

00361

16  
2ej



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA  
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS  
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

ANATOMIA FOLIAR Y ANALISIS NUMERICO DEL  
CLADO *Lophiaris* Y GENEROS RELACIONADOS  
(ORCHIDACEAE: ONCIDIINAE).

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:

**MAESTRIA EN CIENCIAS**

**( B I O L O G I A )**

P R E S E N T A :

ESTHELA SANDOVAL ZAPOTITLA

DIRECTOR DE TESIS: DRA. TERESA TERRAZAS SALGADO



MEXICO, D. F.,

1999

272911

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



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.

## DEDICATORIA

*A mi esposo, compañero y amigo, Manuel Alejandro por estar siempre a mi lado, porque siempre me brindas tu amor y apoyo en cualquier actividad que realice y a mi hermosa hija, Tania Gabriela porque siempre su sonrisa y la luz de sus ojos están presentes en mí iluminando mi camino. A los dos porque me ayudan a encontrar la estabilidad emocional que me permite tener un mejor desempeño académico.*

*Al Dr. Alejandro Cuevas Sosa y a mis compañeros de terapia.*



## AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue realizado gracias a la ayuda recibida de las siguientes instituciones y personas a las cuales deseo darles mi agradecimiento.

Al Instituto de Biología de la UNAM dirigido por el Dr. Héctor Hernández Macías.

Al Jardín Botánico del Instituto de Biología, UNAM dirigido por el Dr. Robert Bye Boetler.

A la Dra. Teresa Terrazas Salgado, quien acertadamente dirigió mi trabajo de investigación, depositando su confianza y transmitiéndome su entusiasmo académico. Gracias por su tiempo y por su incondicional actitud de apoyo para mi formación académica.

A mis sinodales los Drs. Javier Caballero Nieto, excelente maestro sobre Taxonomía Numérica, Rafael Lira Saade, Oswaldo Téllez Valdés, Dra. Patricia D. Dávila Aranda, los Maestros en Ciencias Ernesto Aguirre León y Carlos Javier García Cruz. A todos ellos gracias por su tiempo y disposición a escuchar y resolver mis dudas académicas y estimular mi trabajo académico así como por sus sugerencias y correcciones.

Al Ing. Eric Hágsater, notable orquideólogo mexicano quien me permitió tomar muestras de hojas de algunas de las orquídeas cultivadas en los invernaderos del Herbario de la Asociación Mexicana de Orquideología así como de su colección particular.

Al Biól. Miguel A. Soto Arenas destacado orquideólogo mexicano, por proponerme el análisis de la anatomía foliar de la subtribu Oncidiinae, por proporcionarme muestras de algunas orquídeas así como por su apoyo en algunas colectas de campo.

Al M. en C. Gerardo A. Salazar Chávez reconocido e insaciable conocedor de la orquideoflora mexicana por proporcionarme muestras de algunas de las especies aquí estudiadas así como por sus enseñanzas y comentarios durante la realización del presente trabajo.

A Rolando Jiménez, Luis Sánchez y C. Javier García por estos años de amistad y sobre todo por su apoyo incondicional para la colecta del material y por sus sugerencias durante la realización del presente trabajo. A Luis de manera muy especial por escanear las imágenes aquí presentadas.

A la Biól. Yolanda Hornelas por ayudarme a procesar muestras de hojas y asistirme para dilucidar la presencia de los tricomas foliares a través del microscopio electrónico de barrido.

A la Biól. Alicia Rojas Leal y a Moisés Cortés Garduño por su apoyo en el procesamiento histológico de algunas de las especies estudiadas.

A la Biól. Iliana Ramírez Krauss por brindarme sus conocimientos en estadística y por apoyarme en el análisis estadístico de los datos cuantitativos.

Al Biól. Alejandro Vallejo Zamora por su trabajo profesional en la edición de la presente tesis.

A todos mis amigos Bárbara, Alis, Lulú, Conchita, Susan, Iliana, Cris, Carmen L., Carmen C. Linda, Lucy, Tania, Emmita, Gladis, Lety, Chavador, Grabiél, Ulises, Sergio, Victor Ch., Alejandro M., Sammer y Carmen P., que siempre me han apoyado dándome su valiosa amistad.

## RESUMEN

Este estudio tiene el propósito de describir la anatomía foliar del clado *Lophiaris sensu* Chase y Palmer (1992), incluyendo 16 especies de ocho géneros de éste clado y cuatro especies correspondientes a géneros relacionados; además de identificar caracteres con significado taxonómico que contribuyan a la redefinición y relimitación del género *Lophiaris*. Se estudiaron 92 caracteres anatómicos cualitativos y cuantitativos en las hojas maduras. Los caracteres cuantitativos se analizaron estadísticamente para obtener sus medidas de tendencia central y se correlacionaron entre sí para conocer su grado y sentido de asociación. Todos los caracteres fueron analizados a través del programa NTSYS, partiendo de una matriz básica de datos que incluyó 22 UTOs. Se aplicó un análisis de conglomerados vía coeficiente de Distancia Taxonómica Promedio y vía coeficiente de Correlación, y un análisis de Componentes Principales. Los resultados de los análisis fenéticos fueron consistentes entre sí respecto a la agrupación de los taxa. A través de estos análisis se identificaron dos grandes grupos. El grupo I subdividido en: subgrupo "A" con *Oncidium bicallosum*, *O. cavendishianum*, *O. flavovirens*, *O. luridum*, *O. microchilum*, *O. splendidum* y *O. stramineum*; subgrupo "B" con *O. ascendens* y *O. cebolleta*; subgrupo "C" con *Trichocentrum albiflorum*, *T. hoegei* y *Trichopilia tortilis*. El grupo II subdividido en: subgrupo "A" con *Oncidium ampliatum*, *Cutlaziina pendula*, *Maxillaria cucullata*, *Osmoglossum dubium* y *Palumbina candida*; subgrupo "B" con *Oncidium pulvinatum*, *Psychopsis papilio* y *Rossioglossum grande*. El análisis de componentes principales mostró que 25 caracteres tienen el mayor valor de contribución en los tres primeros componentes, de los cuales 14 son cuantitativos y 11 son cualitativos. Éstos 14 caracteres cuantitativos fueron estadísticamente analizados a partir de un análisis de varianza para conocer si existían diferencias estadísticamente significativas entre los taxa.

Por otro lado, se encontró que del total de caracteres analizados, 21 caracteres son diagnósticos para los grupos resultantes, de ellos 15 son cuantitativos y seis cualitativos. Por lo tanto un total de 46 caracteres resultaron tener significado taxonómico para los taxa en estudio. Dichos caracteres están relacionados con la forma de la hoja, las papilas, las características de las células de la epidermis adaxial, el tipo de rebordes de las células de la epidermis abaxial, la hipodermis adaxial y el mesofilo, las características de las células con engrosamientos, las células buliformes, los haces vasculares, los haces de fibras no vasculares y del haz vascular central; así como la presencia de estegmatas y de espacios aéreos en la región basal. En términos de sus caracteres anatómico-foliare, el clado *Lophiaris (sensu* Chase y Palmer, 1992) es variable. Sin embargo, los caracteres anatómico-foliare de las especies de los subgrupos I"A", I"B" y I"C" consideradas como parte del clado *Lophiaris*, son más similares. Por otro lado, *O. ampliatum*, *O. pulvinatum*, *Palumbina candida*, *Psychopsis papilio* y *Rossioglossum grande* también integrantes del clado *Lophiaris*, tienen características anatómico-foliare más similares entre ellas, pero diferentes a las de los tres subgrupos anteriores. De esta comparación se concluye que las especies del grupo I, fenéticamente más homogéneas pudieran integrar el género *Lophiaris*. También se discute y compara el esquema de similitudes y agrupaciones resultantes a partir de los caracteres anatómico-foliare con respecto a los esquemas más relevantes, previamente propuestos por Dressler (1981), Chase (1986a) y Chase y Palmer (1992).



## ÍNDICE GENERAL

Resumen	iii
I. Introducción	1
II. Antecedentes	3
A. Antecedentes del clado <i>Lophiaris</i> (Oncidiinae)	3
B. Antecedentes anatómicos	6
1. Trabajos anatómicos con un enfoque general	6
2. Trabajos anatómicos con un enfoque taxonómico y/o sistemático	7
3. Trabajos anatómicos en Oncidiinae	9
III. Objetivos	10
IV. Metodología	11
A. Elección de los taxa	11
B. Procesamiento histológico	12
C. Obtención de datos	15
D. Descripción anatómica del clado <i>Lophiaris</i> y especies de géneros relacionados	21
E. Análisis numérico	21
1. Análisis estadístico	21
1.1. Descriptiva	21
1.2. Inferencial	22
1.2.1. Estimación y pruebas de hipótesis	22
1.2.2. Análisis de correlación	22
2. Análisis fenético	22
2.1. Análisis de conglomerados	23
2.2. Método de ordenación.- Análisis de Componentes Principales	23
3. Análisis de varianza	24
F. Descripción anatómica de los grupos y subgrupos resultantes	24
V. Resultados	25
A. Descripción anatómica del clado <i>Lophiaris</i> y especies de géneros relacionados	25
1. Clado <i>Lophiaris</i>	25
2. <i>Cutlaurzina pendula</i>	28
3. <i>Osmoglossum dubium</i>	30
4. <i>Trichopilia tortilis</i>	31
5. <i>Maxillaria cucullata</i>	33
B. Análisis numérico	34
1. Estadística básica	34
1.1. Descriptiva e inferencial	34
1.2. Análisis de correlación	35
2. Análisis fenético	39
2.1. Análisis de conglomerados	39
2.2. Método de ordenación.- Análisis de Componentes Principales	42
3. Análisis de varianza	46

---

C.	Descripción anatómica de los grupos y subgrupos resultantes	54
1.	Grupo I	55
1.1.	Subgrupo I "A"	55
1.2.	Subgrupo I "B"	57
1.3.	Subgrupo I "C"	59
2.	Grupo II	61
2.1.	Subgrupo II "A"	61
2.2.	Subgrupo II "B"	63
VI.	Discusión	72
A.	Análisis numérico	72
1.	Análisis de correlación y varianza	72
2.	Análisis fenético	72
B.	Valor de los caracteres anatómicos	75
C.	Agrupaciones taxonómicas	86
VII.	Conclusiones y Sugerencias	93
VIII.	Referencias bibliográficas	95
IX.	Apéndices	101



## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.	Cladograma de la subtribu Oncidiinae (Chase y Palmer, 1992).	5
Figura 2.	<i>Oncidium bicallosum</i> . Esquema que muestra las regiones de la hoja utilizadas para el estudio anatómico.	13
Figura 3.	Esquema que muestra el diámetro mayor (D) y el diámetro menor (d) de un haz vascular.	20
Figura 4.	Fenograma que muestra el agrupamiento de las especies, a partir de un coeficiente de Distancia Taxonómica Promedio.	40
Figura 5.	Fenograma que muestra el agrupamiento de las especies, a partir de un coeficiente de Correlación Momento-Producto de Pearson.	41
Figura 6.	Representación de las UTOs en un espacio bidimensional de caracteres, dado por los dos primeros componentes principales (CP1 vs CP2).	44
Figura 7.	Representación de las UTOs en un espacio bidimensional de caracteres, dado por el primer y tercer componentes principales (CP1 vs CP3).	45
Figura 8.	Representación de las UTOs en un espacio tridimensional de caracteres, dado por los tres primeros componentes principales (CP1 vs CP2 vs CP3).	46
Figura 9.	Epidermis adaxial de hoja en <i>Oncidium splendidum</i> .	67
Figura 10.	Epidermis adaxial de hoja en <i>Oncidium ascendens</i> .	67
Figura 11.	Epidermis adaxial de hoja en <i>Trichocentrum hoegei</i> .	67
Figura 12.	Epidermis adaxial de hoja en <i>Osmoglossum dubium</i> .	67
Figura 13.	Epidermis adaxial de hoja en <i>Psychopsis papilio</i> .	67
Figura 14.	Epidermis adaxial de hoja en <i>Maxillaria cucullata</i> .	67
Figura 15.	Epidermis abaxial de hoja en <i>Oncidium cavendishianum</i> .	68
Figura 16.	Epidermis abaxial de hoja en <i>Oncidium cebolleta</i> .	68
Figura 17.	Epidermis abaxial de hoja en <i>Trichocentrum albiflorum</i> .	68
Figura 18.	Epidermis abaxial de hoja en <i>Cuitlauzina pendula</i> .	68
Figura 19.	Epidermis abaxial de hoja en <i>Psychopsis papilio</i> .	68
Figura 20.	Epidermis abaxial de hoja en <i>Rossioglossum grande</i> .	68
Figura 21.	Sección transversal, región media de la hoja en <i>Oncidium stramineum</i> .	69
Figura 22.	Sección transversal, región media de la hoja en <i>Oncidium microchilum</i> .	69
Figura 23.	Sección transversal, región media de la hoja en <i>Oncidium ascendens</i> .	69
Figura 24.	Sección transversal, región media de la hoja en <i>Trichocentrum albiflorum</i> .	69
Figura 25.	Sección transversal, región media de la hoja en <i>Palumbina candida</i> .	69
Figura 26.	Sección transversal, región media de la hoja en <i>Rossioglossum grande</i> .	69
Figura 27.	Sección transversal, vena media de la hoja, región media en <i>Oncidium bicallosum</i> .	70
Figura 28.	Sección transversal, vena media de la hoja, región media en <i>Oncidium ascendens</i> .	70
Figura 29.	Sección transversal, vena media de la hoja, región media en <i>Trichocentrum hoegei</i> .	70
Figura 30.	Sección transversal, vena media de la hoja, región media en <i>Palumbina candida</i> .	70
Figura 31.	Sección transversal, vena media de la hoja, región media en <i>Psychopsis papilio</i> .	70
Figura 32.	Sección transversal, vena media de la hoja, región media en <i>Psychopsis papilio</i> .	70
Figura 33.	Sección transversal de la hoja, región basal en <i>Oncidium stramineum</i> .	71
Figura 34.	Sección transversal de la hoja, región basal en <i>Trichopilia tortilis</i> .	71
Figura 35.	Sección transversal de la hoja, región basal en <i>Maxillaria cucullata</i> .	71
Figura 36.	Sección transversal de la hoja, región basal en <i>Oncidium pulvinatum</i> .	71
Figura 37.	Sección transversal de la hoja, región basal en <i>Trichocentrum hoegei</i> .	71
Figura 38.	Sección transversal de la hoja, región basal en <i>Osmoglossum dubium</i> .	71
Figura 39.	Comparación del clado <i>Lophiaris</i> ( <i>sensu</i> Chase y Palmer, 1992) y los subgrupos obtenidos en el análisis fenético de los caracteres anatómico-foliares.	90



## ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1.	Historia taxonómica de <i>Lophiaris</i> .	2
Cuadro 2.	Trabajos anatómicos que explican posibles relaciones taxonómicas a diferentes niveles jerárquicos de la familia Orchidaceae.	8
Cuadro 3.	Taxa del clado <i>Lophiaris</i> y géneros relacionados (Oncidiinae), estudiados.	11
Cuadro 4.	Lista de caracteres y estados de carácter analizados.	16
Cuadro 5.	Correlación entre caracteres, con coeficientes de asociación mayores de 0.69.	35
Cuadro 6.	Vectores característicos de los caracteres con mayor carga y % de variación explicada por cada uno de los tres primeros componente principal.	42
Cuadro 7.	Valores de la media, una desviación estándar y (el mínimo y el máximo) de los caracteres anatómico-foliares más importantes para las especies.	47
Cuadro 8.	Grupos y subgrupos resultantes.	54
Cuadro 9.	Combinación de caracteres anatómicos en los subgrupos resultantes.	66



## I. INTRODUCCIÓN

El clado *Lophiaris sensu* Chase y Palmer (1992), pertenece a la familia Orchidaceae, se ubica en la subfamilia Epidendroideae, tribu Maxillarieae, subtribu Oncidiinae (Dressler, 1993). Las Oncidiinae son uno de los grupos de orquídeas neotropicales más abundantes y evolutivamente avanzados (Dressler y Dodson, 1960; Garay, 1972; Dressler, 1981, 1986a). Esta subtribu incluye aproximadamente 1232 especies agrupadas en alrededor de 77 géneros (Dressler, 1993), en los neotrópicos son la segunda subtribu más diversa. Las especies de *Oncidium* Sw. y *Odontoglossum* Kunth constituyen aproximadamente dos tercios de las Oncidiinae, ninguno del resto de los géneros sobrepasan las 40 especies.

En términos florísticos, las Oncidiinae forman un elemento importante en las regiones tropicales del Nuevo Mundo. Se les encuentra desde Sinaloa y Tamaulipas en México hasta Misiones en Argentina, pasando por el extremo sur de Perú, así como a través del Caribe incluyendo el sur de Florida. Típicamente son epífitas y unas cuantas son terrestres y litófitas, se les encuentra desde el nivel del mar hasta los páramos de alta montaña. Las Oncidiinae son diversas en casi todos sus caracteres, pero se han mantenido como un grupo natural de acuerdo a los resultados de hibridaciones artificiales. Las especies de los géneros oncidioides se entrecruzan con facilidad y a menudo producen progenie fértil; no obstante los intentos de cruce de estos taxa con otros fuera de la subtribu no han sido exitosos (Dressler, 1981).

Varios autores se han esforzado por definir los límites genéricos en la subtribu Oncidiinae. Géneros como *Oncidium*, *Odontoglossum* y *Miltonia* (Dressler y Williams, 1975) entre otros, tradicionalmente fueron delimitados sólo a partir de caracteres morfológicos florales tales como la forma del labelo y el ángulo de su unión a la columna, método que ha generado un sistema de clasificación extremadamente artificial. Convergencias sobre los mismos polinizadores probablemente han llevado a morfologías florales superficialmente similares en un número de líneas evolutivas separadas (Dodson, 1962 citado por Chase, 1986a).

Se sabe que los grupos distinguidos a partir de un único tipo de caracteres producen clasificaciones artificiales y además revelan poco acerca de sus relaciones filogenéticas. Al cabo del tiempo, los límites taxonómicos de muchas de las especies oncidioides, han exhibido una mezcla de caracteres y dependiendo de cual aspecto o carácter fue enfatizado, fueron colocados en géneros diferentes de acuerdo al criterio de cada investigador. Un pequeño grupo de características mutuamente no exclusivas se han usado para establecer una serie de géneros artificiales entre los cuales existen formas intermedias.

Dentro de la subtribu, se ha propuesto la segregación de numerosos géneros, sin embargo, esto se hacía sin conocer la diversidad global de la subtribu y sin un conocimiento integral de sus especies. Por lo anterior, las segregaciones resultantes han sido el producto de estudios parciales y no el producto de una acumulación y análisis integral de evidencias convincentes.

Un problema adicional en las Oncidiinae se presenta cuando se intenta establecer agrupaciones taxonómicas a partir de diferentes caracteres tales como la morfología floral, tipo de polinario, hábito y número cromosómico. Por ejemplo, los géneros que tradicionalmente fueron reconocidos a partir de sus caracteres florales, son polimórficos en términos de hábito y número cromosómico. Sólo en esta subtribu se encuentran plantas con una variación en el número cromosómico que va desde  $2n=10$  hasta  $2n=60$ , la cual es más amplia que la que se ha documentado en el resto de la familia (Dressler, 1993). En otros casos, especies que difieren en número cromosómico tienen caracteres florales que los colocan en el mismo género, mientras que otras especies con número cromosómico similar tienen diferencias notables en los caracteres florales. Por lo anterior Chase (1986a) sugiere que el propósito central de futuros estudios en las orquídeas oncidioides debieran centrarse en el estudio monográfico de los principales géneros oncidioides.

*Lophiaris* es un ejemplo de los géneros oncidioides en los que aún no son claros sus límites, sus relaciones y por lo tanto su clasificación. Este género fue establecido por Rafinesque en 1836 y tipificado con la especie *Lophiaris lancianum* (Schultes y Pease, 1963), el labelo de estas especies presenta un vistoso callo o cresta carnosos, carácter por el cual se les asignó el nombre de *Lophiaris* (*lophos* = cresta). En este género se incluyeron aquellas especies que posteriormente Garay y Stacy (1974) definieron como la sect. *Plurituberculata* de *Oncidium*, quedando *Lophiaris* como sinónimo, no obstante estas especies son vegetativamente muy diferentes a *Oncidium*. Braem (1993) de nuevo reconoce al género *Lophiaris*, en él incluye 18 especies consideradas como *Oncidium* de la sect.

Plurituberculata, es decir los "orejas de burro". Por otro lado Königer (1997) propone la creación del género *Stilifolium* como un nuevo nombre para la sect. *Cebolletae* del género *Oncidium*. Sin embargo, para Soto-Arenas y Salazar-Chávez (en prensa) el género *Lophiaris* debiera incluir 30 especies *Oncidium* tanto de la sect. *Plurituberculata* como de la sect. *Cebolletae*.

Las especies del género *Lophiaris* generalmente presentan pseudobulbos pequeños o muy reducidos y hojas muy carnosas, ya sea conduplicadas o rollizas anchas y fuertemente quilladas. En horticultura son conocidas como "oreja de burro y cola de rata". Este género está relacionado a *Trichocentrum*, que a diferencia de *Lophiaris* presenta un nectario no funcional o espolón conspicuo que sólo involucra tejido del labelo (Soto-Arenas y Salazar-Chávez, en prensa; Pupulin, 1995).

A partir de un análisis de la morfología y del ADN de los cloroplastos de las Oncidiinae, Chase y Palmer (1992) definen al clado *Lophiaris* incluyendo a los *Oncidium* de las secciones *Plurituberculata* y *Cebolletae*, además de otras especies de *Oncidium* y de otros géneros Oncidiinae.

Cuadro 1. Historia taxonómica de *Lophiaris*.

Autores	Jerarquía	Número de especies
Rafinesque (1836).	Género <i>Lophiaris</i>	Aprox. 20 spp.
Garay y Stacy (1974).	Género <i>Oncidium</i> , subgénero <i>Oncidium</i> sección <i>Plurituberculata</i> "orejas de burro"	Aprox. 20 spp.
Williams y Dressler (ined., citado por Dressler, 1981).	Alianza que incluye a los géneros <i>Lophiaris</i> ( <i>Oncidium</i> de las secciones <i>Cebolletae</i> "colas de rata" <i>Plurituberculata</i> <i>Trichocentrum</i>	Aprox. 53 spp.
Chase y Palmer (1992).	Clado <i>Lophiaris</i> que incluye a los géneros <i>Palumbina</i> <i>Psychopsis</i> <i>Rossioglossum</i> <i>Ticoglossum</i> <i>Trichocentrum</i> <i>Oncidium</i> de las secciones: <i>Cebolletae</i> <i>Oblongata</i> <i>Plurituberculata</i> <i>Pulvinatum</i>	Aprox. 40 spp.
Braem (1993).	Género <i>Lophiaris</i> <i>Oncidium</i> de la sección <i>Plurituberculata</i>	Aprox. 18 spp.
Soto-Arenas y Salazar-Chávez (ined.).	Género <i>Lophiaris</i> <i>Oncidium</i> de las secciones <i>Cebolletae</i> <i>Plurituberculata</i>	Aprox. 30 spp.

En este estudio se presenta la caracterización anatómico-foliar del clado *Lophiaris*, *sensu* Chase y Palmer (1992) y de otras especies de géneros relacionados a él; la comparación se extiende a *Maxillaria cucullata* un miembro de la subtribu Maxillariinae y cercanamente relacionado con Oncidiinae (Chase y Palmer, 1988, 1992). Con el propósito de conocer los límites y relaciones fenéticas de los taxa en estudio, se examinan y comparan sus caracteres anatómico-foliales a partir de análisis numéricos.

De acuerdo con Pridgeon (1987), los caracteres anatómico-foliales generalmente considerados como importantes para la determinación de las relaciones taxonómicas en Orchidaceae son: grosor de la cutícula, presencia y tipo de tricomas, distribución de los estomas, presencia de la hipodermis, grosor de la pared de las células hipodérmicas, presencia de las células con engrosamientos espiralados en el mesofilo, número de estratos de haces vasculares y presencia y tipo de estegmatas.

## II. ANTECEDENTES

### A. ANTECEDENTES DEL CLADO *LOPHIARIS* (ONCIDIINAЕ).

Como en muchas otras familias, en las Orchidaceae los caracteres florales tradicionalmente fueron los únicos tomados en cuenta en su sistemática, dejando a un lado la exploración de otros caracteres. Recientemente se han iniciado estudios en otras disciplinas, cuyos resultados pudieran ser otras fuentes de información taxonómica en este campo. A nivel de subtribu también existe carencia de información en otras disciplinas. No obstante, a la fecha algunos grupos de especies dentro de algún género particular fueron distinguidos a partir de morfologías florales únicas, las cuales revelan poco acerca de sus posibles relaciones filogenéticas (Chase, 1986a).

La subtribu Oncidiinae es una de las más grandes dentro de la familia, incluye cerca de 77 géneros y aproximadamente 1232 especies (Dressler, 1993), y representa uno de los grupos de orquídeas florísticamente más importantes y más derivadas del Nuevo Mundo. Desde el punto de vista citológico, ecológico, morfológico floral y vegetativo, representa una de las subtribus más diversas en la familia (Dressler, 1981). La taxonomía de las Oncidiinae, como en muchas otras orquídeas, también está basada casi exclusivamente en caracteres florales. Los caracteres vegetativos y la distribución geográfica sólo en algunas ocasiones fueron considerados en el establecimiento de sus límites y relaciones genéricas. En la mayoría de los casos los tratamientos genéricos que esta subtribu recibió se establecieron a partir de un sólo tipo de caracteres, por lo que estos tratamientos son considerados totalmente artificiales.

Uno de los problemas principales en esta subtribu es la segregación de su género más diverso *Oncidium*, en géneros aparentemente relacionados tales como *Brassia*, *Miltonia* y *Odontoglossum* (Lindley, 1837; Garay, 1963; Dressler y Williams, 1975).

Además de los problemas taxonómicos y filogenéticos derivados del uso de un solo tipo de caracteres, otro problema en las Oncidiinae, es el observado cuando se han utilizado más de un tipo de caracteres, en general existe una falta de homogeneidad taxonómica entre estos distintos caracteres, tales como lo encontrado entre los caracteres florales, hábito y número cromosómico. Por ejemplo, los géneros reconocidos y establecidos a partir de caracteres florales, son polimórficos en términos de hábito y número cromosómico (Chase, 1986a), esto último ha originado inconsistencias en el establecimiento de los límites genéricos en la subtribu.

En esta subtribu se encuentran especies con una variación en el número cromosómico que abarca  $2n=10-60$ , la cual es más grande que la presente en el resto de la familia (Chase, 1986a). En algunos casos y dentro de este intervalo, especies que difieren en número cromosómico, tienen caracteres florales que los colocan en el mismo género, mientras que otras especies con número cromosómico similar, tienen morfologías florales diferentes ó formas vegetativas únicas (Chase 1986a). Situaciones similares se presentan si se analizan paralelamente dos tipos diferentes de caracteres, más aún cuando se consideran la morfología floral, el hábito y el número cromosómico.

En Oncidiinae cerca de la mitad de sus especies son clasificadas en dos géneros, *Oncidium* y *Odontoglossum*. Estos géneros son separados por el ángulo que forma la unión del labelo y la columna, aún cuando este carácter varía de forma notable y no separa de forma clara a los dos géneros. A partir de caracteres florales generales, Garay y Stacy (1974) crean para *Oncidium* dos subgéneros y 26 secciones, sin embargo, especies que

ahora son consideradas como similares a partir de caracteres vegetativos, número cromosómico ó formas de vida, fueron colocadas en diferentes secciones. Esto indica que su arreglo también fue artificial. Esta falta de asociación de taxa cercanamente relacionados es resultado por un lado, de la supremacía de los caracteres florales gruesos y por otro de la falta de otro tipo de información en materia taxonómica (Chase y Palmer, 1989).

Para Dressler (1981) las Oncidiinae incluyen 950 especies en 57 géneros vinculados bajo el criterio de su interfertilidad, sin embargo, ninguna de sus subdivisiones son consistentes. Bajo este mismo criterio Williams y Dressler (citados por Dressler, 1981), proponen un esquema de agrupación de las especies oncidíoides dentro de cinco alianzas y se indican las posibles relaciones entre sus géneros. Estos autores ya reconocen la cercana relación entre los géneros *Lophiaris* y *Trichocentrum*, ambos son colocados en una de las cinco alianzas, e incluyen en el género *Lophiaris* a los *Oncidium* de las secciones Cebolletae y Plurituberculata (*sensu* Garay y Stacy, 1974). Por otro lado también mencionan la cercana relación entre el género *Osmoglossum* (el grupo mexicano de *Odontoglossum*) y el género *Palumbina*.

Chase (1986a), a partir de caracteres de historia de vida, hábito, morfología floral, vegetativos detallados y número cromosómico, divide a las Oncidiinae en dos grandes grupos, dejando fuera a los géneros *Trichocentrum* y *Lockhartia*. Su grupo más grande (grupo "A") incluye la mayoría de las especies, todas ellas con hojas jóvenes y adultas conduplicadas dorsiventrales y un número cromosómico  $2n=56-60$ . El otro grupo (grupo "B"), incluye menos especies, se distingue por tener hojas juveniles lateralmente aplanadas; bajo número cromosómico y a menudo nectarios sepalinos. Este mismo autor sugiere que el número cromosómico  $2n=60$  pudiera ser la condición primitiva de la subtribu y que la reducción en el número cromosómico es típico del grupo "B", el cual incluye muchas epífitas de vida corta que preferentemente se ubican sobre las ramas más delgadas y expuestas del dosel del árbol y las cuales denominó "epífitas de ramitas"

En los últimos años, también comunmente en la subtribu Oncidiinae se ha observado la frecuente subdivisión de los géneros que incluyen muchas especies, dentro de géneros con pocas especies. Sin embargo, y como Chase (1986a) argumenta, esto no contribuye en nada al entendimiento de los límites, relaciones genéricas y filogenia de la subtribu.

Un análisis del complejo polinario de *Oncidium*, *Odontoglossum* y géneros relacionados, también muestra que la morfología floral gruesa es altamente plástica y que los límites genéricos e infragenéricos establecidos con estos caracteres florales son artificiales (Chase, 1987). A través del análisis del ADN de los cloroplastos en las Oncidiinae, Chase y Palmer (1992) confirman las relaciones entre las Oncidiinae y las Maxillariinae, así como la relación estrecha entre las Ornithocephalinae y Oncidiinae y la posición de *Lockhartia* dentro de las Oncidiinae. También el análisis de datos moleculares muestra que los géneros *Oncidium*, *Odontoglossum* y *Miltonia* son artificiales. En su estudio, estos autores reconocieron 16 clados distintivos dentro de las Oncidiinae, diez de los cuales incluyen miembros de *Oncidium* y/o *Odontoglossum* en un sentido tradicional (Fig. 1). Chase y Palmer sugieren que para un mejor entendimiento de la subtribu, las Oncidiinae primero se dividan dentro de varios clados distintivos y entonces cada uno de estos clados sea analizado desde diferentes disciplinas. Por otro lado, establecen que la condición floral similar a la clásica flor de *Oncidium*, es la condición primitiva para la subtribu, además observaron que este tipo de flor se encuentra en al menos una de las especies de todos los clados principales, lo que pudiera estar confirmando su condición primitiva. Además estos autores apoyan lo establecido anteriormente por Chase (1986a) en el sentido de que el número cromosómico  $2n=56-60$  es la condición ancestral para la subtribu.

