (eds.). Pollen: cytology and development. *Int. Rev. Cyt.* **107**: 111-125.
- Chase, M. W., D. W. Stevenson., P. Wilkin y P. Rudall. 1995. Monocot systematics: a combined analysis. Págs. 685-730. *In*: P. J. Rudall, P. J. Cribb, D. F. Cutler y C. J. Humphries (eds.). Monocotyledons: systematics and evolution. Royal Botanical Gardens, Kew.
- Chatuverdi, S. B. 1945. The nature of ovary in the *Amaryllidaceae*. *Cur. Sci.* **14**: 207-221.
- Cutler, D. F. 1969. Juncales. Págs. 1-16. *In* C. R. Metcalfe (ed.), Anatomy of the monocotyledons. Vol. 4. The Clarendon Press, Oxford.
- Cruz de la M. A. 2007. Morfología y anatomía de raíz, tallo y base del pedúnculo floral del género *Manfreda* Salisb. (AGAVACEAE). Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza. UNAM. México.

- Dahlgren, R. y H. T. Clifford. 1982. The monocotyledons: a comparative study, Academic Press. London.
- Dahlgren, R.M.T., H.T. Clifford y P.F. Yeo. 1985. The families of the monocotyledons. structure, evolution, and taxonomy. Springer-Verlag. New York.
- Daumann, E. 1970. Das Blütennektarium der Monocotyledonen unter besonderer Berücksichtigung seiner systematischen und phylogenetischen Bedeutung. *Feddes Repert* **80**: 463-590.
- Dickison, W. C. 1975. The bases of angiosperm phylogeny: vegetative anatomy. *Ann. Missouri Bot. Gard.* **62**: 590-620.
- Dunn, D. B., G. K. Sharma y C. C. Campbell. 1965. Stomatal Patterns of Dicotyledons and Monocotyledons. *Amer. Midl. Natur.* **74**: 185-195.
- El-Moghazy, A. M., A. A. Ali., S. A. Ross., M. A. El-Shanaway. 1980. Phytochemical studies on *Polianthes tuberosa* L. *Fitoterapia* **51**: 179-181.
- Esau, K. 1982. Anatomía de las plantas con semilla. Hemisferio Sur. Buenos Aires.
- Espejo S., A. y A. R. López F. 1992. Las monocotiledóneas mexicanas. Una sinopsis florística. Consejo Nacional de la Flora de México. Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. México, D. F.
- Erdman, G. 1952. Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. Almqvist and Wiksell. Stockholm.

- Fanning, U., J. B. Richardson y D. E. Edwards. 1991. A review of *in situ* spores in Silurian land plants. Págs. 25-47. *In*: S. Blackmore, S. H. Barnes (eds.). Pollen and spores: Patterns of diversification. Clarendon, Oxford.
- Franceschi, V.R. y H.T. Horner. 1980. Calcium oxalate crystals in plants. *Bot. Rev.* **46**: 361-427.
- Fritsch, F. E. 1903. The use of anatomical characters for systematic purposes. *New Phytol.* **2**: 177-184.
- Furness, C. A. y P. J. Rudall. 1998. The tapetum and systematics in monocotyledons. *Bot. Rev.* **64**: 201-239.
- Furness, C. A. y P. J. Rudall. 1999a. Inaperturate Pollen in Monocotyledons. *Int. J. Plant Sci.* **160**: 395-414.
- Furness, C. A. y P. J. Rudall. 1999b. Microsporogenesis in Monocotyledons. *Ann. Bot.* **84**: 475-499.
- Furness, C. A. y P. J. Rudall. 2000. The systematic significance of simultaneous cytokinesis during microsporogenesis in monocotyledons. Págs. 189-193. *In*: K. L. Wilson and D. A. Morrison (eds.). Monocots: Systematics and evolution. CSIRO, Melbourne.
- Furness, C. A. y P. J. Rudall 2001a. Pollen and anther characters in monocot systematics. *Grana* **40**: 17-25.
- Furness, C. A. y P. J. Rudall 2001b. The tapetum in basal angiosperms: Early diversity. *Int. J. Plant Sci.* **162**: 375-392.