Uno de los clados principales en las Oncidiinae es el clado *Lophiaris* (*sensu* Chase y Palmer, 1992). La mayoría de las especies de este grupo despliegan una serie de muy acentuadas modificaciones vegetativas tales como pseudobulbos pequeños o muy reducidos, hojas gruesas muy carnosas y suculentas, ya sea conduplicadas anchas y fuertemente quilladas, como las de la sect. Plurituberculata (*sensu* Garay y Stacy, 1974) o rollizas como las de la sect. Cebolletae (*sensu* Garay y Stacy, 1974) por lo cual algunos de sus miembros se han ganado los nombres de *Oncidium* "oreja de burro" y "cola de rata", respectivamente. Además estos autores incluyen en este clado a otros *Oncidium* con estas mismas modificaciones vegetativas, *Oncidium flavovirens* de la sect. *Cyrtochilum*, *O. ampliatum* de la sect. Oblongata, *Oncidium pulvinatum* sect. Pulvinatum (*sensu* Garay y Stacy, 1974), a los géneros *Psychopsis*, *Ticoglossum*, *Trichocentrum*, *Palumbina* y *Rossioglossum*. Dressler (1993) plantea que la mayoría de las especies de este clado, principalmente las que comprenden las secciones Plurituberculata y Cebolletae (*sensu* Garay y Stacy, 1974) pudieran ser tratadas como un sólo género. Para este autor es claro que *Trichocentrum* es un subgrupo del grupo "orejas de burro", sin embargo, el nombre *Trichocentrum* es más viejo que *Lophiaris* así que el primero pudiera tener prioridad.

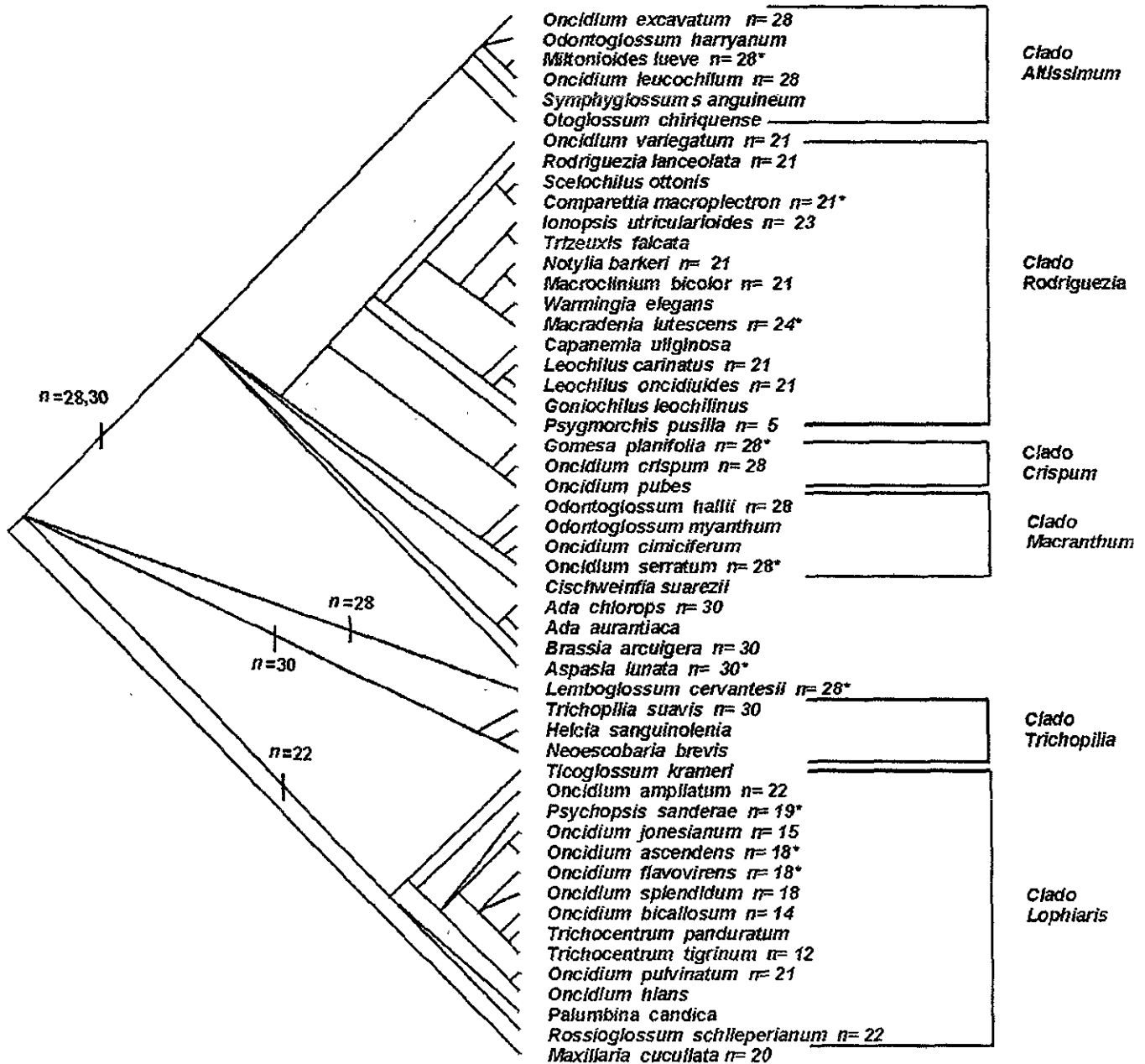


Figura 1. Cladograma de la subtribu Oncidiinae (Chase y Palmer, 1992).

Como ya se mencionó, la mayoría de las especies en Oncidiinae tienen un número cromosómico de  $2n=56$  (Tanaka y Kamemoto, 1984), mientras que los miembros de los grupos "orejas de burro" y "cola de rata", del clado *Lophiaris*, tienen una nueva variación en el número cromosómico  $2n=24-44$ , la cual pareció haberse derivado por aneuploidía, esta nueva condición se ha considerado como más avanzada (Chase y Olmstead, 1988). Cambios aneuploidicos en el número cromosómico es un carácter principal de varios grupos dentro de las Oncidiinae (Chase y Palmer, 1989). Por otro lado, Chase (1986a) menciona que las modificaciones morfológicas observadas en este grupo de orquídeas, son compatibles con la reducción aneuploidica. Estos números más bajos son encontrados en grupos derivados tales como los del clado *Lophiaris* y están asociados a caracteres vegetativos modificados y hábito atípico (a menudo condiciones más xéricas).

A partir de la filogenia del ADN Chase y Palmer (1992) mencionan que es evidente una tendencia descendente y consistente en el número cromosómico entre los miembros del clado *Lophiaris*, en donde *Trichocentrum* presenta el número cromosómico más bajo ( $2n=24-28$ ) y ocupa la posición más derivada dentro del clado. Además, se

menciona que este clado se distingue por ser epifitas de ramitas con una distribución neotropical ocupando un intervalo altitudinal de 0 a 2000 m.s.n.m. y un tipo de semilla característica. Una revisión de la morfología de la semilla en los miembros de la subtribu Oncidiinae (Chase y Pippen, 1988) demuestra que este mismo grupo vegetativamente modificado del clado *Lophiaris* tiene en sus semillas detalles estructurales únicos en sus paredes celulares dentro de las Oncidiinae.

A partir de un análisis filogenético, utilizando datos sobre secuencias del ADN de los cloroplastos, utilizando a *Oncidium excavatum* y a *Rossioglossum schlieperianum* como grupos externos, Chase y Palmer (1989) proporcionaron evidencias adicionales para el reconocimiento de la monofilia de los miembros vegetativamente modificados de *Oncidium*.

No obstante, Braem (1993) no reconoce el clado *Lophiaris* y circunscribe al género *Lophiaris* incluyendo únicamente a las especies de *Oncidium*, sect. *Plurituberculata* (*sensu* Garay y Stacy, 1974), mientras que Königler (1997) crea al género *Stilifolium* para incluir a las especies de *Oncidium*, sect. *Cebolletae* (*sensu* Garay y Stacy, 1974). En contraste Soto-Arenas y Salazar-Chávez (en prensa), mencionan que el género *Lophiaris* debiera estar constituido por 30 especies, las cuales previamente han sido clasificadas en las secciones *Plurituberculata* y *Cebolletae* de *Oncidium*, pero vegetativamente muy distinto a este género. Estos mismos autores reconocen que este género está relacionado a *Trichocentrum*, pero que a diferencia de éste, *Lophiaris* carece de un nectario conspicuo.

*Trichocentrum* también exhibe la condición de suculencia en sus pequeñas hojas, sin embargo, tiene una morfología floral que es diferente de cualquier especie de *Oncidium*, particularmente la presencia de un espolón o nectario no funcional que sólo involucra tejido del labelo (Pupulin, 1995). Chase (1986a) observa esta diferencia y argumenta que la similitud de los caracteres vegetativos entre este género y los miembros altamente modificados de *Oncidium* es debida a paralelismos.

A partir del reconocimiento de las Oncidiinae como un grupo con pocas barreras para la hibridación, Chase y Palmer (1989) plantean la posibilidad de que *Trichocentrum* pudo haberse originado como un híbrido entre un tipo "oreja de burro" y otro miembro de la subtribu Oncidiinae. Si el progenitor femenino es un miembro del primer tipo, entonces el híbrido tendría que exhibir un genoma del cloroplasto típico de este grupo "oreja de burro", lo cual no se ha comprobado. Los autores, sin embargo, dan varios puntos que contradicen tal posibilidad. Así, mencionan que los registros de hibridaciones naturales son raros en las Oncidiinae y lo atribuyen a la dificultad para romper las relaciones de los taxa con sus polinizadores específicos. Dentro de las Orchidaceae, es común encontrar síndromes de polinización con un alto índice de coespecificidad. Estos autores plantean que las barreras naturales para la hibridación son mecánicas más que fisiológicas o genéticas.

Por otro lado, *Trichocentrum* es un ejemplo extremo de modificación vegetativa y floral que no presenta características intermedias como las que pudiera esperarse en un híbrido. Además, el número cromosómico encontrado en el clado *Lophiaris*,  $2n=24-44$  exhibe una clara tendencia de reducción, en donde *Trichocentrum*  $2n=24-28$ , ocupa una posición final. Después del análisis del ADN de los cloroplastos en este grupo vegetativamente modificado de orquídeas, se sugirió que *Trichocentrum* es un derivado de los *Oncidium* "oreja de burro", representado en su trabajo por *Oncidium bicallosum*. Sin embargo, la diferente morfología floral de *Trichocentrum* no sugiere una condición derivada desde aquellos *Oncidium* y su hábito modificado sólo lo coloca en afinidad con este grupo (Chase y Palmer, 1989).

No obstante la cantidad de estudios taxonómicos y filogenéticos alrededor de este grupo de orquídeas, la delimitación taxonómica del clado *Lophiaris* aún no es clara. Por tal razón, surge la necesidad de continuar con más estudios que aporten información adicional con objeto de entender las relaciones entre más taxa, dentro y con otros cercanamente relacionados a *Lophiaris*.

## B. ANTECEDENTES ANATÓMICOS

### 1. Trabajos anatómicos con un enfoque general.

Los estudios anatómicos en las Orchidaceae han sido realizados con diferentes propósitos, así los hay con un propósito estructural, en donde sólo muestran la descripción anatómica de la estructura vegetativa madura y/o el

desarrollo de las mismas en algunos grupos de orquídeas. Ejemplos de ellos los encontramos en: Arditti (1992), Atwood y Williams (1978), Borso (1980), Curtis (1917), Lawton *et al.* (1992), Moller y Rasmussen (1984), Olatunji y Nengim (1980), Pridgeon (1981a, 1981b, 1987); Rasmussen (1987), Rosso (1966), Singh y Singh (1974), Solereder y Meyer (1930), Stern y Morris (1992), Swamy (1948), Vajrabhaya y Vajrabhaya (1991), Williams (1975, 1976, 1979). Otros trabajos que han tenido un enfoque ecológico-fisiológico y tratan de relacionar la estructura anatómica de las orquídeas a las diferentes condiciones ambientales en que viven son: Benzing (1986), Khasim y Mohana Rao (1984, 1985), Mohana Rao y Khasim (1986), Olatunji y Nengim (1980), Pridgeon (1986) y Withner *et al.* (1974). Sólo unos cuantos mencionan aspectos evolutivos, ya sea de las estructuras y/o de los taxa en estudio: Rasmussen (1987), Williams (1979) y Withner *et al.* (1974).

## 2. Trabajos anatómicos con un enfoque taxonómico y/o sistemático.

La anatomía o el estudio de la forma y estructura interna de los tejidos y órganos vegetales, es una fuente clásica de datos utilizada en la taxonomía vegetal. Estos datos con frecuencia son de gran utilidad para resolver problemas de relaciones taxonómicas o filogenéticas ya que pueden sugerir, las homologías de los estados de carácter y al mismo tiempo ayudan en la interpretación de la polaridad evolutiva de los mismos caracteres o del grupo en estudio (Stuessy, 1990). Desde esta perspectiva, el estudio anatómico en plantas fósiles puede ayudar a revelar de forma más clara las homologías de estructuras para propósitos de clasificación y reconstrucción de filogenias (Stuessy, 1990).

Por estas razones, desde hace más de un siglo los caracteres anatómicos han sido empleados en taxonomía (Radford *et al.*, 1974; Stace, 1980; Stuessy, 1990). De acuerdo con Metcalfe (1968, citado por Dickison, 1975), algunos de los aspectos en donde la anatomía de los órganos vegetativos de las angiospermas puede ser taxonómicamente útil son: 1) la identificación de material fragmentado, 2) la identificación preliminar de especímenes de herbario y 3) como una ayuda hacia el establecimiento de las interrelaciones de taxa, en y por encima del nivel de especie. Por lo tanto es importante hacer la distinción entre caracteres taxonómicos generales que permiten la separación y distinción de un género o especie de otras plantas y caracteres que ayudan a entender las relaciones evolutivas de las plantas (Dickison 1975).

En la actualidad se reconoce que los caracteres anatómicos pueden ser tan importantes como los morfológicos, sin embargo, en contraste con lo que ocurre con los caracteres morfológicos en taxonomía, los anatómicos son usados con más regularidad que los florales en el afán de encontrar información diferente de la derivada a partir de órganos reproductivos (Dickison, 1975).

Carlquist (1961, citado por Dickison, 1975) estableció que "la hoja es quizá anatómicamente el órgano más diverso de las angiospermas, y su variación anatómica a menudo coincide cercanamente con líneas genéricas y específicas, ocasionalmente familiares". Aunque los caracteres anatómicos de la hoja son generalmente útiles en la delimitación de taxa, la mayoría de ellos no pueden ser fácilmente interpretados en términos ecológicos o evolutivos. Los caracteres anatómicos de la hoja que tienen valor sistemático y son de significado filogenético potencial dentro de las angiospermas se presentan en: la ornamentación de la cutícula, epidermis (número de estratos, grosor de pared, tamaño, forma y contenidos de células, tricomas y tipos de estomas), mesofilo (tipo, diferenciación relativa de los estratos celulares, número de estratos del mesofilo esponjoso y en empalizada, distribución y forma de las células, presencia de espacios aéreos), hipodermis (número de estratos, tipo de células), presencia y distribución de canales secretores y cristales, esclerénquima (presencia de fibras y/o esclereidas, forma y distribución de esclereidas, tipo y distribución de las fibras), patrones de venación y vascularización del peciolo (Dickison, 1975).

Los datos anatómicos son usados a todos los niveles de la jerarquía taxonómica y su eficacia en los estudios taxonómicos depende de la naturaleza del grupo en estudio, así como del planteamiento a resolver (Stuessy, 1990).

De forma más reciente el interés de los estudios anatómicos se ha encaminado a la interpretación de la anatomía desde un punto de vista funcional y ecológico. Así, la diversificación anatómica revela aspectos sobre estrategias de sobrevivencia y de adaptación a los distintos hábitats que han desarrollado los miembros de un determinado grupo vegetal (Stuessy, 1990).

Metcalfe (1963, citado por Williams, 1974) ha discutido la importancia de la anatomía vegetal en la taxonomía de las monocotiledóneas y a partir de esta discusión se inició la publicación de una serie de volúmenes



dedicados a este tema, incluyendo la anatomía de las partes vegetativas. A diferencia de la gran cantidad de publicaciones sobre la anatomía sistemática de algunas de las familias de monocotiledóneas, las Orchidaceae carecen de tal registro. El único compendio sobre la anatomía de Orchidaceae se incluyó como parte de la obra *Systematische Anatomie der Monokotyledonen* de Solereder y Meyer (1930). En forma parcial esta obra consiste de observaciones originales de Solereder, pero está basada principalmente en datos tomados de la literatura. Los caracteres anatómico-vegetativos, hasta hoy sólo recientemente han sido utilizados en la clasificación de las Orchidaceae. Williams (1974) propone que el estudio de la anatomía vegetativa de las orquídeas puede ser útil, tanto en niveles superiores (subfamilias, tribus, subtribus) como en inferiores (géneros, subgéneros, secciones, especies). Los trabajos anatómicos enfocados a la explicación de las posibles relaciones taxonómicas en diferentes niveles jerárquicos de las orquídeas se sintetizan en el Cuadro 2.

Además de los pocos estudios anatómicos en la taxonomía de las Orchidaceae, sólo en alguno de ellos se aplican uno o varios de los métodos numéricos multivariados de tal manera que permitan reconocer los caracteres taxonómicos para agrupar a los taxa en estudio (García-Crúz, 1989, 1995; Lavarack, 1976; Pridgeon, 1982b; Salazar-Chávez, 1998; Wirth *et al.*, 1966; Yukawa *et al.*, 1992).

**Cuadro 2.** Trabajos anatómicos que explican posibles relaciones taxonómicas a diferentes niveles jerárquicos de la familia Orchidaceae.

Jerarquía	Autores
<b>Familia:</b>	Möbius, 1887; Moller y Rasmussen, 1984; Mohana Rao y Khasim, 1986; Olatunji y Nengim, 1980; Sanford y Adanlawo, 1973; Solereder y Meyer, 1930.
<b>Subfamilia:</b>	
Cypripedioideae	Atwood, 1984; Pridgeon, <i>et al.</i> , 1983; Rosso, 1966.
Orchidoideae y Vandoideae	Pridgeon <i>et al.</i> , 1983.
<b>Tribus:</b>	
Epidendreae, Arethuseae y Coelogyneae	Khasim y Mohana Rao, 1990.
Diceratostealeae, Tropicidae y Cranichideae	Stern <i>et al.</i> , 1993b.
Diurideae	Pridgeon y Chase, 1995.
<b>Subtribus</b>	
Brownleeinae	Kurzweil <i>et al.</i> , 1995.
Caladeniinae	Pridgeon, 1994b.
Catasetinae	Arreaza y Divassón, 1982.
Coelogyneinae	Mohana Rao y Khasim, 1987.
Coryciinae	Chesselet, 1989; Kurzweil <i>et al.</i> , 1995.
Dendrobiinae	Morris <i>et al.</i> , 1996.
Disinae	Chesselet, 1989; Kurzweil <i>et al.</i> , 1995.
Habenariinae	Stern, 1997b.
Huttonaeinae	Kurzweil <i>et al.</i> , 1995.
Laeliinae	Baker, 1972.
Maxillariinae	Pridgeon, <i>et al.</i> , 1983.
Orchidinae	Stern, 1997a.
Oncidiinae	Ayensu y Williams, 1972; Williams, 1974; Rojas-Leal, 1993. Pridgeon <i>et al.</i> , 1983.
Pleurothaliidinae	Pridgeon y Williams, 1979; Atwood y Williams, 1979; Pridgeon, 1982a, 1982b; Pridgeon y Stern, 1982; Stern <i>et al.</i> , 1985.
Satyriinae	Kurzweil <i>et al.</i> , 1995.

## (Continuación).

Jerarquía	Autores
<b>Géneros</b>	
<i>Cadetia</i>	Morris <i>et al.</i> , 1996.
<i>Caladenia</i>	Pridgeon, 1993.
<i>Coelogyne</i>	Mohana Rao y Khasim, 1986.
<i>Cuitlauzina</i>	Sandoval-Zapotitla, 1993.
<i>Dendrobium</i>	Yukawa <i>et al.</i> , 1990, 1992; Stern <i>et al.</i> , 1994; Morris <i>et al.</i> , 1996.
<i>Dresslerella</i>	Pridgeon y Williams, 1979.
<i>Epidendrum</i>	García-Crúz, 1989, 1995.
<i>Habenaria</i>	Stern, 1997b.
<i>Lemboglossum</i>	Rojas-Leal, 1993.
<i>Leochilus</i>	Chase, 1986b.
<i>Maxillaria</i>	Holtzmeier <i>et al.</i> , 1998.
<i>Mormodes</i>	Salazar-Chávez, 1998.
<i>Myoxanthus</i>	Pridgeon, 1982a, 1982b; Pridgeon y Stern, 1982;
<i>Neuwiedia</i> y <i>Apostasia</i>	Stern <i>et al.</i> , 1993a.
<i>Osmoglossum</i> y <i>Palumbina</i>	Yáñez-Guerrero, en preparación.
<i>Otochilus</i>	Mohana Rao y Khasim, 1986.
<i>Paphiopedilum</i>	Atwood y Williams, 1979.
<i>Pholidota</i>	Mohana Rao y Khasim, 1986.
<i>Phragmipedium</i>	Atwood y Williams, 1979.
<i>Pleione</i>	Mohana Rao y Khasim, 1986.
<i>Pleurothallis</i>	Stern <i>et al.</i> , 1985.
<i>Pseudertia</i>	Morris <i>et al.</i> , 1996.

### 3. Trabajos anatómicos en Oncidiinae.

El repertorio bibliográfico acumulado al cabo de los años acerca de los diversos aspectos anatómicos de Orchidaceae es amplio, sin embargo, de manera particular son escasos los trabajos anatómicos sistemáticos para algunos de los taxa de la subtribu Oncidiinae. Sólo ciertas especies fueron anatómicamente estudiadas, de manera frecuente como parte de una investigación más amplia de ciertos caracteres particulares más que como un estudio sistemático completo de taxa. Algunos de los trabajos publicados que incluyen aspectos anatómicos de ciertas especies de Oncidiinae son: Ayensu y Williams (1972), Williams (1974), Pridgeon *et al.* (1983), Chase (1986b), Rojas-Leal (1993), Sandoval-Zapotitla (1993). Para el caso particular del clado *Lophiaris* no existe un trabajo anatómico integrativo, a la fecha es insuficiente la información y el conocimiento que sobre sus aspectos anatómicos se tiene.

Ayensu y Williams (1972) inician una revisión sistemática de la anatomía vegetativa de los géneros de la subtribu Oncidiinae. Al estudiar algunas especies de *Odontoglossum*, *Oncidium* y *Palumbina* estos autores encontraron que varios caracteres anatómicos de la hoja son importantes ya que permiten distinguir algunas de sus especies.

Williams (1974) analizó los caracteres anatómico-vegetativos de 80 especies en 22 géneros de Oncidiinae, entre ellas se mencionan a ocho especies de *Oncidium*, dos de *Trichopilia*, tres de *Trichocentrum* y a *Palumbina candida*. En ese estudio se encontró que ciertos caracteres y sus estados, son útiles para distinguir géneros o grupos de especies dentro de las Oncidiinae; tales caracteres y sus estados son: 1) Tipo de hoja (epistomática, anfistomática ó hipostomática); 2) presencia de un patrón cross-Nicol en ambas epidermis, conspicuo bajo luz polarizada; 3) presencia de estrias cuticulares alrededor de los estomas; 4) presencia de micropapilas; 5) presencia de células con engrosamientos espiralados en el mesofilo; 6) presencia de células con engrosamientos espiralados en la hipodermis y 7) presencia de una hipodermis en ambas superficies de la hoja. Con base en estas evidencias el autor concluye que el género *Oncidium* incluye aparentemente cuatro grupos. El primer grupo lo forman las especies de *Oncidium* denominadas "orejas de burro" de la sect. Plurituberculata y las especies denominadas "cola

de rata” de hojas rollizas de la sect. Cebolletae. El segundo grupo lo conforma la alianza *Oncidium papilio*; las *Oncidium* equitantes forman un tercer grupo y las *Oncidium* “típicas” forman un cuarto grupo. Aún cuando Williams (1974) evidenció la importancia de los caracteres anatómicos de la hoja para la distinción de grupos dentro de las Oncidiinae, en su trabajo no se incluyen caracteres cuantitativos que pudieran ser también importantes para el análisis de las Oncidiinae. Además, el trabajo carece de un análisis numérico objetivo, que apoye el establecimiento de sus agrupaciones.

Pridgeon *et al.* (1983) estudiaron los tilosomas de 350 especies de 175 géneros agrupados en 32 subtribus y cinco subfamilias. De estas especies sólo 95 presentan tilosomas, 39 géneros, 14 subtribus y tres subfamilias: Cyripedioideae, Orchidoideae y Vandoideae. En Vandoideae se reporta su presencia en la subtribu Maxillariinae, en varias especies de *Maxillaria* y en la subtribu Oncidiinae en *Oncidium stenotis*, *Palumbina candida* y *Trichopilia turialbae*. Se encontró que los tilosomas se presentan de forma casi exclusiva en los taxa epífitos, los cuales con pocas excepciones, están limitados a las orquídeas Neotropicales.

Chase (1986b) dió a conocer algunos caracteres anatómico foliares de *Leochilus*, (Oncidiinae). Señala que las hojas son carinadas, especialmente a nivel basal, la mayoría coriáceas, con estomas principalmente en la superficie abaxial, a nivel o emergentes respecto al resto de las células epidérmicas, venación paralela, a menudo con dos estratos de haces vasculares en las hojas gruesas, con pocas venas transversas y que algunas especies presentan rafidios.

Rojas-Leal (1993) analizó la anatomía foliar de *Lemboglossum* y géneros relacionados: *Dignathe*, *Mesoglossum*, *Odontoglossum*, *Oncidium* (*sensu lato*) y *Rhynchostele* (Oncidiinae). Los caracteres anatómicos estudiados fueron: hipodermis adaxial, células con engrosamientos espiralados en el mesofilo, haces de fibras no vasculares, tipo de cristales y espacios aéreos en la región basal. Como resultado de este trabajo propone un esquema de relaciones entre las especies estudiadas. Además, la autora señala que su propuesta de relaciones coincide con la de Halbinger a partir de caracteres de morfología floral (1982, citado por Rojas-Leal, 1993).

Sandoval-Zapotitla (1993) estudió la anatomía foliar de *Cuitlauzina pendula* y comparó su anatomía con las especies de la subtribu Oncidiinae estudiadas por Ayensu y Williams (1972), encontró que una serie de caracteres (ausencia de tricomas en ambas superficies, estomas presentes sólo sobre la superficie abaxial, cutícula más gruesa en la superficie adaxial, hipodermis adaxial presente y abaxial ausente, abundantes rafidios, haces vasculares colaterales de dos tipos y venas transversales inconspicuas) relacionan a esa especie con *Osmoglossum* spp. y *Palumbina candida*.

Finalmente, Yáñez-Guerrero (1999) realizó un análisis sistemático de *Cuitlauzina*, *Osmoglossum* y *Palumbina* a partir de caracteres morfológicos, genéticos y anatómico-foliares, con el propósito de conocer las relaciones de estos tres taxa. La autora encontró que los taxa comparten muchos caracteres y sugiere que *Osmoglossum* y *Palumbina* pasen a ser especies del género *Cuitlauzina*.

### III. OBJETIVOS

Considerando lo anterior, la presente investigación tiene como objetivos:

1. Hacer la caracterización anatómico-foliar de algunas de las especies incluidas en el clado *Lophiaris* (*sensu* Chase y Palmer, 1992) y de cuatro especies de géneros relacionados.
2. Conocer las relaciones de semejanza y agrupamiento de las especies del clado *Lophiaris* y géneros relacionados mediante el análisis numérico de los caracteres anatómicos.
3. Identificar los caracteres anatómicos más significativos para el grupo en estudio y discutir su valor taxonómico.
4. Contribuir a una nueva definición y limitación taxonómica del género *Lophiaris*.
5. Ratificar la importancia del uso de los caracteres anatómico-foliares como una fuente de información adicional, en el establecimiento de los límites y relaciones genéricas de la subtribu Oncidiinae y de otras subtribus de la familia Orchidaceae.
6. Contribuir al conocimiento anatómico-foliar de la familia Orchidaceae.

## IV. METODOLOGÍA

### A. ELECCIÓN DE LOS TAXA.

La selección de las especies tratadas en este estudio (Cuadro 3) fue determinada principalmente a partir de la revisión de los trabajos de Chase y Palmer (1989, 1992), de esta manera, como parte del clado *Lophiaris* se incluyeron a *Oncidium ampliatum*, *O. ascendens*, *O. bicallosum*, *O. cavendishianum*, *O. cebolleta*, *O. flavovirens*, *O. luridum*, *O. microchilum*, *O. pulvinatum*, *O. splendidum*, *O. stramineum*, *Palumbina candida*, *Psychopsis papilio*, *Trichocentrum albiflorum*, *T. hoegei* y *Rossioglossum grande*. De acuerdo con Garay y Stacy (1974) las doce especies de *Oncidium* elegidas en este estudio, incluyendo a *Psychopsis papilio* (*Oncidium papilio*), se clasifican en seis secciones.

**Cuadro 3.** Taxa del clado *Lophiaris* y géneros relacionados (Oncidiinae), estudiados. Los ejemplares de respaldo se encuentran depositados en el Herbario AMO, excepto *O. splendidum* y *P. papilio*.

Nombre de especie	Colector	Localidad	Abreviaturas
Clado <i>Lophiaris</i> :			
<i>Oncidium ampliatum</i> Lindl.	C. Lamas s/n	-	Oamp
<i>Oncidium ascendens</i> Lindl.	R. Jiménez 857	Chiapas, Méx.	Oasc
<i>Oncidium bicallosum</i> Lindl.	M. A., Soto 3236	Chiapas, Méx.	Obic
<i>Oncidium cavendishianum</i> Batem.	G. Salazar 4707	Chiapas, Méx.	Ocav1
	R. Jiménez 964	Guatemala	Ocav2
<i>Oncidium cebolleta</i> (Jacq.) Sw.	E. Pérez 286	Oaxaca, Méx.	Oceb
<i>Oncidium flavovirens</i> L. O. Wms.	Leleu 185	Guerrero, Méx.	Ofla
<i>Oncidium luridum</i> Lindl.	R. Jiménez s/n	Veracruz, Méx.	Olur
<i>Oncidium microchilum</i> Batem. ex Lindl.	M. A. Soto s/n	Chiapas, Méx.	Omic1
	E. Hågsater 4286	Chiapas, Méx.	Omic2
<i>Oncidium pulvinatum</i> Lindl.	E. Hågsater 11794	Río de Janeiro, Brasil	Opul
<i>Oncidium splendidum</i> A. Rich. ex Duchartre	Cultivada	-	Ospl
<i>Oncidium stramineum</i> Batem. ex Lindl.	J. García 668	Veracruz, Méx.	Ostr
<i>Psychopsis papilio</i> (Lindl.) H. G. Jones	Cultivada	-	Pspa
<i>Trichocentrum albiflorum</i> Rolfe	G. Salazar 5123	Veracruz, Méx.	Talb
<i>Trichocentrum hoegei</i> Rchb. f.	M. A. Soto s/n	Oaxaca, Méx.	Thoe
<i>Palumbina candida</i> (Lindl.) Rchb. f.	M. A. Soto 3299	Chiapas, Méx.	Pcan
<i>Rossioglossum grande</i> (Lindl.) Garay & Kennedy	G. Salazar s/n	Chiapas, Méx.	Rgran
Géneros relacionados:			
<i>Cuitlauzina pendula</i> Llave & Lex.	M. A. Soto 4365	Guerrero, Méx.	Cpen
<i>Osmoglossum dubium</i> Rosillo	Leleu s/n	Guerrero, Méx.	Osdub
<i>Trichopilia tortilis</i> Lindl.	M. A. Soto 4822	Chiapas, Méx.	Trtor
* <i>Maxillaria cucullata</i> Lindl.	M. A. Soto 5179	Chiapas, Méx.	Mcuc
* Maxillarieae			

Con el propósito de conocer que tantas diferencias significativas hay entre dos ejemplares de la misma especie, en este estudio se incluyeron dos ejemplares para *Oncidium cavendishianum* representados como Ocav1 y Ocav2 y dos para *O. microchilum* representados como Omic1 y Omic2. Por esta razón cada ejemplar, de cada especie será tratado de manera independiente durante todos los análisis.

*Cuitlauzina pendula*, *Osmoglossum dubium*, *Trichopilia tortilis* y *Maxillaria cucullata*, se seleccionaron dentro de algunos de los géneros más relacionados al clado *Lophiariis*, su selección fué apoyada en la revisión de los trabajos de Chase (1986a, 1987); Chase y Olmstead (1988); Chase y Pipen (1988); Dressler (1981, 1993).

Se analizará la relación entre *Palumbina* y *Osmoglossum* ya que en varias ocasiones se ha mencionado que estos dos géneros tienen una relación estrecha (Ayensu y Williams, 1972; Williams y Dressler, citados por Dressler, 1981).

La inclusión de todos ellos en este estudio permitirá establecer una mejor comparación de los caracteres anatómico-foliarenses así como un primer acercamiento de la posible polaridad evolutiva de los mismos dentro de este grupo.

Se colectaron hojas maduras de 1 ó 2 años de edad, de 20 especies (dos de ellas con una repetición), procedentes de los invernaderos del Herbario AMO, así como de las colecciones particulares de Miguel A. Soto Arenas y Gerardo Salazar Chávez. Las hojas completas fueron fijadas en F.A.A. durante 24 horas, después lavadas en agua corriente durante una hora y posteriormente almacenadas en alcohol al 70% en donde se mantuvieron hasta iniciar su procesamiento.

## B. PROCESAMIENTO HISTOLÓGICO.

En cada una de las especies se utilizó únicamente la parte media y basal de la hoja, de la primera se obtuvieron secciones para el estudio de la epidermis, transparentación y corte transversal; y de la parte basal sólo se hicieron cortes transversales. Dependiendo del ancho de la hoja, ésta se subdividió en secciones más pequeñas para facilitar los cortes cuidando que se incluyera la zona marginal, media y central de la misma (Fig. 2).

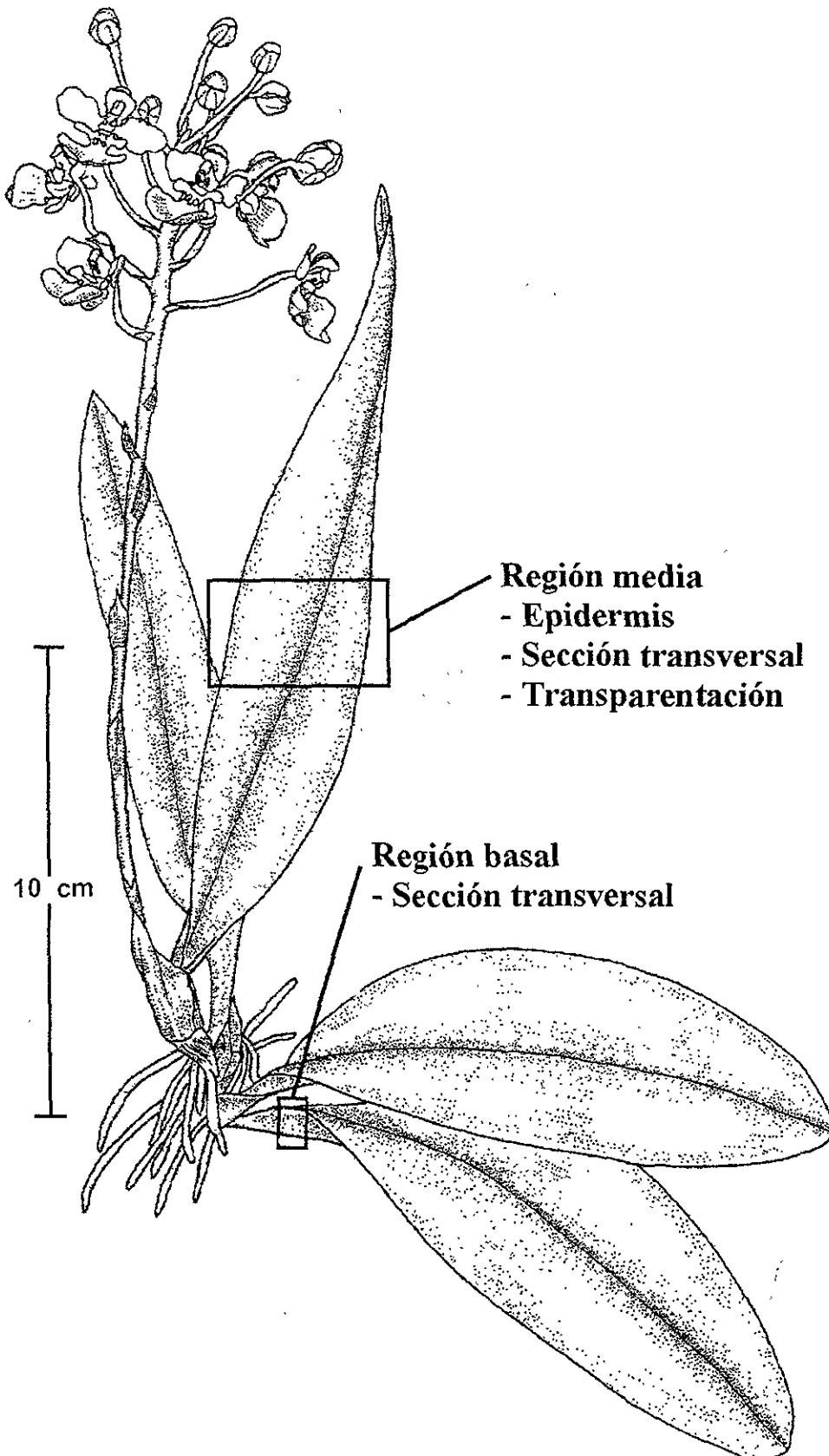
Cada sección fue tratada como se describe:

I. Procedimiento para inclusión. Los procedimientos de inclusión seguidos para los cortes transversales (región media y basal de la hoja) fueron dos; parafina histológica y polietilenglicol. La elección del procedimiento estuvo en función del grosor y dureza de la hoja.

### 1. Inclusión.

#### 1.1. Inclusión en parafina histológica (58-60 °C) (Sass, 1961).

- **Deshidratación.**- El material vegetal se sumergió en soluciones de alcohol en concentraciones crecientes (30%, 50%, 70%, 90% y absoluto) con dos cambios por espacio de 3 horas en cada concentración y posterior a esto en xilol, dos cambios de una hora cada uno.
- **Inclusión.**- El material se sumergió en una mezcla gradual de xilol-parafina, comenzando con una proporción de 2:1, posterior a esto de 1:1, ambos a una temperatura constante de 58-60°C durante 3 horas. Después el material se sumergió en parafina pura previamente fundida, permaneciendo 24 horas a dicha temperatura. La inclusión definitiva se hizo con parafina pura.
- **Cortes.**- Los cortes se realizaron con un micrótopo de rotación a 13 ó 15 µm. Los listones de parafina se adhirieron a los portaobjetos con grenetina disuelta en agua tibia (30-33 °C). Las muestras se dejaron secar por espacio de 12 h para permitir que los cortes se adhieran bien.
- **Desparafinación.**- Las muestras adheridas al portaobjetos se sumergieron consecutivamente en: a) xilol durante dos h; b) xilol-alcohol 96% (1:1) durante una h; c) alcoholes de concentraciones decrecientes (99%, 95%, 70% y 50%) durante tres a cinco min en cada concentración.



**Figura 2.** *Oncidium bicallosum*. Esquema que muestra las regiones de la hoja utilizadas para el estudio anatómico. Dibujo de R. Jiménez.

### 1.2 Inclusión en polietilenglicol (PEG) peso molecular de 1500 (su nombre comercial es Polypol E-1500).

- **Lavado.**- A partir del material que se preservó en alcohol al 70% se tomaron muestras más pequeñas (1 cm) las cuales se lavaron con agua destilada dejándolas en ésta por espacio de una hora.
- **1a. Inclusión.**- La muestra fue colocada en una solución acuosa de PEG al 10% durante 24 horas a una temperatura constante de 58-60 °C.
- **2a. Inclusión.**- Posterior a ésto la muestra se colocó en una solución de PEG al 100% durante 24 horas a 58-6 °C.
- **Inclusión final.**- La inclusión definitiva se hizo con PEG puro, el cual se fundió previamente; el bloque se colocó en refrigeración para lograr su solidificación uniforme además de una posterior obtención de cortes de menor grosor.
- **Cortes.**- Los cortes se realizaron con el micrótopo de rotación a 20-35 µm. Las secciones obtenidas se sumergieron en agua destilada para eliminar el PEG.

**2. - Tinción.**- Indistintamente del método de inclusión utilizado, se empleó la técnica de coloración dicrómica safranina - verde rápido (Sass, 1961).

- a. Se tiñó con safranina acuosa al 1% durante 24 horas.
- b. Se lavó con agua destilada para eliminar el exceso de safranina.
- c. Se deshidrató con alcohol en concentraciones crecientes (30%, 50%, 70%, 95% y absoluto) durante dos min, con dos cambios en cada concentración.
- d. Se contratiñó con verde rápido durante 15-20 seg.
- e. Se lavó con alcohol absoluto el exceso de verde rápido.
- f. Se añadió aceite de clavo durante 10 min.
- g. Los cortes se sumergieron en xilol, tres cambios de 1 min cada uno.

**3.- Montaje.**- Se agregó resina sintética sobre los cortes y se colocó el cubreobjetos; las preparaciones se dejaron secar a la temperatura ambiente. Se limpió el exceso de resina y se etiquetaron. Una vez limpias y rotuladas las preparaciones, se almacenaron como parte de la colección científica de consulta de preparaciones anatómicas del Laboratorio de Apoyo a la Investigación del Jardín Botánico, Instituto de Biología, UNAM.

## II. Procedimiento para transparentación y obtención de epidermis (sólo de la región media de la hoja):

### 1. Transparentación:

- Se tomó una sección de la parte media de la hoja en lo posible abarcando todo su ancho y de 1 cm de largo (Fig. 2).
- La muestra se sumergió en una solución de hidróxido de potasio (KOH) o de hidróxido de sodio (NaOH) al 10% a temperatura ambiente durante 24 horas o más dependiendo de la hoja.
- Se lavaron las muestras con agua destilada.
- Se sumergieron en una solución de cloro (Cloralex) diluido al 50% a temperatura ambiente, durante 24 horas o más, el tiempo requerido es cuando toda la muestra se torna blanquecina.
- Se enjuagaron con agua destilada.
- Con ayuda de una pinza o un pincel, se eliminó o no, por lo menos una de las epidermis.
- Se tiñeron con safranina al 1% durante 15 a 20 min las hojas delgadas y hasta 48 horas las hojas gruesas.
- Se lavó con agua destilada el exceso de colorante.

- Se deshidrató con alcohol en concentraciones crecientes (30%, 50%, 70%, 90% y absoluto) dos cambios de 3 min cada uno.
- Se agregó aceite de clavo, dos cambios de 3 min cada uno o uno de 20 min de acuerdo al grosor de la hoja.
- Se añadió xilol, tres cambios de 3 min cada uno o dos de 10 min cada uno.
- Las muestras fueron montadas con resina sintética.
- Se dejaron secar a temperatura ambiente durante varios días, se limpiaron y etiquetaron como preparaciones permanentes.

## 2. Epidermis:

Para la epidermis se tomó una muestra de la parte media de la hoja de 1 cm (Fig. 2). La técnica fue similar a la descrita para la transparentación sólo que se recuperaron ambas epidermis, adaxial y abaxial, una muestras de cada epidermis fue teñida con safranina de la misma manera que en la transparentación y otra muestra fue montada en gelatina glicerizada sin teñir.

## C. OBTENCIÓN DE DATOS.

Para las especies incluídas en el presente estudio, se examinaron caracteres de tejido dérmico, fundamental y vascular así como inclusiones celulares, todos ellos en la región media y basal de la hoja. La revisión de tales estructuras anatómicas se hizo considerando los métodos y descripciones propuestos en otros trabajos anatómicos de Atwood (1984); Atwood y Williams (1978, 1979); Ayensu y Williams (1972); Holtzmeier *et al.* (1998); Khasim y Mohana Rao (1990); Mohana Rao y Khasim (1987); Kurzweil *et al.* (1995); Moller y Rasmussen (1984); Morris *et al.* (1996); Olatunji y Nengim (1980); Pridgeon (1981a, 1981b, 1982a, 1982b, 1986, 1987, 1993, 1994b); Pridgeon y Stern (1982); Pridgeon y Williams (1979); Rasmussen (1986); Sandoval (1993); Stern (1997a, 1997b); Stern *et al.* (1993a, 1993b, 1994); Stern y Morris (1992); Williams (1974).

1. **Epidermis.**- En las preparaciones de epidermis adaxial y abaxial se cuantificaron y describieron: la forma, el tamaño y la distribución de las células epidérmicas; el contorno y el grosor de las paredes anticlinales de las células epidérmicas; la presencia del patrón cross-Nicol en la epidermis bajo luz polarizada; la presencia/ausencia de las ornamentaciones cuticulares, los tricomas o las papilas, el número de papilas por célula epidérmica; la presencia y el tamaño de los estomas; la distribución, el tamaño y el número de células que rodean a las células oclusivas y el índice estomático.

2. **Transparentación.**- En las preparaciones de transparentaciones se describió: la organización y distribución de las venas, el tamaño y la forma de las células hipodérmicas, las células de engrosamientos secundarios y las fibras no vasculares y la presencia y tipo de contenidos.

3. **Secciones transversales.** Las preparaciones se obtuvieron de las secciones transversales de la región media y basal de la hoja. Los caracteres que se cuantificaron y describieron fueron: grosor de cutícula, apéndices cuticulares y/o epidérmicos, tipo de epidermis, posición de los estomas respecto a la superficie, esto es si los estomas están al nivel de las células epidérmicas, si están evidentemente hundidos o si tienen una condición intermedia la cual se le llamó semihundidos; rebordes cuticulares en los estomas, collar cuticular, hipodermis, células buliformes, tipo de mesofilo, células con engrosamientos secundarios, número de haces vasculares, número de estratos de haces vasculares, número de haces de fibras no vasculares y número de estratos de estos haces, tamaño de ambos tipos de haces, posición dentro del mesofilo, características de la vena central, proporción que ocupa la vena central en la zona central y tipo de contenidos celulares.

Todas las observaciones se llevaron a cabo utilizando un fotomicroscopio Axioscop Zeiss en campo claro, contraste de fases y/o polarización. Las mediciones se hicieron con un ocular micrométrico previamente calibrado. Se evaluaron 92 caracteres anatómicos, 44 son cualitativos y 48 cuantitativos. De éstos, 24 son de doble estado y 68



multiestado (Cuadro 4). Los datos cuantitativos se tomaron en diez campos diferentes de las muestras de cuatro preparaciones tanto de cortes transversales de parte media y basal de la hoja como de transparentaciones y epidermis de su parte media. A partir de esto se calculó su media aritmética, misma que se reporta para cada parámetro cuantificado en cada una de las especies (Apéndice I).

**Cuadro 4.** Lista de caracteres y estados de carácter analizados. Del carácter 1 al 72 son de la región media y del 73 al 92 son de la región basal de la hoja.

No.	Carácter	No.	Carácter
1	Forma de hoja	17	Distribución de células epidermis abaxial
	0 conduplicada		0. hileras
	1. terete		1. aleatorio
2	Grosor de cutícula epidermis adaxial	18	Forma de células epidermis abaxial (v, sup.)
3	Grosor de cutícula epidermis abaxial		0. rectangular
4	Tricomas		1. poligonal
	0. ausentes		2. cuadrada/rectangular
	1. presentes	19	Largo de células epidermis abaxial
5	Papila cuticular	20	Ancho de células epidermis abaxial
	0. ausente	21	Tipo de rebordes epidermis abaxial
	1. micropapila		0. curvado
	2. macropapila		1. angular
6	Macropapila epidérmica	22	Grosor de pared anticlinal epidermis abaxial
	0. ausente	23	Patrón cross-Nicol epidermis abaxial
	1. presente		0. ausente
7	Ubicación de papila		1. presente
	0 ausente	24	Ubicación de estomas
	1. adaxial/abaxial		0. hoja hipostomática
	2. abaxial		1. hoja anfistomática
8	Tamaño de papila	25	Distribución de estomas epidermis abaxial
9	Número de papila p./célula epidérmica		0. hileras
10	Distribución de células epidermis adaxial		1. alternos
	0. ausente	26	Longitud de estomas epidermis abaxial
	1. aleatoria	27	Índice estomático epidermis abaxial
	2. hilera	28	Posición de estoma/superficie
11	Forma de células epidermis adaxial (v. sup.)		0 nivel
	0. ausente		1. semihundido
	1 poligonal		2. hundido
	2. rectangular	29	No. cél. ep. junto a oclusivas (estomas abax.)
	3. cuadradas/rectangulares	30	Reborde cuticular interno de estoma abaxial
12	Largo de células epidermis adaxial		0. ausente
13	Ancho de células epidermis adaxial		1. presente
14	Tipo de rebordes epidemis adaxial	31	Collar cuticular en estoma abaxial
	0. ausente		0. ausente
	1. curvado		1. presente
	2. angular	32	Estriaciones en células oclusivas
15	Grosor de pared anticlinal epidermis adaxial		0. ausente
16	Patrón cross-Nicol epidermis adaxial		1. presente
	0. ausente		
	1. presente		

## (Continuación)

No.	Carácter	No.	Carácter
33	Cámara subestomática 0. inconspicua 1. conspicua	55	Posición de haces vasculares 0. media 1. media adaxial 2. media abaxial
34	Células ep. junto a oclusivas con papilas 0. ausentes 1. presentes	56	Distribución de haces vasculares 0. paralelos 1. alternos 2. paralelos opuestos
35	Hipodermis adaxial 0. ausente 1. presente	57	No. total de haces vasculares
36	No. de estratos de hipodermis adaxial	58	No. de estratos de haces vasculares
37	Distrib. de estratos celulares en hipod. adax. 0. ausente 1. continua 2. discontinua	59	Área de haces vasculares
38	Forma de células en hipodermis adaxial 0. ausente 1. rectangular 2. cuadrada/rectangular	60	Haces de fibras no vasculares 0. ausentes 1. presentes
39	Largo de células en hipodermis adaxial	61	Posición de haces de fibras no vasculares 0. ausentes 1. adaxial/abaxial 2. adaxial/media/abaxial 3. media/abaxial 4. abaxial
40	Ancho de células en hipodermis adaxial	62	No. total de haces de fibras no vasculares
41	Tipo de pared celular en hipodermis adaxial 0. ausente 1. celulosa 2. esclerénquima	63	No. de estratos de haces de fibras no vasculares
42	Grosor de pared celular en hipodermis adax.	64	Área de haces de fibras no vasculares
43	Proporción de parénquima en empalizada	65	Grosor pared de fibras de haces no vasculares
44	Grosor de mesofilo	66	Estegmata con cuerpos de sílice cónicos 0. ausentes 1. presentes
45	Células con engrosamientos en mesofilo 0. ausentes 1. presentes	67	Tipo de oxalatos 0. ausentes 1. rafidios 2. rafidios/arena
46	Largo de células con engrosamientos	68	Otros contenidos celulares 0. ausentes 1. almidón 2. no determinados
47	Ancho de células con engrosamientos	69	No. de haces vasculares en zona central
48	Abundancia de células con engrosamientos	70	Área de haz vascular central
49	Tipo de engrosamientos 0. ausente 1. espiralado 2. espiralado/reticulado	71	Proporción de haz vascular central/zona central
50	Grosor de pared del engrosamiento	72	Quilla en zona central 0. ausente 1. presente
51	Posición de células buliformes 0. ausentes 1. hipodermis central adaxial 2. margen abaxial/hipodermis cent. adax.	73	Tipo de parénquima 0. esponjoso 1. empalizada 2. esponjoso/empalizada
52	No. de estratos de células buliformes		
53	Largo de células buliformes		
54	Ancho de células buliformes		

## (Continuación)

No.	Carácter	No.	Carácter
74	Hipodermis 0. ausente 1. presente	86	Células con engrosamientos 0. ausentes 1. presentes
75	Espacios aéreos 0. ausentes 1. presentes	87	Largo de células con engrosamientos
76	No. total de haces vasculares	88	Ancho de células con engrosamientos
77	No. de estratos de haces vasculares	89	Grosor de pared del engrosamiento
78	Área de haces vasculares	90	Estegmatas con cuerpos de sílice cónicos 0. ausentes 1. presentes
79	Haces de fibras no vasculares 0. ausentes 1. presentes	91	Tipos de oxalatos 0. ausentes 1. arena 2. rafidios
80	No. total de haces de fibras no vasculares	92	Otros contenidos celulares 0. ausentes 1. almidón 2. no determinados
81	No. de estratos de haces de fibras no vasculares		
82	Área de haces de fibras no vasculares		
83	No. de haces vasculares centrales		
84	Área de haz vascular central		
85	Proporción de haz vascular central/zona central		

Para el carácter definido como forma de hoja (carácter 1), se adoptó la clasificación propuesta por Chase (1986a) la cual se aplica para las distintas formas que presentan la lámina de las hojas de *Oncidiinae*.

El grosor cuticular (caracteres 2 y 3) fue estimado a partir de mediciones en la zona marginal, intermedia y central de la hoja tanto para el extremo adaxial como para el abaxial; de estas tres regiones se reporta un promedio.

Aún cuando se ha observado que existe una gran variación en cuanto al tipo de tricomas presentes en las hojas de *Oncidiinae*, sólo se registró su presencia o ausencia (carácter 4) debido a que información más detallada sobre los mismos implica un estudio particular a nivel de microscopía electrónica para cada especie, lo que sale del propósito general de este estudio.

El concepto de micropapila y macropapila para distinguir el tipo de papilas fue adoptado de Atwood y Williams (1979), haciendo la distinción en cuanto a la naturaleza cuticular o epidérmica de las mismas (caracteres 5 y 6). La ubicación de las papilas (carácter 7), así como su tamaño (carácter 8) se estimaron a partir de secciones transversales de la región media de la hoja, midiendo tanto la proyección epidérmica, como la cuticular. El registro del número de papilas por célula epidérmica (carácter 9) se hizo en ambas epidermis, aun cuando es un carácter merístico, se reporta como continuo al obtener un valor promedio.

La distribución de las células epidérmicas (caracteres 10 y 17) así como su forma (caracteres 11 y 18) son caracteres variables, por lo que se registró la condición más frecuente. Se ha reportado la presencia de un patrón cross-Nicol conspicuo cuando la epidermis es vista bajo luz polarizada (Williams, 1974). Este patrón fue considerado a partir de las preparaciones de ambas epidermis y se registró su presencia o ausencia (caracteres 16 y 23). El largo y ancho de las células epidérmicas (caracteres 12, 13, 19 y 20), el tipo de rebordes (caracteres 14 y 21), el grosor de su pared anticlinal (caracteres 15 y 22), así como la ubicación y distribución de los estomas (caracteres 24 y 25), siempre fueron tomados observando las preparaciones epidérmicas adaxiales y abaxiales respectivas.

Tanto la longitud del estoma (carácter 26) como el índice estomático (carácter 27) sólo se estimó en los estomas abaxiales ya que algunas especies carecen de estomas en su epidermis adaxial, por lo tanto, sólo fue posible la comparación de estos parámetros en la epidermis abaxial de todas las especies. El índice estomático fue adoptado como una medida para reflejar la abundancia de los estomas. Dado que la frecuencia estomática puede

variar con respecto al tamaño de la célula (células oclusivas más pequeñas originan frecuencias estomáticas más bajas), es mejor utilizar el índice estomático. Salisbury (1928, citado por Willmer, 1983) introdujo el término "índice estomático" que relaciona la cantidad de estomas por unidad de área foliar al número de células epidérmicas por la misma unidad de área foliar. De este modo:

$$\text{I.e.} = \frac{\text{Número de estomas}}{\text{No. de estomas} + \text{No. de céls. epidérmicas}} \times 100$$

La posición de los estomas respecto a la superficie (carácter 28) se determinó observando en secciones transversales la posición de las células oclusivas respecto a las células epidérmicas adyacentes; así, se determinaron tres estados: hundidos, semihundidos o a nivel. El número de células asociadas a las oclusivas (carácter 29) se obtuvo contando únicamente las células epidérmicas en contacto directo con las oclusivas del estoma; dado que no se observó la ontogenia de las células en contacto con las oclusivas, no se reportan como subsidiarias. El reborde cuticular interno de las células oclusivas (carácter 30) y collar cuticular (carácter 31) no siempre estuvieron presentes, por lo que sólo se registró su presencia o ausencia. La cámara subestomática (carácter 33) tiene tamaños variados; sin embargo, sólo se reporta como conspicua cuando fue muy evidente o inconspicua cuando no lo fue. Tanto las estriaciones de las células oclusivas (carácter 32), como las células adyacentes a las oclusivas con papilas (carácter 34) sólo son reportadas como presencia o ausencia por que son caracteres raros en el grupo en estudio.

Para el caso de la hipodermis, sólo se registró la presencia de la hipodermis adaxial (carácter 35) y se cuantifican sus parámetros ya que cuando se presenta, resultó ser la más constante. El número de estratos de células de la hipodermis (carácter 36) se estimó a partir de secciones transversales observando la hoja desde su zona marginal hasta su zona central, cuando el número de estratos no fue homogéneo a lo ancho de la hoja, se reportó el número de estratos más común.

La distribución de los estratos celulares de la hipodermis adaxial (carácter 37) se estimó en secciones transversales considerando si existió una continuidad entre las células que conforman la hipodermis. La forma (carácter 38), así como el tamaño de las células hipodérmicas, largo y ancho (caracteres 39 y 40) se estimó a partir de preparaciones de secciones transparentadas de hojas, mientras que el tipo de pared (carácter 41) y grosor de la misma (carácter 42) se midió a partir de secciones transversales.

Las hojas de las especies estudiadas tienen mesofilos variados; así, las hay con mesofilos con parénquima en empalizada, con parénquima esponjoso o bien con ambos. En el último caso, la proporción entre el parénquima en empalizada y el esponjoso también es muy variable. Para saber la proporción de cada tipo de parénquima presente en el mesofilo, se eligió al azar una región dada del mesofilo y se midió su ancho, el cual fue adoptado como el 100%; en el mismo nivel se midió parénquima en empalizada (carácter 43) calculando así su proporción. El grosor del mesofilo varía desde la zona marginal hasta la zona central de la hoja, la cual muchas veces no suele ser la más ancha. Para conocer el ancho del mesofilo de la hoja se midió: el grosor mínimo a nivel de la zona marginal, justo en el punto en que se observa lo que sería el primer haz vascular y el grosor máximo como la zona más ancha de la hoja. La media aritmética del grosor del mesofilo (carácter 44) es el único valor considerado en el análisis.

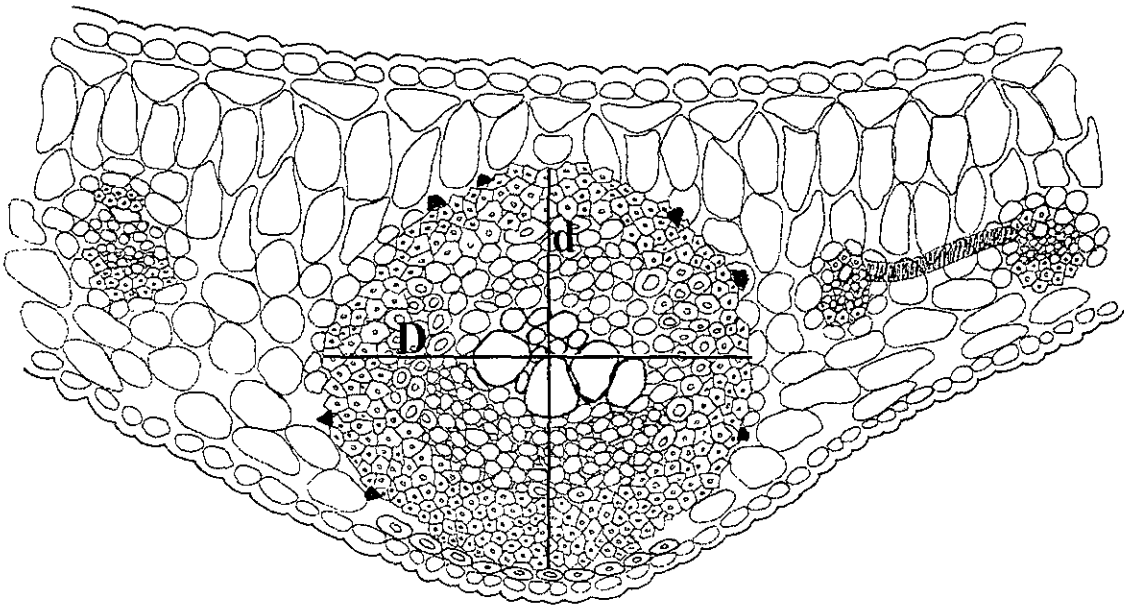
Con el propósito de verificar la presencia o ausencia de las células con engrosamiento secundarios (carácter 45), estas se registraron tanto en secciones transversales de la hoja en ambas regiones, como en hojas transparentadas. El largo y ancho de las células con engrosamientos secundarios (caracteres 46 y 47), el tipo de engrosamiento (carácter 49), así como el grosor de la pared de los engrosamientos (carácter 50), se estimó en secciones transversales. Ésto fue posible ya que las células presentan su eje mayor en posición perpendicular al eje longitudinal de la hoja. La abundancia de estas células (carácter 48) se estimó contando el número de ellas en 1 mm lineal.