- Furness, C. A., P. J. Rudall y F. B. Sampson. 2002. Evolution of microsporogenesis in angiosperms. *Int. J. Plant Sci.* **163**: 235-260.
- García-Mendoza A. y R. Galván V. 1995. Riqueza de las familias Agavaceae y Nolinaceae en México. *Bol. Soc. Bot. México.* **56**: 7-24.
- García-Mendoza A. y E. Solano. 2007. *Polianthes oaxacana* y *P. geminiflora* var. *pueblensis* (Agavaceae), taxa nuevos de México. *Acta Bot. Mex.* **78**: 111-123.
- Goldblatt, P., J.E. Henrich y P. Rudall. 1984. Occurrence of crystals in Iridaceae and allied families and their phylogenetic significance. *Ann. Missouri Bot. Gard.* **71**: 1013-1020.
- González B., A. 1998. Descripción morfológica y anatómica del tallo de *Polianthes* L. (AGAVACEAE). Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM. México.
- Gray, J. 1991. *Tetraedraletes nodospora* and the "cross" tetrad: an accretion of myth. Págs. 49-87 In: S. Blackmore, S. H. Barnes, (eds.). Pollen and spores : Patterns of diversification. Clarendon, Oxford.
- Guttenberg, H. von, 1968. Der primäre Bau der Angiospermen wurzel. *Handb. Pflanzenanat.* 2nd edn. **8**: 134-137, 318-333.
- Harborne, J. B. y C. A. Williams. 2001. Anthocyanins and other flavonoids. *Nat. Prod. Rep.* **18**: 310-333.

- Holloway, P. J. 1982. Structure and histochemistry of plant cuticular membrane: an overview. Págs. 1-32. *In*: Cutler, D. F. Alvin, K. L. Prince C. E. (eds.). Academic Press. London.
- Hutchinson, J. 1934. The families of flowering plants monocotyledons. Vol II. Oxford University Press, London.
- Johansen, D. A. 1940. Plant microtechnique. McGraw Hill. New York.
- Joshi, A.C. y J. V. Pantulu. 1941. A morphological and cytological studies of *Polianthes tuberosa* Linn. *J. Ind. Bot. Soc.* **20**: 37-71.
- Kirchoff, B. K. 1998. Inflorescence and flower development in the Hedychieae (Zingiberaceae): *Schaphochlamys kunstleri* (Baker) Holttum. *Int. J. Plant Sci.* **159**: 261-274.
- Kubitzki K. 1998. The families and genera of vascular plants, Vol. III. Flowering plants monocotyledons Lillanae (except Orchidaceae). Springer-Verlag. Berlin.
- Mayo, S. J. 1989. Observations of gynoecial structure in *Philodendron* (Araceae). *Bot. J. Linn. Soc.* **100**: 139-172.
- Metcalf, C. R. 1946. The systematic anatomy of the vegetative organs of angiosperms. *Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc.* **21**: 159-172.
- Metcalf, C. R. 1953. The anatomical approach to the classification of the flowering plants. *Sci. Progr.* **41**: 42-53.
- Metcalf, C. R. 1954. An anatomist's views on angiosperm classification. *Kew Bull.* **9**: 427-440.

- Metcalfe, C. R. 1959. A vista in plant anatomy. *In* W. B. Turill (eds.). *Vistas in Botany*. Vol. 1: 76-99. Pergamon Press, New York.
- Metcalfe, C. R. 1960. *Anatomy of the monocotyledons*. Vol. I. Gramineae. The Clarendon Press, Oxford.
- Metcalfe, C. R. 1961. The anatomical approach to systematics. General introduction with special reference to recent work on monocotyledons. *Recent Advances in Botany* 1: 146-150. IX Int. Bot. Congr., Montreal, 1959.) Univ. of Toronto Press, Toronto.
- Metcalfe, C. R. 1971. *Anatomy of the monocotyledons*. Vol. 5. Cyperaceae. The Clarendon Press, Oxford.
- McVaugh, R. 1989. *Flora Novo-Galiciana*. Vol.15. Bromeliaceae to Dioscoreaceae. The University of Michigan Herbarium Ann. Arbor. Michigan.
- Mogensen, H.L. 1969. Floral ontogeny and its interpretation of the inferior ovary in *Agave parryi*. *Canad. J. Bot.* 47: 23-26.
- Moldenke, N.H. 1948. Notes on new and noteworthy plants VI. *Phytologia* 3: 35-48.
- Nickolai M. P., F. A. Barredo-Pool., I. B. Bórges-Argáez., M. A. Herrera-Alamillo., A. Mayo-Mosqueda., J. L. Herrera-Herrera y M. L. Robert. 2001. Reproductive biology of henequén (*Agave fourcroides*) and its wild ancestor *Agave angustifolia* (Agavaceae). I. Gametophyte development. *Amer. J. Bot.* 88: 1966-1976.
- Ojeda, L. y B. Ludlow-Wiechers. 1995. Palinología de Agavaceae, una contribución biosistemática. *Bol. Soc. Bot. México* 56: 25-43.