Las células buliformes son aquellas células que pueden estar subyacentes a la epidermis adaxial, abaxial o ambas y en general están ubicadas en la región central adaxial o a veces marginal abaxial de la hoja; se caracterizan por tener pared celular delgada, sin contenidos celulares por lo que se observan translúcidas y en general son alargadas en dirección perpendicular a la epidermis. Éste concepto de célula buliforme fue adoptado de la definición de Esau (1972). La posición de las células buliformes (carácter 51), el número de estratos de las mismas

(carácter 52), así como su tamaño (caracteres 53 y 54) se tomaron a partir de secciones transversales.

La posición de los haces vasculares (carácter 55) y distribución de los mismos (carácter 56) se tomaron a partir de secciones transversales. El número total de haces vasculares (carácter 57), así como el número de estratos (carácter 58) se obtuvo contando todos y cada uno de los haces vasculares incluidos a lo ancho de la hoja, de margen a margen. Para tener una estimación del tamaño de los mismos en cada hoja (vistas en sección transversal) se asumió que éstos conforman una elipse. Para el cálculo del área de dichos haces se adoptó la fórmula que determina el área de una elipse donde:  $\text{área} = 3.1416/4 \times (D \times d)$  siendo "D" el diámetro mayor y "d" el diámetro menor de la elipse (Fig. 3).

De esta manera  $3.1416/4$  nos da una constante que es  $= 0.785$ . Así tomando los diámetros ("D" y "d") perpendiculares entre sí, de los haces vasculares y multiplicados con la constante anterior (0.785) nos da el área de los haces (Sandoval-Zapotitla, 1993). Se calculó el área de todos y cada uno de los haces de la hoja y son los valores del área mínima, máxima y la media aritmética (carácter 59). Los haces de fibras no vasculares son aquellos paquetes de fibras que no tienen una relación directa con el tejido vascular, es decir son independientes a éste, así definidos se registró su presencia o ausencia (carácter 60); así como su posición (carácter 61) a partir de secciones transversales. El número total de haces de fibras (carácter 62) y el número de estratos de los mismos (carácter 63) se estimó contando todos los haces de fibras y estratos presentes de margen a margen de la hoja.



**Figura 3.** Esquema que muestra el diámetro mayor (D) y el diámetro menor (d) de un haz vascular.

Al igual que en los haces vasculares, en cada haz de fibras no vasculares se midieron dos diámetros perpendiculares y se calculó su área. Para cada especie se obtuvo el área mínima, máxima y media aritmética (carácter 64). Para estimar el grosor de la pared de las fibras (carácter 65), se utilizaron secciones transversales midiendo una pared de lumen a lámina media.

La naturaleza celular de los estegmata fue reconocida por Mettenius en 1864 (citado por Moller y Rasmussen, 1984) quien los llamó "deckzellen". En este trabajo, la definición de estegmata que se ha adoptado es la que los considera como cuerpos de sílice de forma cónica o esférica, adyacentes al tejido esclerenquimatoso. En las Oncidiinae los cuerpos de sílice de los estegmata son cónicos por lo que sólo se registra su presencia o ausencia (carácter 66). Los oxalatos, cuando se acumulan, son variados dentro de una especie, por lo que en este caso se

registró su tipo (carácter 67), también es posible encontrar otros contenidos registrando así su presencia o ausencia (carácter 68). La presencia de gránulos de almidón fue detectada de acuerdo a Stern *et al.* (1994) como gránulos que están representados por una imagen en forma de cruz cuando son vistos bajo luz polarizada; este tipo de grano de almidón fue llamado "cruciforme". Este mismo término se aplicó al describir su presencia en los taxa estudiados.

Se registró el número de haces vasculares de la zona central (carácter 69). Para conocer el tamaño del haz vascular central, se midió su diámetro menor (d) y su diámetro mayor (D) y con estos datos se estimó su área (carácter 70). Para reflejar la diferente proporción que ocupa el haz vascular central mayor en la zona central de la hoja, se consideró solo el diámetro mayor (D) del haz vascular central más prominente, así como el grosor de la zona central (G) cuando existían varios haces en esta zona. A partir de estos dos parámetros (D y G) y considerando el grosor de esta zona como el 100%, se calculó la proporción que ocupa el haz vascular central en dicha zona central (carácter 71). A partir de secciones transversales y a nivel de la zona central se registró la presencia o ausencia de una proyección en su región abaxial la cual se denominó "quilla" (carácter 72).

Los mismos criterios y procedimientos aplicados en el registro de los parámetros cualitativos y cuantitativos de la parte media de la hoja se aplicaron a los parámetros cualitativos (caracteres 73- 75, 79, 86 y 90-92) y cuantitativos (caracteres 76-78, 80-85 y 87-89) obtenidos en la parte basal de la misma.

#### D. DESCRIPCIÓN ANATÓMICA DEL CLADO *LOPHIARIS* Y ESPECIES DE GÉNEROS RELACIONADOS.

La descripción anatómica se realizó a partir de la observación de las distintas secciones procesadas para la hoja. Ésta integra la información obtenida de los caracteres cualitativos y cuantitativos que reflejan la organización de los tejidos dérmico, vascular y fundamental de la hoja

Se presenta la descripción anatómica de la parte media y basal de las hojas de las especies estudiadas del clado *Lophiaris* (*sensu* Chase y Palmer, 1992) y de las especies de géneros relacionados a él. Para la descripción del clado *Lophiaris* se incluyeron las especies: *Oncidium ampliatum*, *O. ascendens*, *O. bicallosum*, *O. cavendishianum*, *O. cebolleta*, *O. flavovirens*, *O. luridum*, *O. microchilum*, *O. pulvinatum*, *O. splendidum*, *O. stramineum*, *Palumbina candida*, *Psychopsis papilio*, *Rossioglossum grande*, *Trichocentrum albiflorum* y *T. hoegei*. Las especies descritas de los géneros relacionados fueron: *Cuitaluzina pendula*, *Osmoglossum dubium*, *Trichopilia tortilis* y *Maxillaria cucullata*.

En *O. ascendens* y *O. cebolleta*, las hojas son rollizas o teretes, en estas hojas la epidermis adaxial está reducida al mínimo, por esta razón en la descripción sus datos no se consideraron. Los valores numéricos que se mencionan corresponden a los valores mínimos y máximos globales para cada carácter.

#### E. ANÁLISIS NUMÉRICO.

##### 1. Análisis Estadístico.

La estadística es una ciencia que permite resumir, analizar y evaluar de manera objetiva el comportamiento de los datos numéricos derivados de un fenómeno natural, en base a la repetición de eventos.

##### 1.1. Descriptiva

La estadística descriptiva tiene como propósito el resumir los datos numéricos de tal forma que se pueda describir de manera concisa y exacta las propiedades y distribución de frecuencias observadas de las variables cuantitativas en estudio. Las cantidades que componen tal resumen pueden ser llamadas estadísticos descriptivos. Dos clases de estadísticos descriptivos son: los centrales, de localización o valor típico de la distribución y los de dispersión. Los estadísticos centrales señalan la posición de una muestra de dimensión dada, por lo tanto debe

poseer un valor representativo para la masa de observaciones. Por su lado, los estadísticos de dispersión son medidas cuantitativas que describen la forma y tipo de una distribución de frecuencias, distribución que puede ser simétrica o asimétrica (Sokal y Rohlf, 1969).

Para los 48 caracteres cuantitativos analizados se obtuvo la media aritmética como parámetro de la estadística descriptiva. Sólo en los caracteres definidos a partir de un análisis fenético como los más importantes, se estimó, además de la media aritmética, su desviación estándar, mínimo y máximo.

## 1.2. Inferencial

### 1.2.1. Estimación y pruebas de hipótesis.

En las muestras de las dos especies (*O. cavendishianum* GS-4707 y RJM-964 y *O. microchilum* MAS-s/n y EH-4286), así como para comparar la muestra de *Osmoglossum dubium* y la muestra de *Palumbina candida*, se hizo la prueba de "T" para conocer si existen diferencias significativas entre ellas. Se asignó un intervalo de confianza del 95% y un valor alfa = 0.05.

### 1.2.2. Análisis de correlación.

Se aplicó un análisis de correlación entre todos los caracteres cuantitativos y cualitativos, con el propósito de conocer el coeficiente de asociación positiva o negativa, que existe entre ellos, los resultados de este análisis se presentan en el Cuadro 5.

Todas estas pruebas se realizaron en el programa STATGRAPHICS versión 5.0.

## 2. Análisis fenético.

La taxonomía fenética es un método de clasificación que define la asociación o agrupación entre los organismos en base a su similitud o su semejanza fenotípica (Sneath y Sokal, 1973). Un aspecto importante de este enfoque es, que la clasificación se construye en base al uso global de caracteres de los organismos donde los caracteres son convertidos en una clasificación jerárquica (Sokal, 1986). Este método sostiene los siguientes principios: 1. las clasificaciones deben estar basadas en el mayor número de caracteres posibles; 2. al principio del análisis todos los caracteres utilizados generalmente tienen el mismo peso e importancia en la formación de los grupos; 3. la similitud global entre dos taxa es la suma de la similitud en cada uno de los caracteres utilizados en la clasificación; 4. los grupos de taxa a formarse se reconocen por una correlación de caracteres diferentes; 5. las agrupaciones deben basarse en forma exclusiva en la similitud fenética; 6. el número de taxa establecido en cualquier categoría es arbitrario, aunque debe ser coherente con los resultados obtenidos.

Para la fenética es imposible llevar a cabo clasificaciones que expresen la filogenia o sean consecuentes con ella, por el desconocimiento de detalles suficientes acerca de la historia evolutiva de la mayoría de los organismos; sin embargo, considera válido el estudio de su filogenia una vez efectuada la clasificación del grupo (Crisci y López-Armengol, 1983).

Con el propósito de evaluar las similitudes anatómicas entre los taxa se emplearon dos métodos numéricos complementarios: análisis de conglomerados y métodos de ordenación. Para dichos análisis se empleó el paquete "Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System" (NTSYS-PC), versión 1.80 (Rohlf, 1993).

Se construyó una matriz básica de datos (MBD) (Apéndice II) con 92 caracteres x 22 Unidades Taxonómicas Operativas (UTO). Las UTOs incluyeron 20 especies (dos de las UTOs pertenecen a las repeticiones de *Oncidium cavendishianum* y *O. microchilum*).

La MBD fue estandarizada en dirección de las hileras usando el algoritmo de transformación lineal con  $\bar{Y}$  como opción de substracción y Std como opción de división porque las variables consideradas incluyen diferentes escalas.

## 2.1. Análisis de conglomerados.

Esta técnica permite reconocer el agrupamiento jerárquico de las especies en estudio en base en sus similitudes. Para conocer el agrupamiento primero se calculó el coeficiente de similitud, este fue calculado por dos métodos: el Coeficiente de Distancia Taxonómica Promedio (DIS) y el Coeficiente de Correlación Momento-Producto de Pearson (CORR) (Sneath y Sokal, 1973), ambos métodos se emplean para datos mixtos en los cuales predominan los caracteres multiestado como es el caso del presente estudio (74% de los caracteres son multiestado). Las matrices obtenidas indican la disimilitud o similitud (correlación ó asociación) respectivas entre cada par de especies a partir de sus variables. En ambos casos el análisis fue por el modo Q (dirección columnas) el cual permite conocer las relaciones entre UTOs a través del análisis de sus caracteres. En el Apéndice III se presentan las matrices de disimilitud y similitud de la aplicación de los coeficientes de distancia y correlación, respectivas.

Aún cuando estas matrices reflejan la similitud entre pares de UTOs, éstas no expresan relaciones entre todas las UTOs. El análisis de agrupamiento es una de las técnicas que resumen la información de la matriz de similitud y forma grupos de UTOs que se asocian por su grado de similitud con el fin de permitir el reconocimiento de las relaciones entre la totalidad de las UTOs.

En este estudio y a partir de las matrices de similitud, se realizó un análisis de conglomerados, según el método Secuencial, Aglomerativo, Jerárquico y Anidado (SAHN), empleando la técnica del ligamiento promedio de La Media Aritmética no Ponderada (UPGMA). En cada caso se graficó el fenograma resultante.

Para cada caso se calculó el Coeficiente de Correlación Cofenética el cual permite conocer la medida de distorsión que se tiene al realizar una representación bidimensional a través del fenograma de la matriz de similitud, es decir, para medir el grado en que el fenograma representa los valores de la matriz de similitud. Esta técnica construye una nueva matriz de similitud a partir de los valores del fenograma y se la denomina "matriz cofenética" la cual es una representación del fenograma. Para cada fenograma se construyó su matriz cofenética a partir del programa Cophenetic Values incluido en NTSYS. Las dos matrices de similitud (distancia y correlación) se compararon con las correspondientes matrices cofenéticas a través del programa Matrix Comparison. La comparación de ambas matrices da un valor conocido como índice de correlación cofenética "r". Los valores correspondientes se reportan junto con su fenograma respectivo (Figs. 4 y 5). Una alta correlación indica una baja distorsión. Se ha demostrado que los valores superiores a 0.8 indican una buena representación de la matriz de similitud por parte del fenograma (Sneath y Sokal, 1973).

## 2.2. Método de ordenación.- Análisis de componentes principales.

Este método es un conjunto de técnicas estadísticas útiles para el análisis de patrones de asociación entre múltiples variables. Los métodos de ordenación representan el agrupamiento de los UTOs, en función de los caracteres que diferencian a los grupos, los cuales se presentan en un espacio simplificado sin realizar un agrupamiento jerárquico. Sus aplicaciones en taxonomía son: 1) resumir la matriz básica de datos mediante una visión gráfica de los patrones de variación a partir de las variables originales y 2) describir los patrones de correlación entre caracteres y agrupar las UTOs en función de los patrones de variación de dichos caracteres.

Una de las técnicas de ordenación más empleadas es la del Análisis de Componentes Principales (ACP) en la cual a partir de un modelo lineal, es posible resumir datos cuantitativos en una gráfica que explica la varianza. Así mismo, ordena en forma jerárquica las variables y refiere los datos originales a un nuevo conjunto de ejes ortogonales. La posición relativa de los puntos en el nuevo espacio de caracteres es una aproximación de las posiciones relativas de las UTOs en el espacio de caracteres originales. El número de dichos componentes depende del número de caracteres originales. (Crisci y López-Armengol, 1983).

Se realizó un ACP con la matriz estandarizada, se obtuvo el coeficiente de correlación por medio del programa SIMINT-INTERVAL, en dirección de las hileras, lo que permite describir las relaciones entre caracteres. A la matriz de correlación resultante se le hizo un ACP. A partir de las interrelaciones exhibidas por la matriz de correlación de caracteres y mediante transformaciones matemáticas (EIGEN) se estimaron las matrices de Valores y Vectores Característicos en tres dimensiones o tres primeros componentes principales. Se utilizó la raíz cuadrada de los Valores Característicos como coeficiente de la longitud de los Vectores Característicos.



La matriz eigenvalores da el porcentaje de variación que explica el modelo en cada uno de los componente principales. La matriz eigenvectores da el peso de cada carácter en cada uno de los componentes principales. La matriz eigenvectores fue multiplicada por la matriz estandarizada para proyectar las especies en el espacio de los caracteres (programa PROJECTION).

Con el programa MATRIX PLOT se graficó la proyección de las UTOs en el espacio de los caracteres en el primero y segundo componentes así como en el primero y tercero componentes; con el MOD 3D se graficó la proyección tridimensional a partir de los tres primeros componentes.

### 3. Análisis de varianza.

El análisis de varianza es un método estadístico que examina la variación dentro de todo el conjunto de datos. Se realizó un análisis de varianza sólo con los diez datos obtenidos para cada uno de los caracteres cuantitativos mas importantes obtenidos a partir del Análisis de Componentes Principales, para las 20 especies y sus repeticiones en *O. cavendishianum* y *O. microchilum*. Con estos mismos datos se realizó un análisis de comparación múltiple de medias a partir del cual se conocieron las diferencias significativas entre pares de especies para estos caracteres.

Todas estas pruebas se realizáron en el programa STATGRAPHICS versión 5.0.

## F. DESCRIPCIÓN ANATÓMICA DE LOS GRUPOS Y SUBGRUPOS RESULTANTES.

Con base en los resultados de los análisis numéricos, las especies estudiadas se ordenaron en cinco subgrupos (Cuadro 8). Se presenta la descripción anatómica para cada uno de los subgrupos. La descripción por subgrupo incluye el nombre de los taxa, el tipo de hoja y la descripción anatómica de la parte media y basal de la misma, los valores numéricos que se mencionan corresponden a los valores mínimos y máximos globales, para cada carácter en cada grupo. En las figuras 9 a 38 se ilustran características relevantes para cada subgrupo.



## V. RESULTADOS.

### A. DESCRIPCIÓN ANATÓMICA DEL CLADO *LOPHIARIS* Y ESPECIES DE GÉNEROS RELACIONADOS.

Se presenta la descripción anatómica de la parte media y basal de las hojas de las especies estudiadas del clado *Lophiaris* (*sensu* Chase y Palmer, 1992). Para representar a este clado se incluyeron las especies: *Oncidium ampliatum*, *O. ascendens*, *O. bicallosum*, *O. cavendishianum*, *O. cebolleta*, *O. flavovirens*, *O. luridum*, *O. microchilum*, *O. pulvinatum*, *O. splendidum*, *O. stramineum*, *Palumbina candida*, *Psychopsis papilio*, *Rossioglossum grande*, *Trichocentrum albiflorum* y *T. hoegei*. Como especies de géneros relacionados se presenta la descripción de: *Cuitlauzina pendula*, *Osmoglossum dubium*, *Trichopilia tortilis* y *Maxillaria cucullata*.

Los valores numéricos que se mencionan, corresponden a los valores mínimos y máximos globales para cada carácter. En *O. ascendens* y *O. cebolleta*, las hojas son rollizas, en estas hojas la epidermis adaxial está reducida, por esta razón sus datos no se consideraron en la descripción.

#### 1. Clado *Lophiaris*

En este clado las especies se caracterizan por tener hojas conduplicadas o rollizas, ambas suculentas, son conocidas como “orejas de burro” y “cola de rata” respectivamente.

#### Parte media de la hoja:

**Epidermis adaxial** vista superficial: tricomas generalmente presentes, excepto en *O. ampliatum*, *O. ascendens*, *O. bicallosum*, *O. luridum* y *Palumbina candida*; papilas generalmente presentes, micropapilas cuticulares en *O. bicallosum*, *O. cavendishianum*, *O. luridum*, *O. pulvinatum*, *Trichocentrum albiflorum*, *T. hoegei* y *Rossioglossum grande*, macropapilas cuticulares en *O. microchilum*, *O. splendidum* y *O. stramineum*, macropapilas epidérmicas en *O. flavovirens* y *Psychopsis papilio*. Micropapilas de 5 a 9  $\mu\text{m}$  de longitud, macropapilas cuticulares de 10 a 34  $\mu\text{m}$  y macropapilas epidérmicas de 18 a 24  $\mu\text{m}$  de longitud; de 2 a 13 micropapilas o una macropapila por célula epidérmica. Células epidérmicas generalmente distribuidas en claras hileras paralelas al eje longitudinal de la hoja, *O. cavendishianum*, *O. splendidum*, *Trichocentrum albiflorum* y *T. hoegei* con células distribuidas en forma alterna; en general las células tienen forma poligonal, cuadrada-rectangular como en *O. ampliatum* y *Palumbina candida* o rectangular como en *O. flavovirens*; de 51 a 150  $\mu\text{m}$  de largo por 26 a 81  $\mu\text{m}$  de ancho; células generalmente con rebordes angulares, *O. ampliatum* y *Palumbina candida* con rebordes curvados; paredes anticlinales de 3 a 13  $\mu\text{m}$  de grosor; patrón cross-Nicol generalmente ausente, presente en *O. flavovirens*, *O. microchilum*, *O. splendidum*, *O. stramineum*, *P. papilio* y *Trichocentrum*.

Vista transversal: cutícula de 3 a 18  $\mu\text{m}$  de grosor. La forma de las células es variada; en *O. ampliatum*, *O. cavendishianum*, *O. luridum* y *Trichocentrum* las células son obloides, en *O. bicallosum* y *O. microchilum* son en forma de clavija y obloides, en *O. pulvinatum*, *O. splendidum* y *O. stramineum* son en forma de clavija y en forma de domo, en *Palumbina candida* y *Rossioglossum grande* son obloides y en forma de domo, en una muestra de *O. cavendishianum* son cuadradas y obloides, en *O. flavovirens* son cónicas y obloides, en *O. pulvinatum* son deltoides; paredes periclinales externas generalmente engrosadas excepto en *O. splendidum*, las periclinales internas generalmente delgadas excepto en *O. ampliatum* y *O. flavovirens*, y las anticlinales en general delgadas excepto en *O. ampliatum*, *O. flavovirens* y *P. papilio*.

**Epidermis abaxial** vista superficial: tricomas ausentes; papilas generalmente presentes, únicamente en la epidermis abaxial en *O. ampliatum*, *O. ascendens* y *O. cebolleta*. Micropapilas cuticulares en *O. ampliatum*, *O. bicallosum*, *O. cavendishianum*, *O. luridum*, *O. pulvinatum*, *Trichocentrum albiflorum*, *T. hoegei* y *Rossioglossum grande*, macropapilas cuticulares en *O. microchilum*, *O. splendidum* y *O. stramineum*, macropapilas epidérmicas en

*O. ascendens*, *O. cebolleta*, *O. flavovirens* y *P. papilio*. Micropapilas de 5 a 9  $\mu\text{m}$  de longitud, macropapilas cuticulares de 10 a 34  $\mu\text{m}$  y macropapilas epidérmicas de 10 a 24  $\mu\text{m}$  de longitud; de 1 a 13 micropapilas o una macropapila por célula epidérmica. Células epidérmicas generalmente distribuidas en claras hileras paralelas al eje longitudinal de la hoja, excepto en *O. bicallosum*, *O. cavendishianum*, *P. papilio*, *Trichocentrum* y *R. grande* con células distribuidas en forma alterna; en general las células tienen forma poligonal, cuadrada-rectangular como en *O. cebolleta*, *O. microchilum* y *P. candida* o rectangular como en *O. ascendens*, y *O. pulvinatum*; de 50 a 100  $\mu\text{m}$  de largo por 18 a 72  $\mu\text{m}$  de ancho; células generalmente con rebordes angulares, *O. pulvinatum* y *P. candida* con rebordes curvados; paredes anticlinales de 3 a 8  $\mu\text{m}$  de grosor; patrón cross-Nicol generalmente presente, ausente en *O. ampliatum*, *O. ascendens*, *O. bicallosum*, *O. luridum*, *O. pulvinatum*, *T. hoegei*, *P. candida* y *R. grande*.

Vista transversal: Cutícula de 1 a 20  $\mu\text{m}$  de grosor. La forma de las células es variada, en *O. ampliatum*, *O. cavendishianum*, *O. luridum* y *Trichocentrum* las células son obloides, en *O. bicallosum* y *O. microchilum* y *O. stramineum* son en forma de clavija y obloides, en *O. cebolleta*, *O. pulvinatum* y *O. splendidum* son en forma de clavija y en forma de domo, en *O. ascendens* son piriformes o hexagonales, en una muestra de *O. cavendishianum* son cuadradas y obloides, en *O. flavovirens* son cónicas y obloides, en *P. papilio* son deltoides; paredes periclinales externas generalmente engrosadas excepto en *O. splendidum*, las periclinales internas generalmente delgadas excepto en *O. ampliatum*, *O. flavovirens* y *P. candida*, las anticlinales en general delgadas excepto en *O. flavovirens*, *P. papilio* y *P. candida*.

**Estomas:** generalmente ubicados en ambas epidermis, en *O. ampliatum*, *O. ascendens*, *O. cebolleta*, *P. papilio*, *P. candida* y *R. grande* los estomas se encuentran únicamente en la epidermis abaxial; por lo general distribuidos en forma alterna o en hileras paralelas al eje longitudinal de la hoja como en *O. cebolleta*, *O. microchilum*, *O. stramineum* y *P. candida*; estomas de 21 a 57  $\mu\text{m}$  de largo; índice estomático de 3 a 11; la mayoría de las especies con estomas semihundidos con respecto al nivel de las células epidérmicas adyacentes, *O. ampliatum*, *O. luridum*, *T. hoegei*, *P. candida* y *R. grande* con estomas al nivel y *O. splendidum* con estomas hundidos; con 4 ó 5 células epidérmicas asociadas a las oclusivas, en apariencia dos células notoriamente distintas al resto de las células epidérmicas, consideradas como células subsidiarias; células adyacentes a las oclusivas generalmente sin papilas excepto en *P. papilio*; células oclusivas generalmente sin reborde cuticular interno excepto en *R. grande*; reborde cuticular externo siempre presente; collar cuticular generalmente presente, excepto en *O. ampliatum*, *O. ascendens*, *O. bicallosum*, *Trichocentrum*, *P. candida* y *R. grande*; células oclusivas sin estriaciones excepto en *R. grande*; cámara subestomática conspicua en *O. cavendishianum*, *O. luridum*, *O. microchilum*, *O. splendidum*, *O. stramineum*, *P. papilio* y *R. grande*, inconspicua en *O. ampliatum*, *O. ascendens*, *O. bicallosum*, *O. cebolleta*, *O. flavovirens*, *O. pulvinatum*, *P. candida* y *Trichocentrum*.

**Hipodermis adaxial:** comúnmente ausente, presente en *O. ampliatum* y *P. candida*; un estrato celular en ambas especies, continuo en *O. ampliatum* y discontinuo en *P. candida*, con células de forma rectangular y con su eje longitudinal paralelo a la superficie en ambas especies; 115  $\mu\text{m}$  de largo por 74  $\mu\text{m}$  de ancho en *O. ampliatum* y 57  $\mu\text{m}$  de largo por 36  $\mu\text{m}$  de ancho en *P. candida*; con pared de esclerénquima en ambas especies, ésta de 2.5  $\mu\text{m}$  de grosor en *P. candida* a 7.5  $\mu\text{m}$  de grosor en *O. ampliatum*.

**Mesofilo:** grosor mínimo del mesofilo de 125 a 12320  $\mu\text{m}$ , grosor máximo de 250 a 12846  $\mu\text{m}$ , grosor promedio de 188  $\mu\text{m}$  a 12583  $\mu\text{m}$ ; homogéneo y de tipo esponjoso en *O. ascendens*, *O. bicallosum*, *O. cebolleta*, *O. splendidum*, *O. stramineum*, *P. papilio*, *P. candida* y *R. grande*; heterogéneo, con parénquima en empalizada y parénquima esponjoso en *O. ampliatum*, *O. cavendishianum*, *O. flavovirens*, *O. luridum*, *O. microchilum*, *O. pulvinatum* y *Trichocentrum*. En estas especies el parénquima en empalizada ocupa una proporción de 19/100 a 63/100 del mesofilo; en las especies con mesofilo heterogéneo las células del parénquima en empalizada son obloides y perpendiculares a la superficie de la hoja y las células del parénquima esponjoso son elipsoides o isodiamétricas.

**Células con engrosamientos:** del tipo *Cystorchis* (Olatunji y Nengim, 1980) generalmente presentes en el mesofilo, excepto en *O. ampliatum*, *O. pulvinatum*, *P. papilio*, *P. candida* y *R. grande*; engrosamientos de la pared secundaria de 2.5 a 5  $\mu\text{m}$  de grosor; células de 75 a 339  $\mu\text{m}$  de largo por 64 a 190  $\mu\text{m}$  de ancho; se encuentran de

10 a 23 células con engrosamientos por mm; en general los engrosamientos son espiralados y/o reticulados, y sólo espiralados en *O. bicallosum*, *O. cavendishianum* y *Trichocentrum*.

**Células buliformes:** generalmente ausentes excepto en *O. ampliatum*, *O. pulvinatum*, *P. papilio*, *P. candida* y *R. grande*; cuando presentes ubicadas en el extremo adaxial de la vena central; de 1 a 4 estratos celulares; células de forma oboide y con su eje longitudinal perpendicular a la epidermis, de 48 a 355  $\mu\text{m}$  de largo por 25 a 85  $\mu\text{m}$  de ancho.

**Tejido vascular:** haces vasculares de tipo colateral; generalmente con tres clases de tamaños de haces, en *O. cebolleta*, *O. luridum* y *R. grande* con cuatro clases de tamaños y *O. cavendishianum* con dos clases de tamaños; los haces más pequeños comunmente sin una vaina de esclerénquima en el polo del xilema, excepto en *P. candida*, en el polo del floema esta vaina con 1 a 4 estratos celulares; haces de tamaños intermedios con vaina de esclerénquima ausente o presente y con 1 a 4 estratos en el polo del xilema y 1 a 6 estratos celulares en el polo del floema; haces de mayor tamaño generalmente con una vaina de esclerénquima de 2 a 5 estratos en el polo del xilema, excepto en *O. splendidum* y con 2 a 9 estratos celulares en el polo del floema.

Haces vasculares generalmente en posición media del mesofilo, *O. ampliatum*, *O. splendidum* y *P. papilio* en posición adaxial media, *O. cavendishianum* y *O. microchilum* en posición media abaxial; la distribución de los haces vasculares generalmente es paralela, alterna en *O. ascendens*, *O. bicallosum*, *O. cebolleta*, *O. luridum*, *O. splendidum* y *O. stramineum*, paralelos y opuestos en *O. cavendishianum*; el número total de haces vasculares es de 25 a 211 haces; haces arreglados en 1 ó 6 estratos; el área mínima de los haces vasculares de 1963 a 18840  $\mu\text{m}^2$ , el área máxima de 13738 a 408200  $\mu\text{m}^2$  y el promedio del área de los haces vasculares de 7106 a 213520  $\mu\text{m}^2$ .

**Xilema** con traqueidas como elementos de conducción, parénquima y fibras, *O. cebolleta*, *O. pulvinatum*, *O. splendidum*, *O. stramineum*, *P. papilio*, *Trichocentrum*, *P. candida* y *R. grande* sin fibras.

Puente de esclerénquima entre xilema y floema generalmente presente, ausente en *O. ampliatum*, *O. cavendishianum*, *O. cebolleta*, *O. flavovirens*, *O. luridum*, *T. albiflorum* y *R. grande*.

**Floema** como un sólo paquete, formado por células cribosas, células acompañantes y células parenquimáticas, estas últimas inconspicuas en *O. cebolleta*, *O. flavovirens*, *O. luridum* y *T. hoegei*.

El número de haces vasculares en la vena central o zona central generalmente es de 1 hasta 28, el área del haz vascular central mayor es de 5299 a 320673  $\mu\text{m}^2$ ; este haz vascular central representa una proporción de 4/100 a 76/100 de la zona central; zona central sin quilla excepto en *O. pulvinatum*.

**Haces de fibras no vasculares:** generalmente presentes, ausentes en *O. cavendishianum* y *Trichocentrum*; cuando presentes en posición abaxial en *O. ascendens*, *O. bicallosum*, *O. cebolleta*, *O. flavovirens* y *R. grande*; posición media abaxial en *O. ampliatum*, *O. luridum*, *O. microchilum* y *P. papilio*; posición adaxial, media y abaxial en *O. splendidum* y *P. candida*; posición adaxial y abaxial en *O. pulvinatum* y *O. stramineum*; el número total de haces es de 31 a 558; el número de estratos de haces de fibras es de 1 a 4; el área mínima de los haces de fibras es de 314 a 2355  $\mu\text{m}^2$ , el área máxima de 2159 a 32499  $\mu\text{m}^2$  y su promedio de 1276 a 16603  $\mu\text{m}^2$ ; el grosor de la pared de las fibras generalmente es de 2.5 a 5  $\mu\text{m}$ .

**Inclusiones celulares:** estegmatas con cuerpos de sílice cónicos generalmente presentes sobre las fibras de los haces vasculares y no vasculares excepto en *Trichocentrum*; oxalatos de calcio generalmente ausentes, presentes y en forma de rafidios en *O. ascendens*, *O. cebolleta*, *O. microchilum*, *P. candida*, *Trichocentrum* y *R. grande*; almidón presente en *O. ascendens*, *O. cavendishianum* y *Trichocentrum*; cristales esferoidales no determinados presentes en la epidermis adaxial de *O. ampliatum* y en las células del mesofilo de *P. candida*.

### Parte basal de la hoja:

**Hipodermis adaxial:** ausente, excepto en *R. grande*.

**Mesofilo:** generalmente con parénquima esponjoso, con ambos tipos de parénquimas en *O. microchilum*, *O. pulvinatum*, *O. splendidum* y *O. stramineum*, o con parénquima en empalizada en *P. papilio* y *Trichocentrum*; espacios aéreos generalmente ausentes, presentes en *O. ampliatus*, *O. cebolleta*, *P. candida* y *R. grande*.

**Células con engrosamientos:** comúnmente presentes, excepto en *O. ampliatus*, *O. pulvinatum*, *P. candida*, *P. papilio* y *R. grande*, cuando presentes con largo mínimo de 60 a 170  $\mu\text{m}$ , largo máximo de 150 a 450  $\mu\text{m}$  y largo promedio de 123 a 220  $\mu\text{m}$ ; ancho mínimo de 60 a 90  $\mu\text{m}$ , ancho máximo de 100 a 230  $\mu\text{m}$  y ancho promedio de 83 a 151  $\mu\text{m}$ ; los engrosamientos de 3 a 6  $\mu\text{m}$  de grosor.

**Tejido vascular:** haces vasculares colaterales, el total de haces es de 20 a 320, con 1 a 8 estratos; el área mínima de los haces de 1963 a 8478  $\mu\text{m}^2$ , el área máxima de 19134 a 885873  $\mu\text{m}^2$  y el área promedio de 12122  $\mu\text{m}^2$  a 445135  $\mu\text{m}^2$ . Generalmente con 1 a 8 haces vasculares centrales; el haz vascular central mayor con un área de 22451 a 894115  $\mu\text{m}^2$ , este haz vascular central ocupa una proporción de 5/100 a 70/100 de la zona central.

**Haces de fibras no vasculares:** generalmente presentes, ausentes en *Trichocentrum*, cuando presentes con un total de 4 a 430 haces, distribuidos generalmente en 1 a 5 estratos; el área mínima de los haces de 314 a 3847  $\mu\text{m}^2$ , la máxima de 2355 a 29359  $\mu\text{m}^2$  y la promedio de 1335 a 15465  $\mu\text{m}^2$ .

**Inclusiones celulares:** estegmatas con cuerpos de sílice cónicos presentes, oxalatos como rafidios generalmente ausentes, presentes en *O. cavendishianum*, *O. cebolleta*, *O. microchilum*, *P. candida*, *T. albiflorum* y *R. grande*; oxalatos en forma de arena en *O. microchilum*; almidón en *O. ascendens*; otros cristales esferoidales no determinados presentes en *P. candida*.

## 2. *Cuitlauzina pendula*.

Esta especie se caracteriza por tener hojas no suculentas de tipo conduplicado.

### Parte media de la hoja:

**Epidermis adaxial vista superficial:** tricomas presentes; papilas ausentes. Células epidérmicas distribuidas en claras hileras paralelas al eje longitudinal de la hoja; de forma cuadrada a rectangular; de 65  $\mu\text{m}$  de largo por 34  $\mu\text{m}$  de ancho; células con rebordes curvados; paredes anticlinales de 2.5  $\mu\text{m}$ ; patrón cross-Nicol ausente.

**Vista transversal:** cutícula de 19  $\mu\text{m}$  de grosor. Células de forma obloide; paredes periclinales y anticlinales engrosadas.

**Epidermis abaxial vista superficial:** tricomas ausentes; papilas ausentes. Células epidérmicas distribuidas en claras hileras paralelas al eje longitudinal de la hoja; de forma cuadrada a rectangular; de 28  $\mu\text{m}$  de largo por 20  $\mu\text{m}$  de ancho; células con rebordes curvados; paredes anticlinales de 2.5  $\mu\text{m}$ ; patrón cross-Nicol ausente.

**Vista transversal:** cutícula de 14  $\mu\text{m}$  de grosor. Células de forma obloide y de domo; paredes periclinales y anticlinales engrosadas.

**Estomas:** presentes únicamente en la epidermis abaxial; distribuidos en forma alterna; estomas semihundidos respecto a las células epidérmicas adyacentes, de 32  $\mu\text{m}$  de largo; índice estomático de 9; con 4 ó 5 células epidérmicas asociadas a las oclusivas, en apariencia dos células notoriamente distintas al resto de las células epidérmicas, consideradas como células subsidiarias; células adyacentes a las oclusivas sin papilas; células oclusivas sin estriaciones ni reborde cuticular interno, reborde cuticular externo presente; collar cuticular presente; cámara subestomática inconspicua.

**Hipodermis adaxial:** presente, con dos estratos celulares continuos, células de forma rectangular y con su eje longitudinal paralelo a la superficie, de 87  $\mu\text{m}$  de largo por 60  $\mu\text{m}$  de ancho; con pared celular de celulosa, de 5  $\mu\text{m}$  de grosor.

**Mesofilo:** el grosor mínimo del mesofilo es de 200  $\mu\text{m}$ , grosor máximo de 700  $\mu\text{m}$ , grosor promedio de 450  $\mu\text{m}$ ; mesofilo heterogéneo, con parénquima en empalizada y parénquima esponjoso, el parénquima en empalizada ocupa una proporción de 48/100 del mesofilo, las células del parénquima en empalizada son obloides y las del parénquima esponjoso son isodiamétricas.

**Células con engrosamientos:** ausentes.

**Células buliformes:** presentes, ubicadas en el extremo adaxial de la vena central; con cuatro estratos celulares; células de forma obloide y con su eje longitudinal perpendicular a la epidermis, de 88  $\mu\text{m}$  de largo por 55  $\mu\text{m}$  de ancho.

**Tejido vascular:** haces vasculares de tipo colateral; con tres clases de tamaños de haces; los haces más pequeños con una vaina de esclerénquima de cuatro estratos celulares en el polo del xilema y dos estratos celulares en el polo del floema; haces de tamaño intermedio con vaina de esclerénquima con cuatro estratos celulares en el polo del xilema y tres estratos celulares en el polo del floema; haces de mayor tamaño con vaina de esclerénquima de tres estratos celulares en el polo del xilema y tres estratos celulares en el polo del floema.

Haces vasculares en posición media del mesofilo y distribución paralela; con 53 haces vasculares arreglados en un estrato; el área mínima de los haces vasculares de 4396  $\mu\text{m}^2$ , el área máxima de 45059  $\mu\text{m}^2$  y el promedio del área de los haces vasculares de 17814  $\mu\text{m}^2$ .

Xilema con traqueidas como elementos de conducción y células parenquimáticas.

Puente de esclerénquima entre xilema y floema ausente.

Floema como un sólo paquete, formado por células cribosas, células acompañantes y células parenquimáticas.

Un sólo haz vascular en la zona central, el área de este haz de 42508  $\mu\text{m}^2$ ; el haz vascular central representa una proporción de 40/100 de la zona central; zona central sin quilla.

**Haces de fibras no vasculares:** presentes, en posición abaxial; con 102 haces en un sólo estrato; el área mínima de los haces es de 314  $\mu\text{m}^2$ , el área máxima de 2355  $\mu\text{m}^2$  y su promedio de 1335  $\mu\text{m}^2$ ; el grosor de la pared de las fibras es de 2.5  $\mu\text{m}$ .

**Inclusiones celulares:** estegmatas con cuerpos de sílice cónicos presentes sobre las fibras de los haces vasculares y no vasculares; oxalatos de calcio presentes y en forma de rafidios.

### Parte basal de la hoja:

**Hipodermis adaxial:** ausente.

**Mesofilo:** con parénquima esponjoso; espacios aéreos presentes.

**Células con engrosamientos:** ausentes.

**Tejido vascular:** haces vasculares colaterales, con 40 haces, distribuidos en dos estratos; el área mínima de los haces de 2551  $\mu\text{m}^2$ , el área máxima de 11775  $\mu\text{m}^2$  y el área promedio de 45988  $\mu\text{m}^2$ . Con dos haces vasculares centrales, el más grande con un área de 130624  $\mu\text{m}^2$ , este haz vascular central ocupa una proporción de 52/100 de la zona central.

**Haces de fibras no vasculares:** presentes, con un total de 161 haces distribuidos en dos estratos, el área mínima de los haces es de 491  $\mu\text{m}^2$ , el área máxima de 4396  $\mu\text{m}^2$  y el área promedio de 2444  $\mu\text{m}^2$ .

**Inclusiones celulares:** estegmatas con cuerpos de sílice cónicos presentes, oxalatos ausentes.

### 3. *Osmoglossum dubium*.

Esta especie se caracteriza por tener hojas no suculentas de tipo conduplicado.

#### Parte media de la hoja:

**Epidermis adaxial** vista superficial: tricomas presentes; papilas ausentes. Células epidérmicas distribuidas en claras hileras paralelas al eje longitudinal de la hoja; de forma cuadrada a rectangular; de 43  $\mu\text{m}$  de largo por 25  $\mu\text{m}$  de ancho; células con rebordes curvados; paredes anticlinales de 2.5  $\mu\text{m}$ ; patrón cross-Nicol ausente.

Vista transversal: cutícula de 5  $\mu\text{m}$  de grosor. Células de forma obloide; paredes periclinales y anticlinales engrosadas.

**Epidermis abaxial** vista superficial: tricomas ausentes; papilas ausentes. Células epidérmicas distribuidas en claras hileras paralelas al eje longitudinal de la hoja; de forma cuadrada a rectangular; de 46  $\mu\text{m}$  de largo por 14  $\mu\text{m}$  de ancho; células con rebordes curvados; paredes anticlinales de 2.5  $\mu\text{m}$ ; patrón cross-Nicol ausente.

Vista transversal: cutícula de 2.5  $\mu\text{m}$  de grosor. Células de forma obloide y de domo; paredes periclinales y anticlinales engrosadas.

**Estomas:** presentes únicamente en la epidermis abaxial; distribuidos en hileras paralelas; estomas a nivel de las células epidérmicas adyacentes, de 28  $\mu\text{m}$  de largo; índice estomático de 6; con cuatro células epidérmicas asociadas a las oclusivas, en apariencia dos células notoriamente distintas al resto de las células epidérmicas, consideradas como células subsidiarias; células adyacentes a las oclusivas sin papilas; células oclusivas con estriaciones y sin reborde cuticular interno, reborde cuticular externo presente; collar cuticular ausente; cámara subestomática inconspicua.

**Hipodermis adaxial:** presente, con un estrato celular discontinuo, células de forma rectangular y con su eje longitudinal paralelo a la superficie, de 55  $\mu\text{m}$  de largo por 34  $\mu\text{m}$  de ancho; con pared celular de esclerénquima, de 2.5  $\mu\text{m}$  de grosor.

**Mesofilo:** grosor mínimo del mesofilo de 195  $\mu\text{m}$ , grosor máximo de 380  $\mu\text{m}$ , grosor promedio de 288  $\mu\text{m}$ , mesofilo homogéneo y de tipo esponjoso, las células son isodiamétricas y obloides.

**Células con engrosamientos:** ausentes.

**Células buliformes:** presentes, ubicadas en el extremo adaxial de la vena central; con dos estratos celulares; células de forma obloide y con su eje longitudinal perpendicular a la epidermis, de 50  $\mu\text{m}$  de largo por 33  $\mu\text{m}$  de ancho.

**Tejido vascular:** haces vasculares de tipo colateral; con tres clases de tamaños de haces; los haces más pequeños con una vaina de esclerénquima de un estrato celular en el polo del xilema y dos estratos celulares en el polo del floema; haces de tamaño intermedio con vaina de esclerénquima de dos estratos celulares en el polo del xilema y tres estratos celulares en el polo del floema; haces de mayor tamaño con vaina de esclerénquima de tres estratos celulares en el polo del xilema y siete estratos celulares en el polo del floema.

Haces vasculares en posición media del mesofilo, con distribución paralela, con 47 haces vasculares arreglados en un estrato; el área mínima de los haces vasculares de 2591  $\mu\text{m}^2$ , el área máxima de 47198  $\mu\text{m}^2$  y el promedio del área de los haces vasculares de 24895  $\mu\text{m}^2$ .

Xilema con traqueidas como elementos de conducción y células parenquimáticas.

Puente de esclerénquima entre xilema y floema ausente.

**Floema** como un sólo paquete, formado por células cribosas y células acompañantes.

Un sólo haz vascular en la zona central, el área de este haz de  $13188 \mu\text{m}^2$ ; el haz vascular central representa una proporción de 60/100 de la zona central; zona central sin quilla.

**Haces de fibras no vasculares:** presentes, en posición adaxial y abaxial; con 150 haces en dos estratos celulares; el área mínima de los haces de  $236 \mu\text{m}^2$ , el área máxima de  $2551 \mu\text{m}^2$  y su promedio de  $1393 \mu\text{m}^2$ ; el grosor de la pared de las fibras es de  $2.5 \mu\text{m}$ .

**Inclusiones celulares:** estegmatas con cuerpos de sílice cónicos presentes sobre las fibras de los haces vasculares y no vasculares; oxalatos de calcio presentes y en forma de rafidios.

### Parte basal de la hoja:

**Hipodermis adaxial:** ausente.

**Mesofilo:** heterogéneo con parénquima en empalizada y parénquima esponjoso; espacios aéreos presentes.

**Células con engrosamientos:** ausentes.

**Tejido vascular:** haces vasculares colaterales, con 22 haces, distribuidos en un estrato celular; el área mínima de los haces de  $1766 \mu\text{m}^2$ , el área máxima de  $100166 \mu\text{m}^2$  y el área promedio de  $56415 \mu\text{m}^2$ . Con un haz vascular central, su área de  $65940 \mu\text{m}^2$ , este haz vascular central ocupa una proporción de 69/100 de la zona central.

**Haces de fibras no vasculares:** presentes, con un total de 112 haces distribuidos en dos estratos, el área mínima de los haces de  $236 \mu\text{m}^2$ , el área máxima de  $3297 \mu\text{m}^2$  y el área promedio de  $1767 \mu\text{m}^2$ .

**Inclusiones celulares:** estegmatas con cuerpos de sílice cónicos presentes, oxalatos presentes en forma de rafidios, presencia de cristales concéntricos no determinados en el mesofilo.

### 4. *Trichopilia tortilis*.

Esta especie se caracteriza por tener hojas suculentas de tipo conduplicado.

### Parte media de la hoja:

**Epidermis adaxial vista superficial:** tricomas presentes; papilas presentes como micropapilas cuticulares, de  $6 \mu\text{m}$  de largo, con 11 micropapilas por célula epidérmica. Células epidérmicas con distribución alterna; de forma pentagonal, de  $76 \mu\text{m}$  de largo por  $57 \mu\text{m}$  de ancho, células con rebordes angulares; paredes anticlinales de  $2.5 \mu\text{m}$ ; patrón cross-Nicol ausente.

**Vista transversal:** cutícula de  $4 \mu\text{m}$  de grosor. Células de forma obloide y en domo; pared periclinal externa engrosada, paredes periclinal interna y anticlinales delgadas.

**Epidermis abaxial vista superficial:** tricomas ausentes; papilas presentes como micropapilas cuticulares, de  $6 \mu\text{m}$  de largo, con 11 micropapilas por célula epidérmica. Células epidérmicas con distribución alterna; de forma pentagonal; de  $59 \mu\text{m}$  de largo por  $52 \mu\text{m}$  de ancho; células con rebordes angulares; paredes anticlinales de  $2.5 \mu\text{m}$ ; patrón cross-Nicol ausente.

**Vista transversal:** cutícula de  $3 \mu\text{m}$  de grosor. Células de forma obloide y en domo; pared periclinal externa engrosada, paredes periclinal interna y anticlinales delgadas.



**Estomas:** presentes en ambas epidermis; con distribución alterna; estomas a nivel de las células epidérmicas adyacentes, de 38  $\mu\text{m}$  de largo; índice estomático de 3; con 4 ó 5 células epidérmicas asociadas a las oclusivas, en apariencia dos células notoriamente distintas al resto de las células epidérmicas, consideradas como células subsidiarias; células adyacentes a las oclusivas sin papilas; células oclusivas sin estriaciones ni reborde cuticular interno, reborde cuticular externo presente; collar cuticular ausente; cámara subestomática conspicua.

**Hipodermis adaxial:** ausente.

**Mesofilo:** grosor mínimo del mesofilo de 880  $\mu\text{m}$ , grosor máximo de 2200  $\mu\text{m}$ , grosor promedio de 1540  $\mu\text{m}$ , mesofilo heterogéneo, con parénquima en empalizada y parénquima esponjoso, el parénquima en empalizada ocupa una proporción de 58/100 del mesofilo, las células del parénquima en empalizada son obloides y con su eje longitudinal perpendicular a la superficie, las células del parénquima esponjoso son isodiamétricas.

**Células con engrosamientos:** presentes, con una abundancia de 29 células por mm; de 198  $\mu\text{m}$  de largo por 121  $\mu\text{m}$  de ancho; los engrosamientos de 2.5  $\mu\text{m}$  de grosor.

**Células buliformes:** ausentes

**Tejido vascular:** haces vasculares de tipo colateral; con tres clases de tamaños de haces, los haces más pequeños sin una vaina de esclerénquima en el polo del xilema y una vaina de un estrato celular en el polo del floema; haces de tamaño intermedio con vaina de esclerénquima de un estrato celular en el polo del xilema y dos estratos celulares en el polo del floema; haces de mayor tamaño con vaina de esclerénquima de dos estratos celulares en el polo del xilema y dos estratos celulares en el polo del floema.

Haces vasculares en posición media del mesofilo y distribución paralela; con 25 haces vasculares arreglados en un estrato; el área mínima de los haces vasculares de 2355  $\mu\text{m}^2$ , el área máxima de 25513  $\mu\text{m}^2$  y el promedio del área de los haces vasculares de 14016  $\mu\text{m}^2$ .

Xilema con traqueidas como elementos de conducción y células parenquimáticas.

Puente de esclerénquima entre xilema y floema ausente.

Floema como un sólo paquete, formado por células cribosas y células acompañantes.

Un sólo haz vascular en la zona central, el área del haz de 20724  $\mu\text{m}^2$ ; el haz vascular central representa una proporción de 13/100 de la zona central; zona central sin quilla.

**Haces de fibras no vasculares:** ausentes.

**Inclusiones celulares:** estegmatas ausentes; oxalatos de calcio presentes y en forma de rafidios.

### **Parte basal de la hoja:**

**Hipodermis adaxial:** ausente.

**Mesofilo:** homogéneo y de tipo esponjoso; espacios aéreos ausentes.

**Células con engrosamientos:** presentes, células con largo mínimo de 100  $\mu\text{m}$ , largo máximo de 180  $\mu\text{m}$  y largo promedio de 134  $\mu\text{m}$ ; ancho mínimo de 70  $\mu\text{m}$ , ancho máximo de 130  $\mu\text{m}$  y ancho promedio de 96  $\mu\text{m}$ ; engrosamientos de 3  $\mu\text{m}$  de grosor.

**Tejido vascular:** haces vasculares colaterales, con 19 haces, distribuidos en un estrato celular; el área mínima de los haces de 2375  $\mu\text{m}^2$ , el área máxima de 19625  $\mu\text{m}^2$  y el área promedio de 15020  $\mu\text{m}^2$ . Con un haz vascular central, su área de 24492  $\mu\text{m}^2$ , este haz vascular central ocupa una proporción de 16/100 de la zona central.

**Haces de fibras no vasculares:** ausentes.

**Inclusiones celulares:** estegmatas ausentes, oxalatos presentes en forma de rafidios.

### 5. *Maxillaria cucullata*.

Esta especie se caracteriza por tener hojas no suculentas de tipo conduplicado.

#### Parte media de la hoja:

**Epidermis adaxial** vista superficial: tricomas ausentes; papilas ausentes. Células epidérmicas distribuidas en claras hileras paralelas al eje longitudinal de la hoja; de forma poligonal; de 58  $\mu\text{m}$  de largo por 35  $\mu\text{m}$  de ancho, células con rebordes angulares; paredes anticlinales de 5  $\mu\text{m}$ ; patrón cross-Nicol ausente.

Vista transversal: cutícula de 10  $\mu\text{m}$  de grosor. Células de forma rectangular; paredes periclinales y anticlinales engrosadas.

**Epidermis abaxial** vista superficial: tricomas ausentes; papilas ausentes. Células epidérmicas distribuidas en claras hileras paralelas al eje longitudinal de la hoja; de forma rectangular; de 57  $\mu\text{m}$  de largo por 29  $\mu\text{m}$  de ancho; células con rebordes curvados; paredes anticlinales de 4  $\mu\text{m}$ ; patrón cross-Nicol ausente.

Vista transversal: Cutícula de 8  $\mu\text{m}$  de grosor. Células de forma cuadrada y de clavija; paredes periclinales y anticlinales engrosadas.

**Estomas:** presentes únicamente en la epidermis abaxial; distribuidos en claras hileras paralelas al eje longitudinal de la hoja; estomas semihundidos respecto a las células epidérmicas adyacentes, de 40  $\mu\text{m}$  de largo; índice estomático de 7; con 4 ó 5 células epidérmicas asociadas a las oclusivas, en apariencia dos células notoriamente distintas al resto de las células epidérmicas, consideradas como células subsidiarias; células adyacentes a las oclusivas sin papilas; células oclusivas sin estriaciones ni reborde cuticular interno, reborde cuticular externo presente; collar cuticular presente; cámara subestomática conspicua.

**Hipodermis adaxial:** presente, con tres estratos celulares discontinuos, células de forma cuadrada a rectangular y con su eje longitudinal paralelo a la superficie, de 92  $\mu\text{m}$  de largo por 58  $\mu\text{m}$  de ancho; con pared celular de esclerénquima, de 6  $\mu\text{m}$  de grosor.

**Mesofilo:** grosor mínimo del mesofilo de 240  $\mu\text{m}$ , grosor máximo de 570  $\mu\text{m}$ , grosor promedio de 405  $\mu\text{m}$ , mesofilo homogéneo y de tipo esponjoso, células de forma isodiamétrica.

**Células con engrosamientos:** ausentes.

**Células buliformes:** presentes, con dos ubicaciones, en el extremo adaxial de la vena central y en el extremo abaxial marginal; en el primer caso son mas evidentes, con tres estratos celulares, con células de forma obloide y con su eje longitudinal perpendicular a la epidermis, de 118  $\mu\text{m}$  de largo por 48  $\mu\text{m}$  de ancho.

**Tejido vascular:** haces vasculares de tipo colateral, con tres clases de tamaños de haces; los haces más pequeños sin una vaina de esclerénquima en el polo del xilema y una vaina de un estrato celular en el polo del floema; haces de tamaño intermedio con vaina de esclerénquima con un estrato celular en el polo del xilema y dos estratos celulares en el polo del floema; haces de mayor tamaño con vaina de esclerénquima de dos estratos celulares en el polo del xilema y siete estratos celulares en el polo del floema.

Haces vasculares en posición media del mesofilo y distribución paralela; con 93 haces vasculares arreglados en un estrato; el área mínima de los haces vasculares de 3827  $\mu\text{m}^2$ , el área máxima de 64763  $\mu\text{m}^2$  y el promedio del área de los haces vasculares de 19832  $\mu\text{m}^2$ .

Xilema con traqueidas como elementos de conducción, células parenquimáticas y fibras.

Puente de esclerénquima entre xilema y floema presente.

Floema como un sólo paquete, formado por células cribosas y células acompañantes.

Un sólo haz vascular en la zona central, el área de este haz es de  $29830 \mu\text{m}^2$ ; el haz vascular central representa una proporción de 36/100 de la zona central; zona central sin quilla.

**Haces de fibras no vasculares:** presentes, en posición adaxial, media y abaxial; con 890 haces en cinco estratos; el área mínima de los haces de  $707 \mu\text{m}^2$ , el área máxima de  $3847 \mu\text{m}^2$  y su promedio de  $2277 \mu\text{m}^2$ ; el grosor de la pared de las fibras es de  $2.5 \mu\text{m}$ .

**Inclusiones celulares:** estegmatas con cuerpos de sílice cónicos presentes sobre las fibras de los haces vasculares y no vasculares; oxalatos de calcio presentes y en forma de rafidios.

### Parte basal de la hoja:

**Hipodermis adaxial:** ausente.

**Mesofilo:** con parénquima esponjoso; espacios aéreos presentes.

**Células con engrosamientos:** ausentes.

**Tejido vascular:** haces vasculares colaterales, con 90 haces, distribuidos en tres estratos; el área mínima de los haces de  $3062 \mu\text{m}^2$ , el área máxima de  $89588 \mu\text{m}^2$  y el área promedio de  $64076 \mu\text{m}^2$ . Con dos haces vasculares centrales, el haz vascular más grande con un área de  $101265 \mu\text{m}^2$ , este haz vascular central ocupa una proporción de 33/100 de la zona central.

**Haces de fibras no vasculares:** presentes, con un total de 198 haces distribuidos en cuatro estratos, el área mínima de los haces de  $314 \mu\text{m}^2$ , el área máxima de  $3768 \mu\text{m}^2$  y el área promedio de  $2041 \mu\text{m}^2$ .

**Inclusiones celulares:** estegmatas con cuerpos de sílice cónicos presentes, oxalatos presentes y en forma de rafidios

## B. ANÁLISIS NUMÉRICO.

### 1. ESTADÍSTICA BASICA.

#### 1.1. Descriptiva e Inferencial.

En el Apéndice I se presentan los valores de la media aritmética de los 48 caracteres cuantitativo analizados.

En la prueba de "T" aplicada a las dos muestras de *O. cavendishianum* y las dos de *O. microchilum* l hipótesis nula establecida fue que no hay diferencias significativas entre sus muestras. En *O. cavendishianum* el valor de "T" obtenido es igual a 0.18 a un nivel de significancia de 0.85; en *O. microchilum* el valor de "T" obtenido es igual a 1.07 a un nivel de significancia de 0.28. Por lo tanto en ambos casos la hipótesis nula no es rechazada, lo que indica que no hay diferencias significativas entre sus muestras respectivas, esto a un intervalo de confianza del 95%. En la prueba de "T" aplicada para la comparación entre la muestra de *O. dubium* y la muestra de *P. candida*, también la hipótesis nula indica que no hay diferencias significativas entre estas dos muestras. En este caso el valor de "T" obtenido es igual a -1.44 a un nivel de significancia de 0.15. Por lo tanto, no se rechaza hipótesis nula lo que indica que no hay diferencias significativas entre la muestra de *O. dubium* y la muestra de *P. candida*.

## 1.2. Análisis de correlación.

En el caso del análisis de correlación de todos los caracteres, los resultados que se obtuvieron son resumidos en el Cuadro 5. Los caracteres se arreglan en forma decreciente de mayor número de asociaciones a aquellos donde sólo tienen una asociación. En este cuadro únicamente se enlistan los caracteres con coeficientes de asociación mayores de 0.69. Para cada carácter se indica los caracteres con los cuales está correlacionado, así como el sentido de la asociación (positiva o negativa).

En este análisis se encontró que de un total de 92 caracteres (100%), 68 (74%), tienen correlación con al menos un carácter, mientras que 24 caracteres (26 %), tienen coeficientes de asociación menores de 0.69, es decir son caracteres que no tienen correlaciones estadísticamente significativas.

Es importante resaltar que los caracteres de las células con engrosamientos en el mesofilo presentan el mayor número de asociaciones con otros caracteres, mientras que aquellos solamente asociados significativamente con otro carácter son sólo 23 y ocho de ellos corresponden a caracteres del sistema dérmico de la hoja, seis a los haces de fibras no vasculares y otros seis a los haces vasculares. Dentro de los caracteres que tienen correlaciones importantes destacan en primer lugar los caracteres relacionados con las células con engrosamientos (45, 89, 46, 47, 48, 49, 50), cada uno de ellos tienen un alto coeficiente de asociación con más de diez caracteres. Además de correlacionarse entre sí, estos caracteres se correlacionan con caracteres de las células buliformes, el número de estratos de haces vasculares, la proporción de zona central que ocupa el haz vascular central tanto en la región media como basal de la hoja y la presencia de espacios aéreos en la región basal.

En segundo lugar se encuentran dos caracteres, por un lado la presencia y posición de las células buliformes (carácter 51) con un alto coeficiente de asociación en diez caracteres involucrados con las mismas células buliformes, la proporción de zona central que ocupa el haz vascular central tanto en la región media como basal de la hoja, la presencia de espacios aéreos en la región basal y de nuevo con caracteres relacionados con las células con engrosamientos de ambas regiones; por otro lado se encuentra la ubicación de los estomas (carácter 24) con un alto coeficiente de asociación en nueve caracteres relacionados con las células con engrosamientos de ambas regiones, la proporción de zona central que ocupa el haz vascular central tanto en la región media como basal de la hoja y la presencia de espacios aéreos en la región basal.

**Cuadro 5.** Correlación entre caracteres, con coeficientes de asociación mayores de 0.69 (p = positiva, n = negativa). Para el número del carácter ver el cuadro 4.