- Palacios-Chávez, R. 1978. Morfología de los granos de polen de las especies mexicanas más comunes del género *Yucca*. *Cat. Suc. Mex.* **23**: 3-8.
- Palser, B. F. 1975. The bases of angiosperm phylogeny: embryology. *Ann. Missouri Bot. Gard.* **62**: 621-646.
- Pantil, D. A. y R. M. Pai. 1985. The nectaries in the Agavaceae. *Acta Bot. Indica* **13**: 289-291.
- Penet, L., S. Nadot., A. Ressayre., A. Forchioni., L. Dreyer y P. H. Gouyon. 2005. Multiple developmental pathways leading to a single morph: Monosulcate pollen (Examples from Asparagales). *Ann. Bot.* **95**: 331-343.
- Prychid, Ch. J. y P. J. Rudall. 1999. Calcium oxalate crystals in monocotyledons: A review of their structure and systematics. *Ann. Bot. Com.* **84**: 725-739.
- Prychid, Ch. J. y P.J. Rudall. 2000. Distribution of calcium oxalate crystals in monocotyledons. Págs. 159-162. *In*: K. L. Wilson and D. A. Morrison (eds.). *Monocots: Systematics and Evolution*. CSIRO, Melbourne.
- Prychid, Ch. J., C. A. Furness y P.J. Rudall. 2003. Systemetic significance of cell inclusions in Haemodoraceae and allied families: Silica bodies and tapetal raphides. *Ann. Bot. Com.* **92**: 571-580.
- Reyes R., J. 2007. Anatomía de la hoja del género *Manfreda* Salisb. (AGAVACEAE). Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza. UNAM. México, D. F.
- Rose, J.N. 1903. Studies of mexican and central american plants. *Contr. Natl. Herb.* **3**: 1-55.

- Rose, J.N. 1906. Five new species of Mexican plants. *Proc. Natl. Mus.* **29**: 437-439.
- Rudall, P.J. 1997. The nucellus and chalaza in monocotyledons: Structure and systematics. *Bot. Rev.* **63**: 140-181.
- Rudall, P. J. 2002. Homologies of inferior ovaries and septal nectarines in monocotyledons. *Int. J. Pl. Sci.* **163**: 261-276.
- Rudall, P. J. 2003. Unique floral structures and iterative evolutionary themes in Asparagales: Insights from a morphological cladistic analysis. *Bot. Rev.* **68**: 488-509.
- Rudall P. J. y A. Eastman 2002. The questionable affinities of *Corsia* (Corsiaceae) evidence from floral anatomy and pollen morphology. *Bot. J. Linn. Soc.* **138**: 315-324.
- Rudall, P. J. y C. A. Furness. 1997. Systematics of *Acorus*: Ovule and anther. *Int. J. Plant. Sci.* **158**: 640-651.
- Rudall, P. J., C. A. Furness., M. W. Chase y M. F. Fay. 1997. Microsporogenesis and pollen sulcus type in Asparaglaes (Lilianaes). *Can. J. Bot.* **75**: 408-430.
- Rudall, P. J. y M. Buzgo. 2002. The evolutionary history of the monocot leaf. Págs. 432-458. *In*: Cronk, Q., R. Bateman and J. Hawkins. (eds.). Developmental genetics and plant evolution. London.
- Rudall P.J., R. M. Bateman., M. F. Fay y A. Eastman 2002. Floral anatomy and systematics of Alliaceae with particular reference to *Gilliesia*, a

- presumed insect mimic with strongly zygomorphic flowers. *Ann. Bot. Com.* **89**: 1867-1883.
- Rudall, P. J., J. C. Manning y P. Goldblatt. 2003. Evolution of floral nectaries in Iridaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* **90**: 613-631.
- Rudall P.J., J. Kunif., P. Wilkin y L. R. Caddick. 2005. Evolution of dimery, pentamery and monocarpellary condition in the monocot family Stemonaceae (Pandales). *Taxon* **54**: 701-711.
- Sajo M.G., P. J. Rudall y C. J. Prychid. 2004. Floral anatomy of Bromeliaceae, with particular reference to the evolution of epigyny and septal nectaries in commelinid monocots. *Pl. Sys. Evol.* **247**: 215-231.
- Shah, G. L. y B. V. Gopal. 1970. Structure and development of stomata on the vegetative and floral organs of some Amaryllidaceae. *Ann. Bot.* **34**: 737-750.
- Schmid, R. 1985. Funcional interpretations of the morphology and anatomy of septal nectaries. *Acta Bot. Neerl.* **34**: 125-128.
- Schmid, R. 1988. Reproductive *versus* extra-reproductive nectaries-historical perspective and terminological recommendations. *Bot. Rev.* **54**: 179-232.
- Shinners, L. H. 1966 Texas *Polianthes*, including *Manfreda* (*Agave* subgenus *Manfreda*) and *Runyonia* (Agavaceae). *Sida* **2**: 333-338.
- Simpson, M. G. 1993. Septal nectary anatomy and pylogeny of the Haemodoraceae. *Sys. Bot.* **18**: 593-613.