Carácter	Correlación en caracteres	Sentido de la asociación	Intervalo de coeficiente de asociación
Células con engrosamientos en mesofilo de la región media	46, 47, 48, 49, 50, 86, 87, 88, 89.	p	0.89 - 1.00
	51, 52, 53, 54, 71, 75, 85	n	0.70 - 0.94
Grosor de pared del engrosamiento en reg. basal	45, 46, 47, 48, 49, 50, 86, 87, 88.	p	0.73 - 0.94
	51, 52, 53, 54, 71, 85.	n	0.73 - 0.88
Largo de céls. c/engrosamientos en mesofilo de la región media	47, 48, 49, 50, 86, 87, 88, 89.	p	0.76 - 0.98
	51, 52, 53, 54, 71, 85.	n	0.71 - 0.85
Ancho de céls. c/engrosamientos en mesofilo de la región media	48, 49, 50, 86, 87, 88, 89.	p	0.78 - 0.96
	51, 52, 53, 54, 71, 85.	n	0.73 - 0.88
Abundancia de céls. c/engros. en mesofilo de la región media	49, 50, 86, 87, 88, 89.	p	0.69 - 0.89
	51, 52, 53, 54, 71, 85.	n	0.76 - 0.83
Tipo de engrosamiento en mesofilo de la región media	50, 58, 86, 87, 88, 89.	p	0.72 - 0.92
	51, 52, 53, 54, 71, 85.	n	0.69 - 0.83
Grosor de pared del engros. en mesofilo de la región media	86, 87, 88, 89.	p	0.88 - 0.92
	51, 52, 53, 54, 71, 85.	n	0.72 - 0.87

(Continuación)

Carácter	Correlación en caracteres	Sentido de la asociación	Intervalo de coeficiente de asociación
Posición de células buliformes en mesofilo de la región media	52, 53, 54, 71, 75, 85.	p	0.70 - 0.86
	86, 87, 88, 89.	n	0.88 - 0.94
Ubicación de estomas	45, 46, 47, 48, 50, 86.	p	0.71 - 0.76
	71, 75, 85.	n	0.70 - 0.82
Hipodermis adaxial	36, 37, 38, 39, 40, 41, 42.	p	0.89 - 0.97
		n	
No. de estratos de la hipodermis	37, 38, 39, 40, 41, 42, 51.	p	0.74 - 0.97
		n	
Forma de la hoja	44, 58.	p	0.72 - 0.73
	10, 12, 13, 14.	n	0.72 - 0.80
Distribución de células en hipodermis adaxial	38, 39, 40, 41, 42, 51.	p	0.71 - 0.96
		n	
Forma de células en la hipodermis adaxial	39, 40, 41, 42, 51, 62.	p	0.74 - 0.93
		n	
Número de estratos de células buliformes	53, 54	p	0.70 - 0.85
	86, 87, 88, 89.	n	0.81 - 0.86
Largo de células buliformes	54, 85.	p	0.71 - 0.95
	86, 87, 88, 89.	n	0.73 - 0.78
Ancho de células buliformes	71, 85.	p	0.76 - 0.81
	86, 87, 88, 89.	n	0.86 - 0.92
Haces de fibras no vasculares	61, 63, 65, 66, 79, 90.	p	0.72 - 0.86
		n	
Proporción de vena central en zona central	75, 85.	p	0.69 - 0.97
	86, 87, 88, 89.	n	0.83 - 0.89
Largo de células de hipodermis adaxial	40, 41, 42, 53, 54.	p	0.74 - 1.00
		n	
Ancho de células de hipodermis adaxial	41, 42, 53, 54.	p	0.74 - 0.99
		n	
Proporción de vena central en zona central de región basal	86, 87, 88, 89.	p	0.87 - 0.92
		n	
Grosor de pared celular en hipodermis adaxial	53, 54, 62.	p	0.70 - 0.80
		n	
Células c/engros. en región basal	87, 88, 89.	p	0.94 - 0.96
		n	
Largo de células de epidermis adaxial	13, 14.	p	0.75 - 0.90
		n	
Índice estomático abaxial en región media	53, 54.	p	0.68 - 0.73
		n	
Grosor de mesofilo en región media	58, 77.	p	0.75 - 0.85
		n	
No. total de haces vasculares en región media	76, 82	p	0.72 - 0.82
		n	

(Continuación)

Carácter	Correlación en caracteres	Sentido de la asociación	Intervalo de coeficiente de asociación
Área de haces de fibras no vasculares en región media	69, 82.	p n	0.75 - 0.88
Éstegmatas c/cuerpos de sílice cónicos en reg. media	79, 90.	p n	1.00
Área de haz vascular central en zona central de reg. media	76, 78.	p n	0.69 - 0.80
No. de haces vasculares en región basal	77, 83.	p n	0.84 - 0.87
No. de estratos de haces de fibras no vas. en reg. basal	63, 80.	p n	0.77 - 0.89
Largo de células con engrosamientos en región basal	88, 89.	0 n	0.87 - 0.98
Haces de fibras no vasculares en región basal	90	p n	1.00
Tipo de pared celular en hipodermis adaxial	42	p n	0.91
Ancho de células de epidermis adaxial	14	p n	0.90
Otros contenidos celulares en región media	92	p n	0.89
No. total de haces de fibras no vasculares en región basal	81	p n	0.89
Área de haces de fibras no vasculares región basal	64	p n	0.88
Ancho de células con engrosamientos en región basal	89	p n	0.86
Grosor de cutícula en epidermis adaxial	3	p n	0.86
Área de haces vasculares en región basal	84	p n	0.84
Ancho de células en la epidermis abaxial	21	p n	0.79
Posición de haces de fibras no vasculares en región media	65	p n	0.79
No. total de haces de fibras no vasculares en región media	63	p n	0.78
No. de estratos de haces de fibras no vas. en reg. media	81	p n	0.77
No. de estratos de haces vasculares en reg. media	77	p n	0.76
Patrón cross-Nicol en epidermis adaxial	23	p n	0.75

(Continuación)

Carácter	Correlación en caracteres	Sentido de la asociación	Intervalo de coeficiente de asociación
No. de haces vasculares en zona central de reg. media	70	p n	0.73
Tamaño de papila en región media	16	p n	0.71
Área de haces vasculares en región media	70	p n	0.71
No. de estratos de haces vasculares en reg. basal	83	p n	0.71
Micropapila cuticular en región media	9	p n	0.70
Largo de células en epidermis abaxial	20	p n	0.70
Distribución de haces vasculares en reg. media	83	p n	0.70
Espacios aéreos en región basal	86	p n	0.70

En tercer lugar se ubican los caracteres de la hipodermis (35, 36, 37, 38); forma de hoja (carácter 1); células buliformes (52, 53, 54); haces de fibras no vasculares (carácter 60) y la proporción de zona central que ocupa el haz vascular central en la región media de la hoja. Cada uno de ellos tienen un alto coeficiente de asociación con más de cinco caracteres.

Además de correlacionarse entre sí, estos caracteres se correlacionan con otros caracteres. Por ejemplo la forma de la hoja se correlaciona con caracteres de la epidermis adaxial (10, 12, 13, 14), el grosor del mesofilo (carácter 44) y el número de estratos de haces vasculares; la distribución de los estratos celulares en la hipodermis se correlaciona con la posición de las células buliformes; la forma de las células de la hipodermis además de correlacionarse con la posición de las células buliformes, se correlaciona con el número total de haces de fibras no vasculares; el número de capas de células buliformes (carácter 52) además de estar correlacionado con otros caracteres, también de las células buliformes (53, 54) tiene correlación con los caracteres de las células con engrosamientos de la región basal (86, 87, 88, 89); el mismo tipo de correlaciones se observa en el largo de las células buliformes (carácter 53); el ancho de las células buliformes además de correlacionarse con los caracteres de las células con engrosamientos de la región basal (86, 87, 88, 89), se correlaciona con la proporción de zona central que ocupa el haz vascular central en la región media y basal de la hoja (71, 85); los haces de fibras no vasculares (carácter 60) además de correlacionarse con otros caracteres de los mismos haces tanto de la región media como basal de la hoja, se correlacionan con los estegmatas de ambas regiones; finalmente la proporción de zona central que ocupa el haz vascular central en la región media (carácter 71), además de correlacionarse con la proporción de zona central que ocupa el haz vascular central en la región basal, se correlaciona con los caracteres de las células con engrosamientos de la región basal (86, 87, 88, 89) y con los espacios aéreos de la región basal (carácter 75).

En cuarto lugar se ubican los caracteres de la hipodermis (39, 40, 42); la proporción de zona central que ocupa el haz vascular central en la región basal (carácter 85); las células con engrosamientos de la región basal (carácter 86); el largo de las células de la epidermis adaxial (carácter 12); el índice estomático (carácter 27); el grosor del mesofilo (carácter 44); el número total de haces vasculares en la región media (carácter 57); el área de los haces de fibras no vasculares (carácter 64); los estegmata (carácter 66); el área del haz vascular central (carácter 70); el número total de haces vasculares en región basal (carácter 76) y el largo de las células con engrosamientos de la región basal (carácter 87). Cada uno de ellos tienen un alto coeficiente de asociación con más de dos caracteres. Dentro de este grupo los caracteres que resaltan son, por un lado, los relacionados con la hipodermis (39,

40) los cuales además de tener correlación con otros caracteres de la hipodermis (41, 42) tienen correlación con el largo y ancho de las células buliformes (53, 54); por el otro, la proporción de zona central que ocupa el haz vascular central en la región basal (carácter 85), que está correlacionado con caracteres de las células con engrosamientos de la región basal (86, 87, 88, 89). El resto de los caracteres dentro de este grupo sólo tienen correlación con dos caracteres más.

En quinto lugar se ubican 23 caracteres que tienen un alto coeficiente de asociación sólo con un carácter (Cuadro 5).

Los caracteres que no tienen correlaciones importantes son: tricomas (carácter 4), macropapila epidérmica (carácter 6), ubicación de papila (carácter 7), forma de células epidérmicas (11, 18), grosor de pared anticlinal en la epidermis (15, 22), distribución de células en la epidermis abaxial (carácter 17), caracteres de los estomas (25, 26, 28, 29, 30, 31, 32, 33, 34), proporción de parénquima en empalizada (carácter 43), posición de haces vasculares (carácter 55), tipo de oxalatos (67, 91), quilla en zona central (carácter 72), tipo de parénquima en región basal (carácter 73) e hipodermis en región basal (carácter 74).

El carácter identificado como diagnóstico para los grupos establecidos es el grosor del mesofio (carácter 44), este carácter está positivamente correlacionado con el número de estratos de haces vasculares en la región media y basal (58, 77).

## 2. ANÁLISIS FENÉTICO.

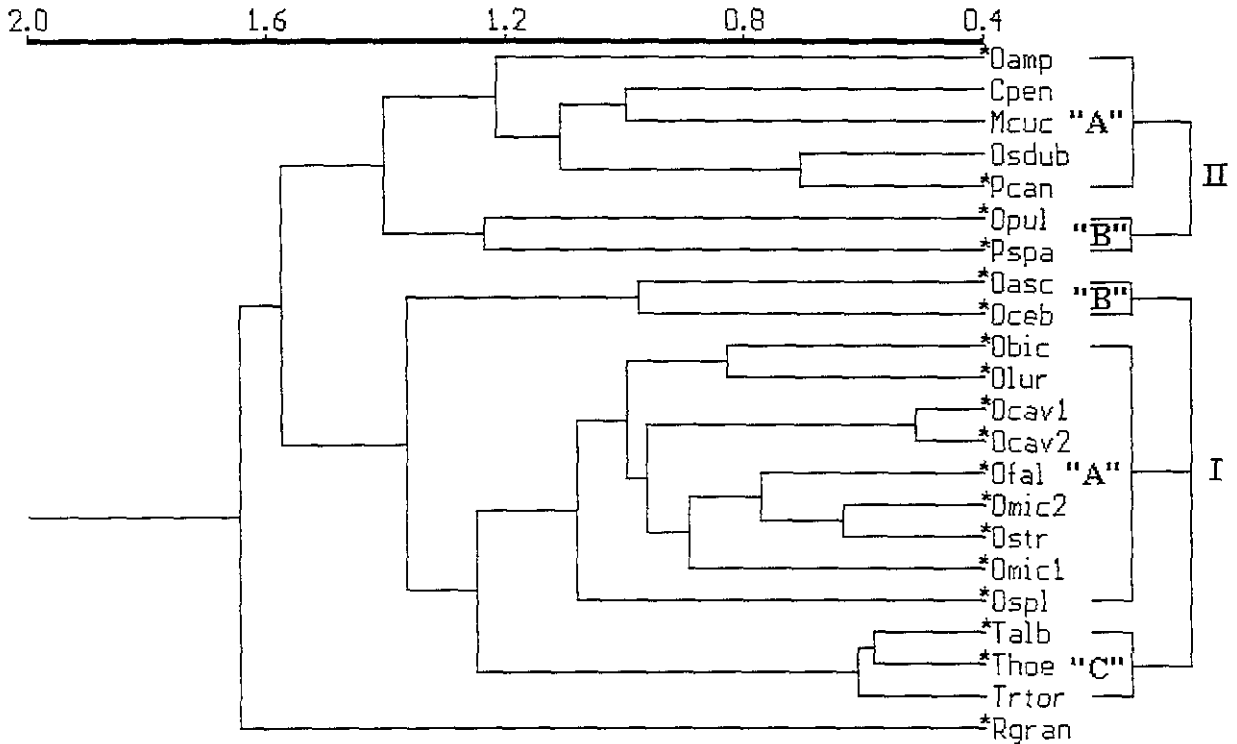
### 2.1. Análisis de conglomerados

En la figura 4 se presenta el fenograma obtenido en el análisis de conglomerados a partir de un coeficiente de Distancia Taxonómica Promedio, en el que se muestra la conformación de dos grandes conglomerados o grupos además de *Rosioglossum grande* en una posición externa a ellos. Estos dos grupos se encuentran relacionados a una distancia de 1.58 y unidos con *R. grande* a una distancia de 1.64.

El conglomerado mayor o grupo I se encuentra definido a una distancia de 1.37 e incluye las especies típicas del clado *Lophiariis*. Este grupo se divide en dos agrupaciones, la primera definida a una distancia de 1.24, dentro del cual se separan dos subgrupos; el primero o subgrupo I"A", integra a los miembros conocidos como "orejas de burro", representados por las especies *Oncidium bicallosum*, *O. luridum*, *O. cavendishianum*, *O. flavovirens*, *O. microchilum*, *O. stramineum*, y *O. splendidum*; el par más similar para todo el grupo, son las dos muestras de *O. cavendishianum* (0.52); por otro lado, el segundo par más similar dentro de este subgrupo, se constituye por una de las muestras de *O. microchilum* (Omic2) y *O. stramineum* (0.64), las cuales son más similares a *O. flavovirens* (0.78), que con la otra muestra de *O. microchilum* (Omic1) (0.90); en posición externa dentro de este subgrupo se encuentra a *O. splendidum*. El segundo subgrupo o subgrupo I"C" de este fenograma, se encuentra definido a una distancia de 0.62 y está formado por *Trichocentrum albiflorum*, *T. hoegei* y *Trichopilia tortilis* las dos especies de *Trichocentrum* son los taxa más similares y definidos a una distancia de 0.59 y éstos dos relacionados a una distancia de 0.62 con *Trichopilia tortilis*. La segunda agrupación o subgrupo I"B" de este fenograma, se encuentra definido a una distancia de 0.98 e integra a los miembros conocidos como "colas de rata", representados por las especies *Oncidium ascendens* y *O. cebolleta*.



El conglomerado menor o grupo II se encuentra definido a una distancia de 1.41.



**Figura 4.** Fenograma que muestra el agrupamiento de 22 UTOs resultado del análisis de conglomerados, dirección columnas, UPGMA (ligamiento promedio) a partir de una matriz de un coeficiente de Distancia Taxonómica Promedio (Coeficiente de Correlación Cofenética =0.88). Para la correspondencia de las abreviaturas de los taxa ver el cuadro 3 (\*miembros del clado *Lophiaris*).

Incluye dos agrupaciones, la primera o subgrupo II'A' de este fenograma, definido a una distancia de 1.20, está formado por *Oncidium ampliatum*, *Cuitlauzina pendula*, *Maxillaria cucullata*, *Osmoglossum dubium* y *Palumbina candida*. El par más similar dentro de este subgrupo lo forman *Osmoglossum dubium* y *Palumbina candida* a una distancia de 0.71, el segundo par más similar lo forman *Cuitlauzina pendula* y *Maxillaria cucullata* a una distancia de 1.00; en este subgrupo *Oncidium ampliatum* tiene una posición externa. La segunda agrupación o subgrupo II'B' del fenograma, definido a una distancia de 1.22, integra al par representado por *Oncidium pulvinatum* y *Psycopsis papilio*.

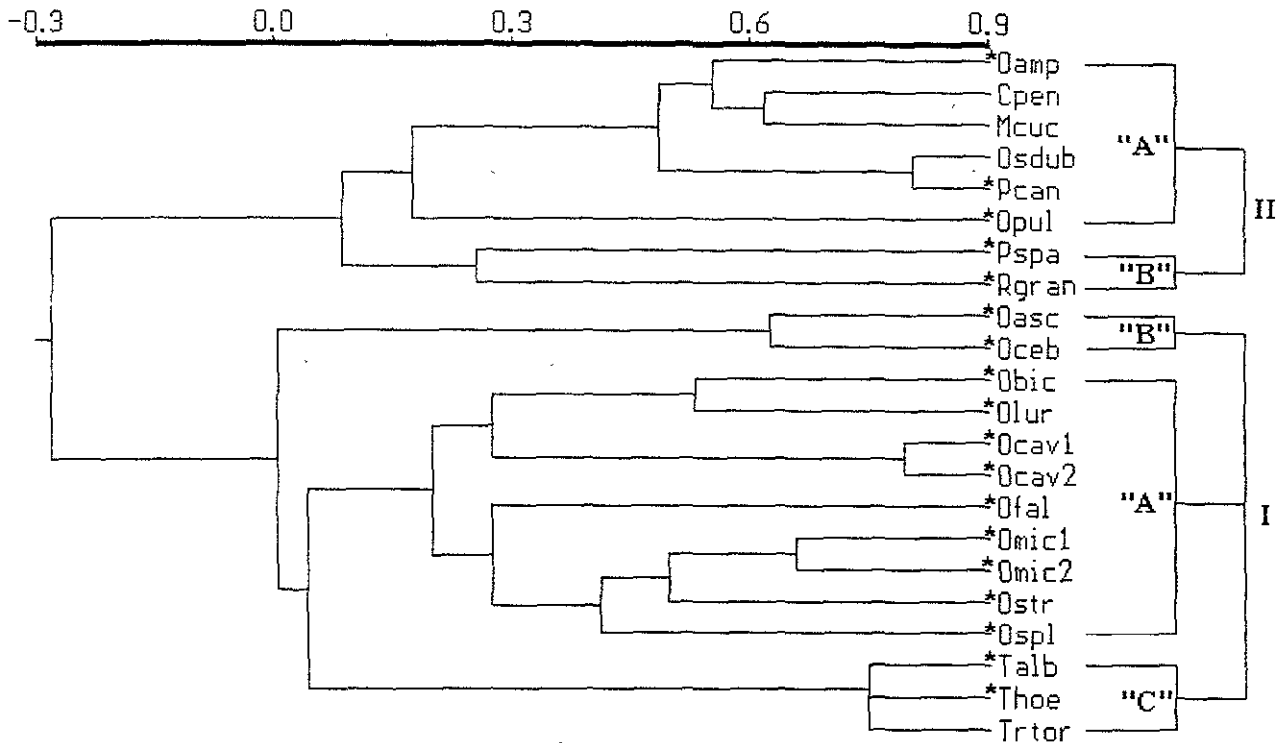
El intervalo de niveles de agrupación en este fenograma va de 0.52 a 1.64. La comparación entre la matriz cofenética y la matriz de distancia dió como resultado un coeficiente de correlación de 0.88.

En el Apéndice IIIA, se presenta la matriz de disimilitud resultante a partir del coeficiente de Distancia Taxonómica Promedio para las UTOs.

En la figura 5, se presenta el fenograma obtenido en el análisis de conglomerados a partir de un coeficiente de Correlación Momento-Producto de Pearson, en el que se muestra la conformación de dos grandes grupos. El grupo I se encuentra definido a un valor de similitud de 0.01, incluye dos agrupaciones. La primera agrupación a su vez está formada por dos subgrupos, el subgrupo I'A' de éste fenograma, está definido a un nivel de similitud de 0.20, integra a los miembros del clado *Lophiaris* y son los representantes del grupo conocido como "orejas de burro": *Oncidium bicallosum*, *O. luridum*, *O. cavendishianum*, *O. flavovirens*, *O. microchilum*, *O. stramineum* y *O. splendidum*.

En este subgrupo el par más similar a un valor de 0.79 está formado por las dos muestras de *Oncidium cavendishianum* y el segundo par más similar a un valor de 0.66 está formado por las dos muestras de *Oncidium microchilum*. A un valor de similitud de 0.28 se integran *Oncidium flavovirens*, las dos muestras de *O. microchilum*, *O. stramineum* y *O. splendidum*, mientras que de forma separada y con una menor similitud (0.27) se

agrupan a *Oncidium bicallosum*, *O. luridum* y las dos muestras de *O. cavendishianum*. El segundo subgrupo de esta agrupación o subgrupo I"C" de éste fenograma, se encuentra definido a un valor de 0.74 y está formado por *Trichocentrum albiflorum*, *T. hoegei* y *Trichopilia tortilis*, los tres a un mismo nivel de similitud. La segunda agrupación o subgrupo I"B" de éste fenograma, se encuentra definido a un valor de similitud de 0.63 y está formado por el par *O. ascendens*-*O. cebolleta*, estos son representantes del grupo conocido como "colas de rata".



**Figura 5.** Fenograma que muestra el agrupamiento de 22 UTOs resultado del análisis de conglomerados, dirección columnas, UPGMA (ligamiento promedio), a partir de una matriz de un coeficiente de Correlación Momento-Producto de Pearson (Coeficiente de Correlación Cofenética = 0.92). Para la correspondencia de las abreviaturas de los taxa ver el cuadro 3 (\*miembros del clado *Lophiaris*).

El grupo II está definido a un valor de similitud de 0.09 e incluye dos agrupaciones. La primera o subgrupo II"A" de éste fenograma, está definido a 0.18 de similitud, incluye a *Oncidium ampliatum*, *Cuitlauzina pendula*, *Maxillaria cucullata*, *Osmoglossum dubium*, *Palumbina candida* y *Oncidium pulvinatum*, dentro de este subgrupo el par con mayor similitud (0.80) es *Osmoglossum dubium*-*Palumbina candida*, un segundo par es el formado por *Cuitlauzina pendula*-*Maxillaria cucullata* aunque a un valor de 0.63, este último par unido con *Oncidium ampliatum* a un valor de 0.55, a su vez todos ellos con el par *Osmoglossum dubium*-*Palumbina candida* a un valor de 0.48 y finalmente con *Oncidium pulvinatum* a un valor de 0.18, el cual se ubica en una posición externa dentro de este subgrupo. La segunda agrupación o subgrupo II"B" de éste fenograma, definido a un valor de similitud de 0.25 está formado por el par *Psychopsis papilio*-*Rossioglossum grande*.

El intervalo de niveles de agrupación en éste fenograma va de 0.80 a -0.28. La comparación entre la matriz cofenética y la matriz de correlación dió como resultado un coeficiente de correlación de 0.92.

En el Apéndice IIIB, se presenta la matriz de similitud resultante a partir del coeficiente de Correlación Momento-Producto de Pearson para las UTOs.

## 2.2. Método de ordenación.- Análisis de Componentes Principales.

A partir del análisis de componentes principales se identificaron los caracteres más importantes que explican la agrupación de los taxa. En el cuadro 6 se presentan las cargas de los caracteres más importantes para los tres primeros componentes y el % de variación explicada por cada uno de los tres primeros componentes principales. En éste se aprecia que los tres primeros componentes principales, componente uno, dos y tres, explican en total el 55% de la variación que se presenta entre los taxa en estudio. El primer componente explica el 30% de la variación, el segundo componente el 14% y el tercero el 11%.

Se observa que de los 92 caracteres estudiados, en el primer componente principal 12 de ellos contribuyen de forma notable a explicar la variabilidad. Ocho corresponden a las células con engrosamientos (45, 46, 47, 50, 86, 87, 88 y 89); dos corresponden a la hipodermis (35 y 41); uno a las células buliformes (51) y uno a la zona central (85). A excepción de los caracteres 35, 41, 51 y 85 todos los demás son positivos.

En el segundo componente los caracteres que más aportan a explicar la variabilidad son ocho. Cinco relacionados con los haces de fibras no vasculares (60, 79, 80, 81 y 82); dos relacionados con los estegmata con cuerpos de sílice (66 y 90) y uno a los haces vasculares (57). Todos ellos con valores positivos.

En el tercer componente los caracteres con mayor peso son cinco. Cuatro relacionados con las células epidérmicas (12, 13, 14 y 15) y uno a la forma de hoja (1). A excepción del carácter 1 los cuatro restantes tienen valores negativos.

Las figuras 6 y 7 representan gráficas bidimensionales con la proyección de las UTOs en los componentes 1 vs 2 y 1 vs 3 respectivamente. En estas gráficas las distancias entre las posiciones que ocupan las UTOs es una medida de su similitud.

**Cuadro 6.** Vectores característicos de los caracteres con mayor carga y % de variación explicada por cada uno de los tres primeros componentes principales.

	Componente		
	1	2	3
<b>% de varianza</b>	<b>30</b>	<b>14</b>	<b>11</b>
<b>% acumulado</b>	<b>30</b>	<b>44</b>	<b>55</b>
<b>Carácter</b>			
1	0,17	0,03	0,74
*12	0,04	0,01	-0,95
*13	0,3	-0,09	-0,9
14	0,31	-0,04	-0,77
*15	0,06	0,34	-0,77
35	-0,89	0,1	0,22
41	-0,86	0,01	0,22
45	0,94	-0,1	0,23
*46	0,9	0,04	0,07
*47	0,92	0,05	0,1
*50	0,91	0,13	0,08
51	-0,92	0,15	-0,16
*57	0,45	0,72	0,04
60	-0,36	0,69	0,16
66	-0,2	0,81	0,02
79	-0,2	0,81	0,02
*80	-0,1	0,74	0,08

(Continuación)			
	Componente		
	1	2	3
% de varianza	30	14	11
% acumulado	30	44	55
Carácter			
*81	-0,22	0,78	-0,05
*82	0,36	0,72	-0,12
*85	-0,86	0,04	-0,3
86	0,94	-0,1	0,23
*87	0,91	0,01	0,24
*88	0,91	-0,08	0,26
*89	0,87	0,03	0,3
90	-0,2	0,81	0,02

Para el número de carácter ver cuadro 4 (\* cuantitativo).

En la figura 6 el primer y segundo componentes representan el 44% de la variación explicada, dada por la suma de la variación de estos dos componentes. El primer componente separa hacia el extremo positivo de la escala al grupo I formado por *Oncidium splendidum*, las dos muestras de *O. microchilum*, *O. stramineum*, *O. flavovirens*, las dos muestras de *O. cavendishianum*, *O. luridum*, *O. bicallosum*, *O. cebolleta*, *O. ascendens*, *Trichopilia tortilis*, *Trichocentrum albiflorum* y *T. hoegei*. Este grupo se caracteriza por contener células con engrosamientos tanto en la región media como en la región basal de la hoja. Los taxa que se encuentran ubicados a un valor mayor de la escala positiva, subgrupos I"A" y I"B", tienen células con engrosamientos más anchas. Tal es el caso de *Oncidium cavendishianum* con células de 190  $\mu\text{m}$  de ancho.

El engrosamiento es mayor en los taxa que se ubican en valores mayores de la escala, *Oncidium cavendishianum* tiene engrosamientos de 5  $\mu\text{m}$ ; respecto al largo de las células con engrosamientos en la región basal, los taxa ubicados más hacia la derecha en la escala positiva tienen valores más altos, *Oncidium splendidum* tiene células con 220  $\mu\text{m}$  de largo, así mismo, con relación al ancho de las células de la misma región, de tal manera que los taxa ubicados más hacia la derecha en el extremo positivo de la escala tienen células más anchas, *Oncidium splendidum* tiene células de 139  $\mu\text{m}$  de ancho; el grosor de la pared del engrosamiento en las células que los contienen en la región basal es mayor en los taxa ubicados a mayores valores en el extremo positivo de la escala, un ejemplo es el de *Oncidium ascendens* y *Oncidium stramineum* con 6  $\mu\text{m}$  de grosor. La presencia de hipodermis sólo es evidente en los taxa del subgrupo II"A", ubicados hacia el extremo más negativo de la escala, el resto de los taxa no la presentan; todos los taxa del grupo I, ubicados en el extremo positivo no contienen células buliformes en la parte central de la hoja, mientras que los taxa del grupo II, ubicados en el extremo negativo, si las contienen y el caso extremo es *Maxillaria cucullata* que además contiene células buliformes cerca de los márgenes de la hoja.

Finalmente para el caso de la proporción que ocupa la vena central en la zona central de la región basal tenemos que los taxa con mayor proporción se ubican hacia el extremo negativo de la escala, tal es el caso de *Osmoglossum dubium*. En posición intermedia agrupa al subgrupo II"B" que incluye a *Psychopsis papilio*, *Oncidium pulvinatum* y *Rossioglossum grande*, se caracteriza por no tener células con engrosamientos ni hipodermis, presentan células buliformes y tienen un haz vascular central que ocupa una gran parte de la zona central.

En el extremo negativo y de manera más alejada agrupa al subgrupo II"A" con *Maxillaria cucullata*, *Palumbina candida*, *Osmoglossum dubium*, *Cuitlauzina pendula* y *Oncidium ampliatum*, en este extremo negativo de la escala se ubican los taxa que no contienen células con engrosamientos pero que si contienen hipodermis y células buliformes.

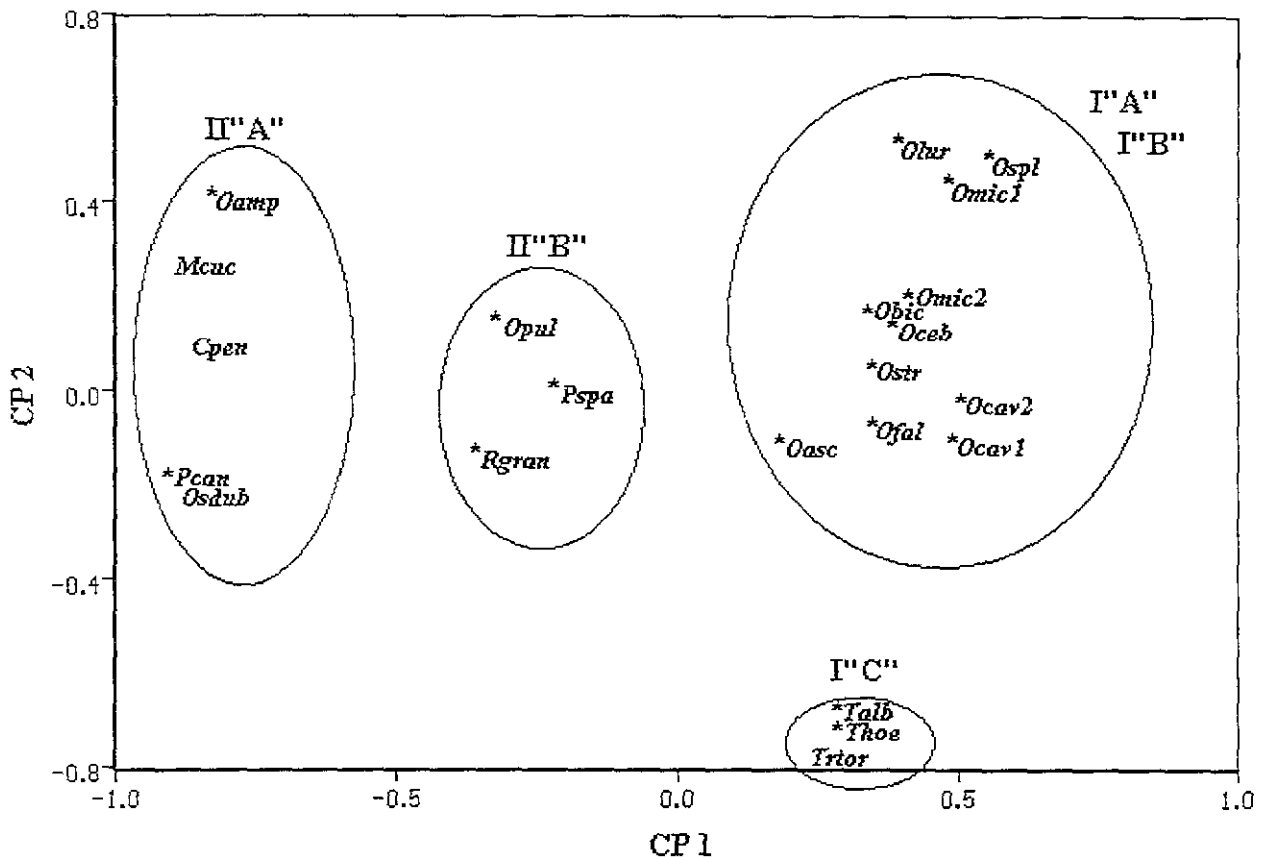


Figura 6. Representación de las UTOs en un espacio bidimensional de caracteres, dado por los dos primeros componentes principales (CP 1 vs CP 2).

El segundo componente separa hacia su extremo negativo a *Trichopilia tortilis*, *Trichocentrum albiflorum* y *T. hoegei*. Este subgrupo I"C" se caracteriza por carecer, tanto de estegmatas, como de fibras no vasculares en ambas regiones de la hoja y el número total de haces vasculares en la región media de este grupo es el más bajo (25-28). Hacia el otro extremo de la gráfica y en una posición central, se ubican el resto de las especies, subgrupos II"A", II"B", I"A" e I"B", todas ellas con estegmatas y haces de fibras no vasculares, además de que en general, tienen un mayor número de haces vasculares en la región media. Dentro de estos subgrupos los taxa ubicados con un mayor valor en el extremo positivo de la escala, son los que tienen tanto mayor número de estratos, como de haces de fibras no vasculares. Tal es el caso de *Oncidium ampliatus* con 3 estratos y 262 haces o *Maxillaria cucullata* con 4 estratos y 198 haces; el área de los haces de fibras no vasculares es mayor en los taxa ubicados hacia el lado superior en el extremo positivo de la escala como por ejemplo *Oncidium splendidum* para la cual el valor registrado es de 15465  $\mu\text{m}^2$ . El número total de haces vasculares de la región media es mayor en las especies ubicadas en valores más altos del extremo positivo de la escala, como por ejemplo *Oncidium microchilum* con un total de 211 haces vasculares.

En la figura 7 el primer y tercer componentes, representan el 41% de la variación explicada, dada por la suma de la variación que explican estos componentes. El tercer componente separa hacia el extremo positivo de su escala al subgrupo I"B" que incluye a *Oncidium cebolleta* y *O. ascendens*, estos dos taxa se caracterizan por tener reducida epidermis adaxial por lo que sus valores de tamaño de células, tipo de rebordes y grosor de pared anticlinal son igual a cero; respecto a la forma de la hoja estos dos taxa son los únicos con hojas rollizas. También en el tercer componente, más cerca del subgrupo I"B", se ubican la mayoría de las especies del subgrupo II"A", formado por *Palumbina candida*, *Osmoglossum dubium*, *Maxillaria cucullata* y *Cuilauzina pendula* especies

cuyas células epidérmicas adaxiales tienen largo y ancho relativamente menor; el tipo de reborde en las células epidérmicas es curvado y sólo en *Maxillaria cucullata* es angular; a excepción de *Maxillaria cucullata*, con un grosor de pared anticlinal de 5 µm, las restantes especies la tienen delgada de 2.5 µm; las hojas son conduplicadas. En posición intermedia se encuentran los miembros de los subgrupos I''A'' y I''C'' *Oncidium splendidum*, las dos muestras de *O. microchilum*, *O. stramineum*, *O. flavovirens*, las dos muestras de *O. cavendishianum*, *O. luridum*, *O. bicallosum*, *Trichopilia tortilis*, *Trichocentrum albiflorum* y *T. hoegei*; dos taxa del subgrupo II''B'', *O. pulvinatum* y *Psychopsis papilio* y uno del subgrupo II''A'' *Oncidium ampliatum*; todas ellas se caracterizan por tener tamaños intermedios en los caracteres como largo y ancho de las células epidérmicas adaxiales; rebordes angulares en las células de la epidermis adaxial y grosor medio de pared anticlinal de la epidermis adaxial; hojas conduplicadas.

Por último en el extremo más negativo se encuentra *Rossioglossum grande*, la cual tiene las células epidérmicas adaxiales más grandes, rebordes angulares en las células de la epidermis adaxial, con paredes anticlinales más gruesas; hoja conduplicada; con células epidérmicas adaxiales distribuidas en hileras; un mayor número de papilas por célula epidérmica (12.5); el área del haz vascular central en la región basal es la más grande.

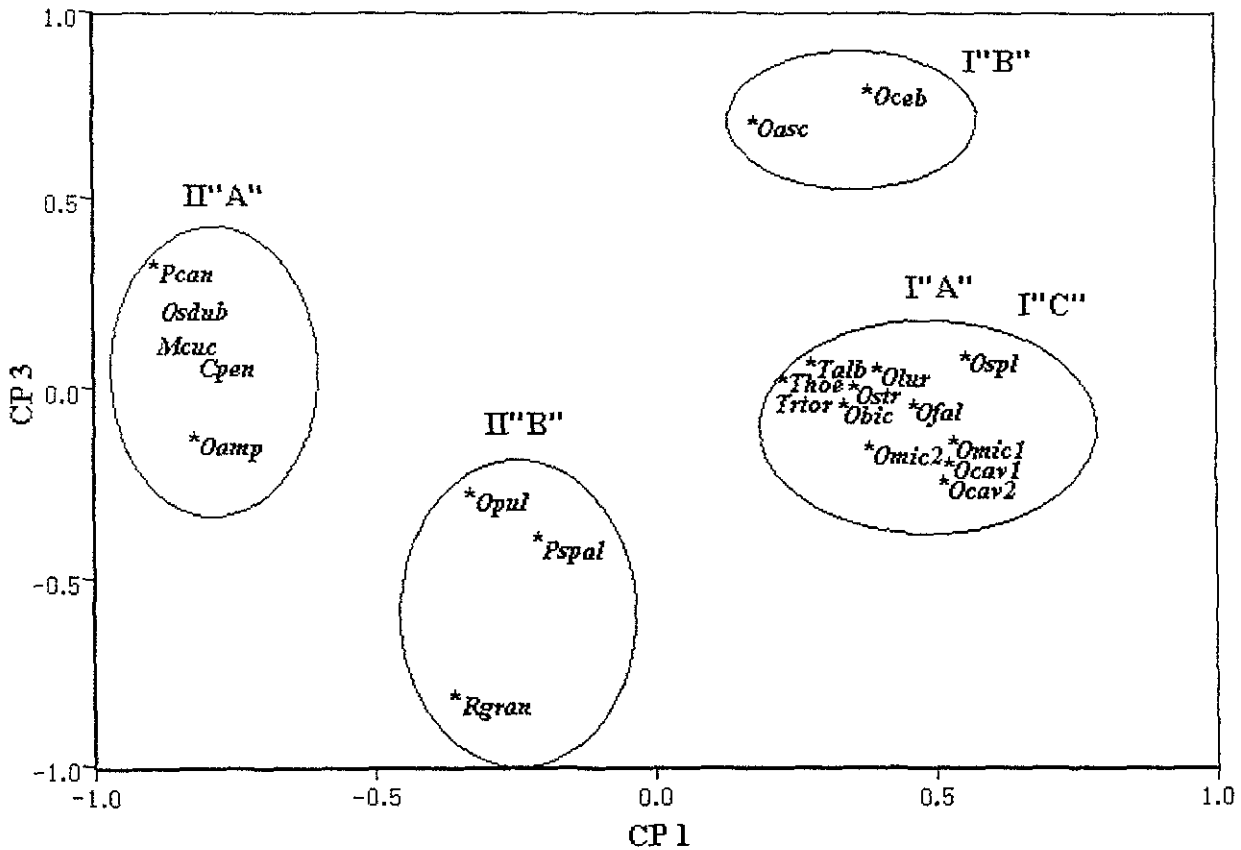


Figura 7. Representación de las UTOs en un espacio bidimensional de caracteres, dado por el primer y tercer componentes principales (CP 1 vs CP 3).

Además *Rossioglossum grande* es la única especie que tiene reborde cuticular interno sobre sus células oclusivas del estoma, estriaciones sobre sus células oclusivas (éste carácter también se observa en *Osmoglossum dubium*) e hipodermis en la región basal.

En la figura 8 los tres primeros componentes representan el 55% de la variación explicada, dada por la suma de la variación que explican estos tres componentes. En ella se manifiesta de manera clara la conformación de los cinco subgrupos ya explicados.

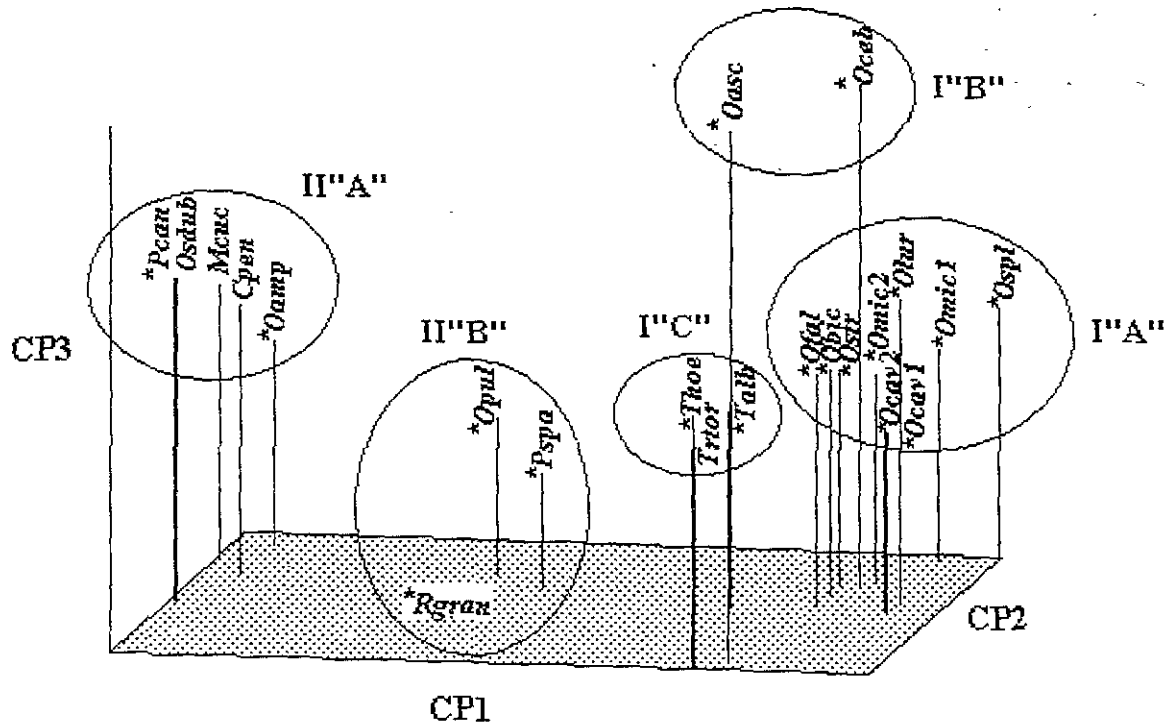


Figura 8. Representación de las UTOs en un espacio tridimensional de caracteres, dado por los tres primeros componentes principales (CP 1 vs CP 2 vs CP 3).

### 3. ANÁLISIS DE VARIANZA.

A partir del Análisis de Componentes Principales se determinaron los caracteres con mayor valor de carga para explicar los agrupamientos de los taxa (Cuadro 6). De los 25 caracteres con más carga en los tres primeros componentes, 14 caracteres cuantitativos se analizaron a través de un análisis de varianza. Aún cuando el grosor del mesofilo (carácter 44) tiene una carga menor en el componente tres, también se analizó por ser diagnóstico para los grupos resultantes.

Para el análisis de varianza de éstos 15 caracteres cuantitativos se aplicó una prueba de la mínima diferencia significativa (LSD) estableciendo un nivel de confianza del 95% y un nivel de significancia de 0.05. Los resultados indican que los 15 caracteres presentaron un nivel de significancia menor al establecido. Por lo que en todos los casos, al menos uno de los taxa es significativamente distinto. A continuación se presentan los resultados para cada uno de los 15 caracteres cuantitativos y en el cuadro 7 se indican los grupos homogéneos con letras minúsculas.

**Largo de células de la epidermis adaxial (carácter 12).** Para este carácter se forman tres grupos homogéneos, el primero (a) incluye a *Oncidium ascendens* y *O. cebolleta*, ambos taxa pertenecen al subgrupo I"B" y se caracterizan por tener una epidermis adaxial reducida por lo que sus parámetros fueron considerados como cero. El segundo (b) incluye a *Oncidium luridum*, *O. stramineum* y *O. ampliatum*, los dos primeros pertenecen al subgrupo I"A" y el tercero al subgrupo II"A", todos ellos tienen un largo promedio de 74  $\mu\text{m}$ . El tercero (c) incluye a las dos muestras de *Oncidium cavendishianum* y el largo es de 87  $\mu\text{m}$ . Los taxa restantes son significativamente diferentes a los grupos homogéneos y entre sí. Como tendencia general se observa que la mayoría de los taxa del

Cuadro 7. Valores de la media, una desviación estándar y (el mínimo y el máximo) de los caracteres anatómico-foliares más importantes para las especies. Las letras señalan los grupos estadísticamente similares.

Especies	12	13	15	44	46	47	50	57
	( $\mu\text{m}$ )	( $\mu\text{m}$ )	( $\mu\text{m}$ )	( $\mu\text{m}$ )	( $\mu\text{m}$ )	( $\mu\text{m}$ )	( $\mu\text{m}$ )	( $\mu\text{m}$ )
<b>GRUPO I.</b>								
<b>Subgrupo "A"</b>								
Obic	106 $\pm$ 0.1 (105.9-106)	60 $\pm$ 0.4 (59.5-60.6)	c 5 $\pm$ 0.1 (4.7-5)	2540 $\pm$ 0.2 (2539.9-2540.4)	d 176 $\pm$ 0.5 (175-177)	125.7 $\pm$ 0.7 (124.7-126.8)	d 3.8 $\pm$ 0 0	166 $\pm$ 1.3 (163-168)
Ocav1	c 87 $\pm$ 0 0	b 57.6 $\pm$ 0.1 (57.5-57.7)	c 5 $\pm$ 0.2 (4.7-5.2)	1871.5 $\pm$ 0.4 (1870.9-1871.9)	h 209 $\pm$ 0.2 (208.6-209.3)	172.7 $\pm$ 0.3 (172.1-173.3)	e 5 $\pm$ 0.5 (4.5-5.5)	131 $\pm$ 0.6 (130-132)
Ocav2	c 87 $\pm$ 0.2 (86.8-87)	53.5 $\pm$ 0 0	e 7.5 $\pm$ 0 0	2815 $\pm$ 0.3 (2814.6-2815.6)	m 339 $\pm$ 0.2 (338.6-339.3)	190 $\pm$ 0.7 (188.7-191)	e 5 $\pm$ 0.5 (4.5-5.5)	106 $\pm$ 0.8 (105-107)
Ofla	88 $\pm$ 0 0	b 57.5 $\pm$ 0.1 (57.4-57.6)	8.8 $\pm$ 0 0	1233 $\pm$ 0.3 (1232.4-1233.3)	c 160 $\pm$ 0.1 (159.8-160.2)	b 121 $\pm$ 0.7 (119.8-122)	e 5 $\pm$ 0.5 (4.5-5.5)	74 $\pm$ 0.5 (73-75)
Olur	b 74 $\pm$ 0 0	51 $\pm$ 0 0	d 6.3 $\pm$ 0 0	4880 $\pm$ 0.1 (4879.9-4880.3)	k 257 $\pm$ 0.1 (256.8-257)	183 $\pm$ 0.4 (182.4-183.9)	f 4.5 $\pm$ 0.4 (4.5-4.6)	137 $\pm$ 0.7 (136-138)
Omic1	79 $\pm$ 0 0	62 $\pm$ 0.1 (61.9-62)	d 6.3 $\pm$ 0 0	3240.5 $\pm$ 0.2 (3240.4-3241)	l 266 $\pm$ 0.2 (265.8-266.4)	174 $\pm$ 0.5 (173-174.9)	e 5 $\pm$ 0.5 (4.5-5.5)	211 $\pm$ 0.7 (210-212)
Omic2	67 $\pm$ 0 0	63.3 $\pm$ 0 0	10 $\pm$ 0.3 (9.1-10.2)	2435 $\pm$ 0.1 (2434.9-2435.2)	j 246.5 $\pm$ 0.3 (246-247)	119.5 $\pm$ 0.5 (118.7-120.2)	d 3.8 $\pm$ 0 0	107 $\pm$ 0.5 (106-108)
Ospl	66 $\pm$ 0 0	53 $\pm$ 0 0	c 5 $\pm$ 0.1 (4.9-5.2)	4220 $\pm$ 0.1 (4219.9-4220.2)	j 237 $\pm$ 0.3 (236.4-237.3)	159 $\pm$ 0.2 (158.7-159.3)	e 5 $\pm$ 0.5 (4.5-5.5)	133 $\pm$ 0.7 (132-134)
Ostr	b 74 $\pm$ 0.1 (73.9-74.2)	56 $\pm$ 0.2 (55.4-56)	3.8 $\pm$ 0 0	a 1585 $\pm$ 0.1 (1584.9-1585.2)	f 188.5 $\pm$ 0.3 (187.9-188.6)	151.7 $\pm$ 0.5 (150.5-151)	e 5 $\pm$ 0.5 (4.5-5.5)	84 $\pm$ 0.3 (84-85)
<b>Subgrupo "B"</b>								
Oasc	a 0 0	a 0 0	a 0 0	3734.5 $\pm$ 0.5 (3733.9-3735)	b 75 $\pm$ 0.8 (74.1-75.9)	63.6 $\pm$ 0.7 (62.6-64.5)	b 2.5 $\pm$ 0 0	69 $\pm$ 0.6 (68-70)
Oceb	a 0 0	a 0 0	a 0 0	12583 $\pm$ 0.2 (12582.7-12583.3)	i 224.5 $\pm$ 0.4 (223.8-225)	150 $\pm$ 1.2 (148-152)	c 3.3 $\pm$ 0 0	120 $\pm$ 0.6 (119-121)
<b>Subgrupo "C"</b>								
Talb	68 $\pm$ 0 0	58.5 $\pm$ 0 0	b 2.5 $\pm$ 0.1 (2.4-2.5)	a 1585 $\pm$ 0.1 (1584.9-1585)	e 182 $\pm$ 0.2 (181.7-182.2)	128 $\pm$ 0.2 (127.9-128.4)	b 2.5 $\pm$ 0 0	28 $\pm$ 0.5 (27-29)
Thoe	64 $\pm$ 0.1 (63.9-64.2)	61.5 $\pm$ 0 0	b 2.5 $\pm$ 0.1 (2.4-2.6)	1545 $\pm$ 0.1 (1544.9-1545.1)	g 198.6 $\pm$ 0.2 (198.3-199)	b 121.4 $\pm$ 0.3 (121.2-122.1)	c 3.4 $\pm$ 0 0	a 25 $\pm$ 0.6 (24-26)
Trtor	76 $\pm$ 0.1 (75.8-76)	57 $\pm$ 0.2 (56.6-57)	b 2.5 $\pm$ 0.1 (2.4-2.6)	1540 $\pm$ 0.1 (1539.8-1540.2)	g 198.2 $\pm$ 0.3 (197.8-198.6)	b 121.4 $\pm$ 1.4 (119.7-124.4)	b 2.5 $\pm$ 0 0	a 25 $\pm$ 0.7 (24-27)

\* Para el número del carácter ver cuadro 4



Continuación...

Especies	12	13	15	44	46	47	50	57
	( $\mu\text{m}$ )	( $\mu\text{m}$ )	( $\mu\text{m}$ )	( $\mu\text{m}$ )	( $\mu\text{m}$ )	( $\mu\text{m}$ )	( $\mu\text{m}$ )	( $\mu\text{m}$ )
<b>GRUPO II.</b>								
<b>Subgrupo "A"</b>								
Oamp	b $74 \pm 0.1$ (73.9-74)	$40 \pm 0.1$ (39.5-40.6)	e $7.5 \pm 0$ 0	$965 \pm 0.2$ (964.6-965.4)	a 0 0	a 0 0	a 0 0	$85 \pm 0.8$ (84-86)
Cpen	$65 \pm 0.1$ (64.9-65.2)	$34 \pm 0.2$ (33.3-34.2)	b $2.5 \pm 0$ 0	$450 \pm 0.1$ (449.8-450.2)	a 0 0	a 0 0	a 0 0	b $53 \pm 0.7$ (51-53)
Mcuc	$58 \pm 0$ 0	$34.8 \pm 0$ 0	c $5 \pm 0.1$ (4.7-5.2)	$405 \pm 0.1$ (404.9-405.1)	a 0 0	a 0 0	a 0 0	$93 \pm 0.6$ (92-94)
Osdub	$43 \pm 0$ 0	$25.3 \pm 0$ 0	b $2.5 \pm 0$ 0	$287.5 \pm 0.3$ (287-287.7)	a 0 0	a 0 0	a 0 0	$47 \pm 1.1$ (45-48)
Pcan	$51 \pm 0.1$ (50.9-51)	$26 \pm 0.2$ (25.3-26.2)	b $2.5 \pm 0$ 0	$187.5 \pm 0.1$ (187.4-187.6)	a 0 0	a 0 0	a 0 0	b $53 \pm 0.3$ (52-53)
<b>Subgrupo "B"</b>								
Opul	$70 \pm 0.1$ (69.9-70)	$46 \pm 0.1$ (45.9-46)	c $5 \pm 0.2$ (4.7-5.2)	$885 \pm 0.1$ (884.8-885.2)	a 0 0	a 0 0	a 0 0	$58 \pm 0.6$ (57-59)
Pspa	$109 \pm 0.1$ (108.8-109.2)	$71.5 \pm 0$ 0	c $5 \pm 0.2$ (4.6-5.2)	$505 \pm 0.2$ (504.8-505.2)	a 0 0	a 0 0	a 0 0	$35 \pm 0.6$ (34-36)
Rgran	$150 \pm 0$ 0	$80.8 \pm 0$ 0	$12.5 \pm 0.1$ (12.4-12.5)	$415 \pm 0.1$ (414.8-415.2)	a 0 0	a 0 0	a 0 0	$59 \pm 0.9$ (58-60)

Continuación...

Especies	80	81	82	85	87	88	89
			(mm <sup>2</sup> )		(µm)	(µm)	(µm)
<b>GRUPO I.</b>							
<b>Subgrupo "A"</b>							
Obic	96±1.1 (94-98)	c 2±0.5 (1-3)	5.69±0.3 (5.69-5.69)	a 13±0.1 (12.9-13.1)	200.9±0.1 (200.9-201)	b 117.3±0.1 (117.1-117.4)	c 4±0.07 (4-4.1)
Ocav1	12±1.1 (10-14)	b 1±0 0	4.40±0.2 (4.40-4.40)	a 10.8±0.02 (10.8-10.9)	130.9±0.1 (130.8-131)	85.5±0.1 (85.3-85.6)	d 4.4±0.02 (4.4-4.4)
Ocav2	4±0.9 (2-5)	b 1±0.4 (1-2)	d 5.10±0.2 (5.10-5.10)	6.8±0.03 (6.7-6.9)	165±0.3 (164.2-165.2)	130±0.2 (129.8-130.2)	d 4.4±0.05 (4.3-4.5)
Ofla	58±1.9 (54-60)	b 1±0.3 (1-2)	2.71±0.2 (2.71-2.71)	a 12.2±0.02 (12.1-12.2)	166±0.3 (165.2-166.2)	134±0.2 (133.8-134.2)	e 5±0.09 (4.9-5.1)
Olur	356±1.5 (354-358)	e 4±0.5 (3-5)	5.22±0.2 (5.22-5.22)	a 15.3±0.02 (15.3-15.3)	128±0.1 (128-128.2)	94±0.1 (93.8-94.2)	e 5±0.07 (4.9-5.1)
Omic1	284±1.1 (282-286)	d 3±0.5 (2-4)	10.36±0.7 (10.36-10.36)	a 20.7±0.02 (20.7-20.7)	184±0.2 (183.8-184.2)	113±0.2 (112.7-113.2)	b 3.1±0.02 (3.1-3.2)
Omic2	218±1.1 (216-218)	d 3±0.5 (2-4)	d 5.10±0.2 (5.10-5.10)	a 13.6±0.02 (13.6-13.7)	219±0.2 (218.6-218.9)	b 117±0.2 (116.6-117.2)	d 4.4±0.02 (4.4-4.4)
Ospl	205±0.7 (204-206)	c 2±0.3 (1-2)	15.47±0.1 (15.46-15.47)	a 10.2±0.03 (10.1-10.2)	220±0.2 (219.6-220.2)	139±0.1 (138.8-139.2)	d 4.4±0.02 (4.4-4.4)
Ostr	87±1.2 (85-89)	d 3±0.5 (2-4)	c 2.87±0.2 (2.87-2.87)	a 16.9±0.04 (16.8-16.9)	123±0.1 (122.8-123.2)	83±0.1 (82.8-83.2)	5.6±0.02 (5.6-5.7)
<b>Subgrupo "B"</b>							
Oasc	70±1.9 (68-74)	b 1±0.3 (1-2)	b 1.34±0.1 (1.33-1.34)	a 10.5±0.1 (10.4-10.7)	147±0.1 (146.8-147.2)	89±0.1 (88.8-89.2)	6.3±0.03 (6.2-6.3)
Oceb	216±1.4 (214-218)	c 2±0.5 (1-3)	4.25±0.2 (4.25-4.25)	4.5±0.04 (4.4-4.5)	197±0.1 (196.9-197.2)	151±0.2 (150.8-151.2)	c 4±0.07 (4-4.1)
<b>Subgrupo "C"</b>							
Talb	a 0 0	a 0 0	a 0 0	a 11.1±0.02 (11.1-11.2)	178±0.1 (177.9-178.2)	133±0.1 (132.9-133.2)	2.9±0.03 (2.8-2.9)
Thoe	a 0 0	a 0 0	a 0 0	a 8.9±0.02 (8.9-9)	145±0.3 (144.2-145.2)	b 117±0.1 (116.7-117.2)	b 3.1±0.03 (3.1-3.2)
Trtor	a 0 0	a 0 0	a 0 0	a 15.5±0.03 (15.4-15.5)	134±0.2 (133.8-134.2)	96±0.1 (95.9-96.2)	3.3±0.03 (3.2-3.3)

Continuación...

Especies	80	81	82	85	87	88	89
			(mm <sup>2</sup> )		(µm)	(µm)	(µm)
<b>GRUPO II.</b>							
<b>Subgrupo "A"</b>							
Oamp	262±1.9 (259-265)	d 3±0.7 (2-4)	5.97±0.2 (5.97-5.97)	b 59±0.2 (58.7-59.4)	a 0 0	a 0 0	a 0 0
Cpen	161±0.8 (160-162)	c 2±0.5 (1-3)	2.44±0.2 (2.44-2.44)	51.5±0.03 (51.4-51.5)	a 0 0	a 0 0	a 0 0
Mcuc	198±1.8 (196-200)	e 4±0.5 (3-5)	2±0.1 (2-2)	33.1±0.04 (33-33.1)	a 0 0	a 0 0	a 0 0
Osdu	112±1.3 (110-114)	c 2±0.5 (1-3)	1.77±0.3 (1.77-1.77)	c 68.6±0.02 (68.6-68.7)	a 0 0	a 0 0	a 0 0
Pcan	32±1.6 (30-34)	b 1±0 0	b 1.34±0.1 (1.33-1.34)	b 61.4±0.03 (61.3-61.4)	a 0 0	a 0 0	a 0 0
<b>Subgrupo "B"</b>							
Opul	430±1.4 (428-432)	f 5±0.5 (4-6)	2±0.1 (2-2)	35.2±0.02 (35.2-35.3)	a 0 0	a 0 0	a 0 0
Pspa	72±1.4 (70-74)	c 2±0 0	c 2.87±0.2 (2.87-2.87)	b 59±0.09 (58.9-59.2)	a 0 0	a 0 0	a 0 0
Rgran	15±1.2 (13-17)	b 1±0 0	3.77±0.1 (3.77-3.77)	c 69.6±0.04 (69.6-69.7)	a 0 0	a 0 0	a 0 0

subgrupo I'A' tienen células largas; por otro lado *Psychopsis papilio* y *Rossioglossum grande*, del subgrupo II'B' tienen las células más largas.

**Ancho de células de la epidermis adaxial (carácter 13).** Para este carácter se forman dos grupos homogéneos, el primero (a) incluye a *Oncidium ascendens* y *O. cebolleta*, ambos taxa pertenecen al subgrupo I'B'. El segundo (b) incluye a *Oncidium flavovirens* y *O. cavendishianum* (Ocav1), ambos pertenecen al subgrupo I'A' y tienen un ancho promedio de 58 µm. Los taxa restantes son significativamente diferentes a los grupos homogéneos y entre sí. Como tendencia general se observa que los miembros del subgrupo II'A' tienen células menos anchas, en general los del grupo I tienen células con anchos intermedios mientras que *Psychopsis papilio* y *Rossioglossum grande*, del subgrupo II'B' tienen las células más anchas.

**Grosor de pared anticlinal de células de la epidermis adaxial (carácter 15).** Para este carácter se forman cinco grupos homogéneos, el primero (a) incluye a *Oncidium ascendens* y *O. cebolleta*, ambos taxa pertenecen al subgrupo I'B'. El segundo (b) incluye a *Cuitlauzina pendula*, *Osmoglossum dubium*, *Palumbina candida*, *Trichocentrum* y *Trichopilia tortilis*, las dos especies de *Trichocentrum* y la de *Trichopilia* pertenecen al subgrupo I'C' y las restantes pertenecen al subgrupo II'A', tienen un valor de 2.5 µm en grosor. El tercero (c) incluye a *Oncidium bicallosum*, *O. cavendishianum* (Ocav1), *Maxillaria cucullata*, *O. pulvinatum*, *Psychopsis papilio* y *O. splendidum*, esta agrupación incluye tanto miembros del grupo I como del grupo II, todos ellos con 5 µm de grosor en la pared anticlinal. El cuarto (d) incluye a *Oncidium luridum* y *O. microchilum* (Omic1), ambos pertenecen al subgrupo I'A' y tienen un grosor de 6.3 µm. El quinto (e) incluye a *Oncidium cavendishianum* (Ocav2) y *O. ampliatum*, el primero pertenece al grupo I y el segundo al grupo II, ambos tienen un grosor de 7.5 µm. Los taxa restantes son significativamente diferentes a los grupos homogéneos y entre sí.