- Simpson, M. G. 1998. Reversal in ovary position from inferior to superior in the Haemodoraceae: Evidence from floral ontogeny. *Int. J. Pl. Sci.* **159**: 466-479.
- Smets, E. F. y E. M. Cresens. 1988. Types of floral nectarines and the concepts 'character' and 'character-state'- a reconsideration. *Acta Bot. Neerl.* **37**: 121-128.
- Smets, E. F., L. P. Ronse. Decraene., P. Caris y P. J. Rudall. 2000. Floral nectarines in monocotyledons: Distribution and evolution. Págs. 230-240. *In*: K. L. Wilson and D. A. Morrison (eds.). *Monocots: Systematics and evolution*. CSIRO, Melbourne.
- Solano C., E. y A. García-Mendoza. 1998. Una nueva especie de *Polianthes* del estado de Oaxaca. *Sida*. **18**: 97-101.
- Solano C., E. 2000 Sistemática del Género *Polianthes* L. (AGAVACEAE). Tesis de Doctor en Ciencias. Facultad de Ciencias. División de Estudios de Posgrado. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- Solano C., E. y P. Dávila A. 2003. *Polianthes multicolor* (Agavaceae), nueva especie de Guanajuato, México. *Novon*. **13**: 119-122.
- Solano E. y T. P. Feria. 2007. Ecological niche modeling and geographic distribution of the genus *Polianthes* L. (Agavaceae) in Mexico: using niche modeling to improve assessments of risk status. *Biodivers. Conserv.* **16**: 1885-1900.

- Stevenson, D. W. y H. Loconte. 1995. Cladistic analysis of monocot families. Págs. 543-578. *In*: P. J. Rudall, P. J. Cribb, D. F. Cutler, C. J. Humphries (eds.). *Monocotyledons: systematics and evolution*. Royal Botanical Gardens, Kew.
- Strange, A., P. J. Rudall y Ch. J. Prychid. 2004. Comparative floral anatomy of Pontederiaceae. *Bot. J. Linn. Soc.* **144**: 395-408.
- Tomlinson, P. B. 1961. Palmae. Págs. 63-70. *In* C. R. Metcalfe (ed.), *Anatomy of the Monocotyledons*. Vol. 2 The Clarendon Press, Oxford.
- Tomlinson, P. B. 1969. Commelinales-Zingiberales. Págs. 414-421. *In* C. R. Metcalfe (ed.), *Anatomy of the Monocotyledons*. Vol. 3 The Clarendon Press, Oxford.
- Trueblood, E. 1973. "Omilxochitl"- the tuberose (*Polianthes tuberosa*). *Econ. Bot.* **27**:157-173.
- Twell, D., S. K. Park y E. Lalanne. 1998. Asymmetric division and cell-fate determination in developing pollen. *Trends Plant Sci.* **3**: 305-310.
- Van Heel, W. A. 1988. On the development of some gynoecia with septal nectaries. *Blumea* **33**: 477-504.
- Verhoek-Williams, S. 1976. *Polianthes howardii* (Agavaceae): a new species from Colima, México. *Phytologia* **34**: 365-368.
- Verhoek- Williams, S. 1998. Agavaceae. Págs. 60-70. *In*: The families and genera of vascular plants, Vol. III. Flowering plants monocotyledons Liliaceae (except Orchidaceae). K. Kubitzki (ed.). Springer-Verlag. Berlin.

- Vogel, S. 1998. Floral Biology. Págs. 34-48. *In*: The families and genera of vascular plants, Vol. III. Flowering plants monocotyledons Liliaceae (except Orchidaceae). K. Kubitzki (ed.). Springer-Verlag. Berlin.
- Wagner, P. 1977. Vessel types of monocotyledons: a survey. *Bot. Not.* **130**: 383-402.
- Wunderlich, R. 1950. Die Agavaceae Hutchinson in lichte ihrer Embryologie, ihres Gynözeum, Straubblatt und Blattbaues. *Osterr. Bot. Zeitschr.* **97**: 437-502.