**Grosor de mesofilo (carácter 44).** Para este carácter se forma un solo grupo homogéneo (a) que incluye a *Oncidium stramineum* y *Trichocentrum albiflorum*, ambas pertenecen al grupo I y tienen un grosor de 1585 µm. Los taxa restantes son significativamente diferentes a los grupos homogéneos y entre sí. Como tendencia general se observa que los taxa del grupo II tienen mesofilos delgados (< 1 mm), mientras que los taxa del grupo I tienen mesofilos gruesos (> 1 mm). Dentro de los taxa con hojas conduplicadas *Oncidium luridum* es el de mayor grosor.

**Largo de células con engrosamientos en zona media (carácter 46).** De acuerdo al análisis se forman 13 grupos homogéneos, de los cuales el primero (a) incluye a *Oncidium ampliatum*, *O. pulvinatum*, *Psychopsis papilio*, *Cuitlauzina pendula*, *Osmoglossum dubium*, *Palumbina candida*, *Rossioglossum grande* y *Maxillaria cucullata*, todos ellos pertenecen al grupo II, el cual se caracteriza por no tener células con engrosamientos. Los siguientes cinco grupos homogéneos (b, c, d, e y f) cada uno de ellos incluye únicamente una especie, todas ellas son del grupo I, tres taxa pertenecen al subgrupo I'A', uno al I'B' y otro al I'C'; el largo de las células con engrosamientos en estos taxa va de 75 a 188 µm. El séptimo grupo homogéneo (g) incluye a *Trichocentrum hoegei* y a *Trichopilia tortilis*, ambos pertenecen al subgrupo I'C' y tienen un largo promedio de 198 µm. El octavo grupo (h) sólo incluye a *Oncidium cavendishianum* que pertenece al subgrupo I'A' con un largo de 209 µm.

El noveno grupo (i) sólo incluye a *O. cebolleta* que pertenece al subgrupo I'B' y tiene un largo de 225 µm. El décimo grupo (j) incluye a *O. microchilum* y a *O. splendidum*, ambos pertenecen al subgrupo I'A' y tienen un largo de 237 µm. Los siguientes tres grupos homogéneos (k, l y m) cada uno de ellos incluye únicamente una especie, todas ellas son del subgrupo I'A', el largo de las células va de 257 a 339 µm. En términos generales se observa que el largo de las células con engrosamientos de los taxa del subgrupo I'A' tiene una variación más amplia, en ellos se encuentran taxa con células cortas y también taxa con las células más largas; por otro lado, los taxa de los subgrupos I'B' y I'C' contienen células de tamaños cortos a intermedios.

**Ancho de células con engrosamientos en zona media (carácter 47).** De acuerdo al análisis se forman sólo dos grupos homogéneos, de los cuales el primero (a) incluye a *Oncidium ampliatum*, *O. pulvinatum*, *Psychopsis papilio*, *Cuitlauzina pendula*, *Osmoglossum dubium*, *Palumbina candida*, *Rossioglossum grande* y *Maxillaria cucullata*, todos pertenecen al grupo II el cual se caracteriza por no tener células con engrosamientos. El segundo grupo (b) incluye a *Oncidium flavovirens*, *Trichocentrum hoegei* y *Trichopilia tortilis*, todos ellos

pertenecen al grupo I y tienen un valor promedio de 121  $\mu\text{m}$ . Los taxa restantes del grupo I resultaron ser significativamente diferentes a los taxa que forman los grupos homogéneos y entre sí. En términos generales se observa que la mayoría de los taxa del subgrupo I"A" son los que tienen las células con engrosamientos más anchas.

**Grosor de pared del engrosamiento en las células con engrosamientos (carácter 50).** Para este carácter se forman seis grupos homogéneos. El primero (a) que incluye a todas las especies del grupo II, las cuales no contienen células con engrosamientos. El segundo (b) incluye a *Oncidium ascendens*, *Trichocentrum albiflorum* y *Trichopilia tortilis* los tres taxa pertenecen al grupo I, el primero al subgrupo I"B" y los dos restantes al I"C" y tienen un grosor de 2.5  $\mu\text{m}$ . El tercero (c) incluye a *Oncidium cebolleta* y *Trichocentrum hoegei*, ambos taxa pertenecen al grupo I, el primero al subgrupo I"B" y el segundo al I"C" y tienen un grosor que va de 3 a 3.4  $\mu\text{m}$ . El cuarto (d) incluye a *Oncidium bicallosum* y *O. microchilum* (Omic2), ambos pertenecen al subgrupo I"A" y tienen un grosor de 3.8  $\mu\text{m}$ . El quinto (e) grupo sólo incluye a *Oncidium luridum* del subgrupo I"A" con un grosor de 4.5  $\mu\text{m}$ . El sexto (f) incluye las dos muestras de *Oncidium cavendishianum*, *O. flavovirens*, *O. microchilum* (Omic1), *O. splendidum* y *O. stramineum* todos ellos pertenecen al subgrupo I"A" y tienen un grosor de 5  $\mu\text{m}$ . La tendencia indica que el subgrupo I"A", presenta el mayor grosor de pared.

**Número total de haces vasculares (carácter 57).** Para este carácter se forman dos grupos homogéneos, el primero (a) incluye a *Trichocentrum hoegei* y *Trichopilia tortilis*, ambos pertenecen al subgrupo I"C", tienen un total de 25 haces vasculares. El segundo (b) incluye a *Cuitlauzina pendula* y *Palumbina candida*, ambos pertenecen al subgrupo II"A", tienen un total de 53 haces vasculares. El resto de los taxa son significativamente diferentes a los taxa que forman los grupos homogéneos y entre sí. Como tendencia general se observa que los taxa del subgrupo I"C" tienen el menor número total de haces vasculares mientras que la mayoría de los taxa del subgrupo I"A" tienen el mayor número total.

**Número total de haces de fibras no vasculares en región basal (carácter 80).** Para este carácter se forma un grupo homogéneo (a) que incluye a *Trichocentrum albiflorum*, *T. hoegei* y *Trichopilia tortilis*, los tres pertenecen al subgrupo I"C". Los taxa restantes son significativamente diferentes a los taxa que forman el grupo homogéneo y entre sí. Para este carácter no se observa alguna tendencia dentro de los grupos, es decir que entre los taxa que contienen haces de fibras no vasculares, el número total de estos haces es muy variable dentro y entre los grupos. *Oncidium pulvinatum* es el taxon que tiene el mayor número de haces de fibras no vasculares.

**Número de estratos de fibras no vasculares en región basal (carácter 81).** Para este carácter se forman seis grupos homogéneos. El primero (a) incluye a *Trichocentrum albiflorum*, *T. hoegei* y *Trichopilia tortilis*, los tres pertenecen al subgrupo I"C" y se caracterizan por no contener fibras no vasculares en su región basal. El segundo (b) incluye a las dos muestras de *Oncidium cavendishianum*, *O. ascendens*, *O. flavovirens*, *Palumbina candida* y *Rossioglossum grande*. *Palumbina candida* y *Rossioglossum grande* pertenecen al subgrupo II"A" y II"B" respectivamente, mientras que el resto de los taxa pertenecen al subgrupo I"A" y I"B", todos ellos con un estrato de fibras. El tercero (c) incluye a *Oncidium splendidum*, *O. bicallosum* del subgrupo I"A", *O. cebolleta* del subgrupo I"B", *Cuitlauzina pendula* y *Osmoglossum dubium* del subgrupo II"A" y *Psychopsis papilio* del subgrupo II"B", todos ellos con dos estratos de fibras. El cuarto (d) incluye a *Oncidium ampliatum*, las dos muestras de *O. microchilum* y *O. stramineum*, el primer taxon pertenece al subgrupo II"A" y los restantes al subgrupo I"A", todos ellos con tres estratos de fibras. El quinto (e) incluye a *Oncidium luridum* y *Maxillaria cucullata*, la primera pertenece al subgrupo I"A" y la segunda al subgrupo II"A", ambas con 4 estratos de fibras. El sexto grupo (f) incluye a *Oncidium pulvinatum* que pertenece al subgrupo II"B" y es el único taxon con cinco estratos de fibras. Al igual que en el número total de haces de fibras no vasculares, en el número de estratos de estos haces tampoco se observa alguna tendencia dentro de los grupos, lo que indica que el número de estratos es muy variable. *Oncidium pulvinatum* también es el taxon que tiene el mayor número de estratos.

**Área de haces de fibras no vasculares en región basal (carácter 82).** Para este carácter se forman cuatro grupos homogéneos. El primero (a) incluye a *Trichocentrum albiflorum*, *T. hoegei* y *Trichopilia tortilis*, los tres pertenecen al subgrupo I"C". El segundo (b) incluye a *Oncidium ascendens* y *Palumbina candida*, el primero

pertenece al subgrupo I" B" y el segundo al subgrupo I" A", ambos tienen un área de 1335  $\mu\text{m}^2$ . El tercero (c) incluye a *Oncidium stramineum* y *Psychopsis papilio*, el primero pertenece al subgrupo I" A" y el segundo al subgrupo II" B", ambos con una área de 2866  $\mu\text{m}^2$ . El cuarto (d) incluye a *Oncidium cavendishianum* (Ocav2) y *O. microchilum* (Omic2), ambos pertenecen al subgrupo I" A" y tienen un área de 5103  $\mu\text{m}^2$ . Los taxa restantes son significativamente diferentes a los taxa que forman los grupos homogéneos y entre sí. Como tendencia general se observa que la mayoría de los taxa del subgrupo I" A" son los que tienen áreas de haces de fibras no vasculares más grandes, para la región basal. Aún cuando la mayoría de los taxa del subgrupo II" A" tienen áreas de pequeñas a medianas, *O. ampliatum* es la excepción ya que tiene haces de fibras no vasculares grandes.

**Proporción de zona central que ocupa el haz vascular central (carácter 85).** Para este carácter se forman tres grupos homogéneos. El primero (a) incluye a la mayoría de los miembros del grupo I por lo que dentro de este grupo no parecen existir diferencias significativas entre los subgrupos; el haz vascular central en estos taxa ocupa de 9/100 a 21/100 partes de la zona central, aún cuando no existe una clara separación entre los subgrupos, en general se aprecia que el subgrupo I" B" es el que ocupa una menor proporción, el I" A" ocupa una proporción intermedia y el I" C" es muy variable. El segundo grupo homogéneo (b) incluye a *Oncidium ampliatum*, *Palumbina candida* y *Psychopsis papilio*, los dos primeros del subgrupo II" A" y el tercero del subgrupo II" B" en donde su haz vascular central ocupa de 59/100 a 61/100 partes de la zona central. El tercero (c) incluye a *Osmoglossum dubium* y *Rossioglossum grande*, el primero del subgrupo II" A" y el segundo del subgrupo II" B", estos taxa contienen un haz vascular central que ocupa la proporción más alta, 69/100 partes de la zona central. *Oncidium cavendishianum* (Ocav2) y *O. cebolleta*, el primero del subgrupo I" A" y el segundo del I" B", así como *Maxillaria cucullata* y *Cuitlaucina pendula* del subgrupo II" A" y *Oncidium pulvinatum* del subgrupo II" B", son significativamente diferentes a los taxa de los grupos homogéneos y entre sí. En términos generales los taxa del grupo II tienen un haz vascular que ocupa una mayor parte de la zona central.

**Largo de células con engrosamiento en región basal (carácter 87).** Para este carácter se forma un grupo homogéneo (a) que incluye a todos los taxa del grupo II, los cuales no contienen células con engrosamientos. Los restantes taxa pertenecen al grupo I, no obstante son significativamente diferentes. Cabe señalar que aún cuando *Oncidium cavendishianum* (Ocav2) y *O. flavovirens* son significativamente diferentes, la diferencia es mínima, ambos taxa pertenecen al subgrupo I" A" y tienen un largo que va de 165 a 166  $\mu\text{m}$ . Así mismo *Oncidium microchilum* (Omic2) y *O. splendidum* son significativamente diferentes, ambos pertenecen al mismo subgrupo I" A" y tienen las células con engrosamientos más largas, de 219 a 220  $\mu\text{m}$ .

**Ancho de células con engrosamiento en región basal (carácter 88).** Para este carácter se forman dos grupos homogéneos, el primero (a) que incluye a todas las especies del grupo II que no contienen células con engrosamientos. El segundo (b) incluye a *Oncidium microchilum* (Omic2) y *Trichocentrum hoegei*, el primero del subgrupo I" A" y el segundo del subgrupo I" C", tienen un ancho de 117  $\mu\text{m}$ . Los taxa restantes pertenecen al grupo I y son significativamente diferentes a los taxa que forman los grupos homogéneos y entre sí.

**Grosor de pared del engrosamiento en región basal (carácter 89).** Para este carácter se forman cinco grupos homogéneos. Uno de ellos y el más grande (a) agrupa a todos los taxa del grupo II, los cuales se caracterizan por no contener células con engrosamientos. Los otros grupos homogéneos se forman entre los taxa del grupo I que sí contienen este tipo de células. Dentro de éstos el primero (b) incluye a *Trichocentrum hoegei* del subgrupo I" C" y *Oncidium microchilum* (Omic1) del I" A", con un grosor de 3  $\mu\text{m}$ . El segundo grupo homogéneo (c) incluye a *Oncidium bicallosum* del subgrupo I" A" y *O. cebolleta* del I" B", con un grosor de 4  $\mu\text{m}$ . El tercer grupo (d) incluye a las dos muestras de *Oncidium cavendishianum*, *O. splendidum* y la otra muestra de *O. microchilum* (Omic2), todos ellos del subgrupo I" A", con un grosor de 4.4  $\mu\text{m}$ . El cuarto y último grupo homogéneo (e) incluye a *Oncidium luridum* y *O. flavovirens* del subgrupo I" A", con un grosor de 5  $\mu\text{m}$ . Los taxa restantes son significativamente diferentes a los taxa que forman los grupos homogéneos y entre sí. Dentro del grupo I, en general, se observa que los taxa del subgrupo I" C" contienen células con engrosamientos delgados (3  $\mu\text{m}$ ) a excepción de una de las muestras de *Oncidium microchilum* (Omic1), los demás taxa del subgrupo I" A" tienen engrosamientos anchos (4 a 5  $\mu\text{m}$ ). Por último *Oncidium ascendens* del subgrupo I" B" se distingue por tener

los engrosamientos más anchos (6.3  $\mu\text{m}$ ) mientras que *O. cebolleta*, el otro integrante de este subgrupo los tiene menos anchos (4  $\mu\text{m}$ ).

### C. DESCRIPCIÓN ANATÓMICA DE LOS GRUPOS Y SUBGRUPOS RESULTANTES.

Como resultado de los análisis numéricos, en el cuadro 8 se presenta la integración de los grupos y subgrupos obtenidos. Los taxa incluidos en el estudio conforman dos grandes grupos. El primero presenta tres subgrupos: las especies conocidas como "orejas de burro", conforman el subgrupo I "A", éste incluye a *Oncidium bicallosum*, *O. cavendishianum*, *O. flavovirens*, *O. luridum*, *O. microchilum*, *O. splendidum* y *O. stramineum*; el segundo subgrupo I "B" incluye a las especies conocidas como "colas de rata" representadas por *Oncidium ascendens* y *O. cebolleta* y el tercer subgrupo I "C" contiene a las especies *Trichocentrum albiflorum*, *T. hoegei* y *Trichopilia tortilis*. El segundo grupo incluye dos subgrupos: el primero o subgrupo II "A" incluye a *Oncidium ampliatum*, *Cuitlauzina pendula*, *Maxillaria cucullata*, *Osmoglossum dubium* y *Palumbina candida*; el segundo o subgrupo II "B" incluye a *Oncidium pulvinatum*, *Psychopsis papilio* y *Rossioglossum grande*.

Cuadro 8. Grupos y subgrupos resultantes.

GRUPO I.		
Subgrupo "A"	Subgrupo "B"	Subgrupo "C"
<i>Oncidium bicallosum</i>	<i>Oncidium ascendens</i>	<i>Trichocentrum albiflorum</i>
<i>Oncidium cavendishianum</i>	<i>Oncidium cebolleta</i>	<i>Trichocentrum hoegei</i>
<i>Oncidium flavovirens</i>		<i>Trichopilia tortilis</i>
<i>Oncidium luridum</i>		
<i>Oncidium microchilum</i>		
<i>Oncidium splendidum</i>		
<i>Oncidium stramineum</i>		
GRUPO II.		
Subgrupo "A"	Subgrupo "B"	
<i>Oncidium ampliatum</i>	<i>Oncidium pulvinatum</i>	
<i>Cuitlauzina pendula</i>	<i>Psychopsis papilio</i>	
<i>Maxillaria cucullata</i>	<i>Rossioglossum grande</i>	
<i>Osmoglossum dubium</i>		
<i>Palumbina candida</i>		

A continuación se presenta la descripción anatómica para cada uno de los subgrupos, ésta incluye el nombre de los taxa, el tipo de hoja y la descripción anatómica de la parte media y basal de la misma, los valores numéricos que se mencionan corresponden a los valores mínimos y máximos globales para cada carácter en cada subgrupo. En las figuras 9 a 38 se ilustran las características relevantes para cada subgrupo.

## 1. GRUPO I.

### 1.1. Subgrupo I "A"

Incluye a las especies: *Oncidium bicallosum*, *O. cavendishianum*, *O. flavovirens*, *O. luridum*, *O. microchilum*, *O. splendidum* y *O. stramineum*.

En este subgrupo los taxa se caracterizan por tener hojas conduplicadas y suculentas, son conocidas como "orejas de burro".

#### Parte media de la hoja:

**Epidermis adaxial vista superficial:** tricomas sobre la epidermis en *O. cavendishianum*, *O. flavovirens*, *O. microchilum*, *O. splendidum* (Fig. 9) y *O. stramineum*, sin tricomas en *O. bicallosum* y *O. luridum*; micropapilas cuticulares presentes en *O. bicallosum*, *O. cavendishianum* y *O. luridum*; macropapilas cuticulares en *O. microchilum*, *O. splendidum* y *O. stramineum*; macropapilas epidérmicas en *O. flavovirens*; células epidérmicas distribuidas en hileras paralelas al eje longitudinal de la hoja o en forma aleatoria como en *O. cavendishianum* y en *O. splendidum*; en general las células de la epidermis son poligonales o rectangulares en *O. flavovirens*; las células de 66  $\mu\text{m}$  en *O. splendidum* a 106  $\mu\text{m}$  de largo en *O. bicallosum*, de 51  $\mu\text{m}$  en *O. luridum* a 63  $\mu\text{m}$  de ancho en *O. microchilum*; todas las células con rebordes angulares y paredes anticlinales de 4  $\mu\text{m}$  en *O. stramineum* a 10  $\mu\text{m}$  de grosor en *O. microchilum*; patrón cross-Nicol ausente en la mayoría de las especies y presente en *O. flavovirens*, *O. microchilum*, *O. splendidum* y *O. stramineum*.

**Vista transversal:** cutícula adaxial de 5  $\mu\text{m}$  en *O. luridum* a 18  $\mu\text{m}$  de grosor en *O. splendidum*; las células de forma obloide, de clavija, cuadrada, en domo o cónica; paredes periclinales externas siempre engrosadas a excepción de *O. splendidum*, las periclinales internas generalmente delgadas a excepción de *O. flavovirens*, y las anticlinales en general delgadas o gruesas en *O. flavovirens*.

**Epidermis abaxial vista superficial:** papilas presentes, micropapilas de 8 a 9  $\mu\text{m}$  de longitud, macropapilas de 9  $\mu\text{m}$  en *O. stramineum* a 34  $\mu\text{m}$  de longitud en *O. splendidum*; de 2 a 7 micropapilas o una macropapila por célula epidérmica, con células distribuidas en hileras paralelas al eje longitudinal de la hoja o en forma alterna como en *O. bicallosum* y *O. cavendishianum* (Fig. 15); células de forma poligonal o de cuadrada a rectangular en *O. microchilum*; las células de 58  $\mu\text{m}$  en *O. splendidum* a 96  $\mu\text{m}$  de largo en *O. cavendishianum*, 46  $\mu\text{m}$  de ancho en *O. splendidum* a 71  $\mu\text{m}$  en *O. cavendishianum*, con rebordes angulares y paredes anticlinales de 3  $\mu\text{m}$  en *O. splendidum* a 8  $\mu\text{m}$  de grosor en *O. flavovirens*; patrón cross-Nicol presente en *O. cavendishianum*, *O. flavovirens*, *O. microchilum*, *O. splendidum* y *O. stramineum*, ausente en *O. bicallosum* y *O. luridum*.

**Vista transversal:** cutícula abaxial de 7  $\mu\text{m}$  en *O. luridum* a 20  $\mu\text{m}$  de grosor en *O. splendidum*; células de forma obloide, piriforme, hexagonal, de clavija, cuadrada ó cónica; sus paredes periclinales externas en general engrosadas a excepción de *O. splendidum*; las periclinales internas en general delgadas a excepción de *O. flavovirens*; y las anticlinales delgadas a excepción de *O. flavovirens*.

**Estomas:** ubicados en ambas epidermis, por lo general distribuidos en forma alterna o en hileras paralelas al eje longitudinal de la hoja como en *O. microchilum* y *O. stramineum*; de 33  $\mu\text{m}$  en *O. splendidum* a 54  $\mu\text{m}$  de largo en *O. cavendishianum*; índice estomático de 3 en *O. flavovirens* a 8 en *O. luridum*; la mayoría de las especies con estomas semihundidos con respecto al nivel de las células epidérmicas adyacentes, *O. luridum* con estomas al nivel y *O. splendidum* con estomas hundidos; con 4 ó 5 células epidérmicas asociadas a las oclusivas, en apariencia dos células notoriamente distintas al resto de las células epidérmicas, consideradas como células subsidiarias y sólo en *O. microchilum* cuatro células distintas; células adyacentes a las oclusivas sin papilas; células oclusivas sin reborde cuticular interno y con reborde cuticular externo presente; collar cuticular presente o ausente en *O. bicallosum*; células oclusivas sin estriaciones; cámara subestomática inconspicua en *O. bicallosum* y *O. flavovirens* y conspicua en *O. cavendishianum*, *O. luridum*, *O. microchilum*, *O. splendidum* y *O. stramineum*.



**Hipodermis adaxial:** ausente en todas las especies.

**Mesofilo:** con células de forma obloide, elipsoide ó isodiamétrica; con parénquima en empalizada y esponjoso o sólo con parénquima esponjoso como en *O. bicallosum*, *O. splendidum* y *O. stramineum* (Fig. 21), en las especies con ambos tipos de parénquima el de empalizada ocupa una proporción de 19 a 59/100 partes del mesofilo y el esponjoso ocupa una proporción de 41 al 81/100 partes del mesofilo; el grosor mínimo del mesofilo de 578 a 1630  $\mu\text{m}$  como en *O. microchilum* (Fig. 22) y el grosor máximo de 1887 a 9240  $\mu\text{m}$ , el promedio del grosor del mesofilo de 1233  $\mu\text{m}$  en *O. flavovirens* a 4880  $\mu\text{m}$  en *O. luridum*.

**Células con engrosamientos:** de tipo *Cystorchis* (Olatunji y Nengum, 1980), presentes en el mesofilo, los engrosamientos de la pared secundaria son comúnmente gruesos, de 4 a 5  $\mu\text{m}$  de grosor y ampliamente separados, de 160  $\mu\text{m}$  de largo por 120  $\mu\text{m}$  de ancho como en *O. flavovirens* a 339  $\mu\text{m}$  de largo por 190  $\mu\text{m}$  de ancho como en *O. cavendishianum*; con 10 células con engrosamientos por mm en *O. luridum* a 19 células con engrosamientos por mm en *O. flavovirens*, en general los engrosamientos son espiralados y/o reticulados, y sólo espiralados en *O. bicallosum* y *O. cavendishianum*.

**Células buliformes:** ausentes en todas las especies.

**Tejido vascular:** haces vasculares de tipo colateral; generalmente con tres clases de tamaños de haces y sólo en *O. luridum* con cuatro clases; los haces más pequeños sin vaina de esclerénquima en el polo del xilema; en el polo del floema la vaina con 1 a 3 estratos celulares; en los haces de tamaño intermedio la vaina de esclerénquima es ausente o presente, cuando presente entonces de 1 a 2 estratos en el polo del xilema y 2 a 6 estratos celulares en el polo floemático; los haces de mayor tamaño generalmente con una vaina de esclerénquima con 2 a 5 estratos en el polo del xilema, con excepción de *O. splendidum* sin vaina sobre su polo xilemático; pero con vaina de 2 a 9 estratos celulares en el polo floemático. En la mayoría de las especies los haces vasculares están en posición media del mesofilo, en *O. splendidum* en posición adaxial media y en *O. cavendishianum* y *O. microchilum* en posición media abaxial; la distribución de los haces vasculares es paralela en *O. flavovirens* y *O. microchilum*; semialterna en *O. bicallosum*, *O. luridum*, *O. splendidum* y *O. stramineum* o paralela y opuesta en *O. cavendishianum*; el número total de haces vasculares va de 74 a 211 haces, arreglados en 1 ó 4 estratos de haces, *O. flavovirens* con el menor número de estratos y haces totales, *O. microchilum* con el mayor número de estratos y de haces totales; el área mínima de los haces vasculares es de 1963 a 10362  $\mu\text{m}^2$ , el área máxima de 33363 a 332055  $\mu\text{m}^2$  y el promedio del área de los haces vasculares de 18095 en *O. flavovirens* a 167009  $\mu\text{m}^2$  en *O. luridum*.

**Xilema** con traqueidas, parénquima y fibras, fibras ausentes en *O. splendidum* y *O. stramineum*.

Puente de esclerénquima entre xilema y floema generalmente presente, ausente en *O. cavendishianum*, *O. flavovirens* y *O. luridum*.

**Floema** formado por tubos cribosos, células acompañantes y parénquima, este último inconspicuo en *O. flavovirens* y *O. luridum*.

El número de haces vasculares en la zona central generalmente es de 1 hasta 28 en *O. splendidum*, el área del haz vascular central es de 27083  $\mu\text{m}^2$  en *O. flavovirens* a 320673  $\mu\text{m}^2$  en *O. luridum*; el haz central ocupa una proporción de 9/100 de la zona central en *O. cavendishianum* o una proporción de 15/100 en *O. bicallosum* (Fig. 27); zona central sin quilla.

**Haces de fibras no vasculares:** presentes o ausentes en *O. cavendishianum*, presentes en posición abaxial en *O. bicallosum*, y *O. flavovirens*; media abaxial en *O. luridum* y *O. microchilum*; adaxial, media y abaxial en *O. splendidum* o adaxial y abaxial en *O. stramineum*; el número total de haces es de 31 en *O. flavovirens* a 399 en *O. splendidum*, el número de estratos de fibras es de 1 en *O. flavovirens* a 4 en *O. luridum*, el área mínima de los haces de fibras es de 314  $\mu\text{m}^2$  en *O. stramineum* a 2355  $\mu\text{m}^2$  en *O. bicallosum*, el área máxima es de 4396  $\mu\text{m}^2$  en *O. flavovirens* a 32499  $\mu\text{m}^2$  en *O. splendidum* y su promedio de 2826 a 16603  $\mu\text{m}^2$ ; el grosor de la pared de las fibras de 3 a 5  $\mu\text{m}$

**Inclusiones celulares:** estegmata con cuerpos de sílice cónicos siempre presentes sobre las fibras de los haces vasculares y no vasculares; oxalatos de calcio ausentes o presentes en forma de rafidios en *O. microchilum*.

### Parte basal de la hoja (Fig. 33):

**Hipodermis adaxial:** ausente.

**Mesofilo:** con parénquima esponjoso en *O. bicallosum*, *O. cavendishianum*, *O. flavovirens* y *O. luridum*, o con ambos tipos de parénquima en *O. microchilum*, *O. splendidum* y *O. stramineum*; espacios aéreos ausentes.

**Células con engrosamientos:** presentes, con largo mínimo de 60 a 170  $\mu\text{m}$ , largo máximo de 150 a 450  $\mu\text{m}$  y largo promedio de 123  $\mu\text{m}$  en *O. stramineum* a 220  $\mu\text{m}$  en *O. splendidum*; ancho mínimo de 60 a 90  $\mu\text{m}$ , ancho máximo de 100 a 230  $\mu\text{m}$  y ancho promedio de 83  $\mu\text{m}$  en *O. stramineum* a 139  $\mu\text{m}$  en *O. splendidum*; el engrosamiento de 3 a 6  $\mu\text{m}$  de grosor.

**Tejido vascular:** haces vasculares colaterales, total de 58 en *O. flavovirens* a 320 en *O. luridum*, con 2 estratos de haces vasculares en *O. flavovirens* a 7 estratos de haces vasculares en *O. luridum*; el área mínima de los haces de 1963  $\mu\text{m}^2$  en *O. stramineum* a 7850  $\mu\text{m}^2$  en *O. cavendishianum*, el área máxima de 60995  $\mu\text{m}^2$  en *O. flavovirens* a 885873  $\mu\text{m}^2$  en *O. microchilum* y el área promedio de 32421  $\mu\text{m}^2$  en *O. flavovirens* a 445135  $\mu\text{m}^2$  en *O. microchilum*. El número de haces vasculares centrales es de 1 en *O. flavovirens* y *O. stramineum* a 8 en *O. luridum*, el haz vascular central mayor con un área de 51810  $\mu\text{m}^2$  en *O. flavovirens* a 885873  $\mu\text{m}^2$  en *O. microchilum*, el haz vascular central ocupa una proporción de 7/100 a 21/100 partes de la zona central.

**Haces de fibras no vasculares:** presentes, con un total de 4 en *O. cavendishianum* a 356 en *O. luridum*, distribuidas en 1 a 4 estratos, el área mínima de los haces de 707  $\mu\text{m}^2$  en *O. microchilum* y *O. stramineum* a 3847  $\mu\text{m}^2$  en *O. cavendishianum*, la máxima de 3847  $\mu\text{m}^2$  en *O. flavovirens* a 29359  $\mu\text{m}^2$  en *O. splendidum* y la promedio de 2709  $\mu\text{m}^2$  en *O. flavovirens* a 15465  $\mu\text{m}^2$  en *O. splendidum*.

**Inclusiones celulares:** estegmata con cuerpos de sílice cónicos presentes, oxalatos como rafidios presentes, pero en *O. microchilum* los oxalatos en forma de arena.

### 1.2. Subgrupo I "B"

Los taxa de este subgrupo están representados por *Oncidium ascendens* y *O. cebolleta*, tienen hojas rollizas, característica por la cual son conocidos como "colas de rata". En general, estas especies tienen hojas con simetría bilateral y algunos autores las definen como hojas unifaciales (Stern *et al.*, 1994).

### Parte media de la hoja:

**Epidermis adaxial** (Fig. 10): tricomas presentes en *O. cebolleta* y ausentes en *O. ascendens*; en las especies con hojas rollizas la epidermis adaxial está reducida al mínimo, por esta razón no se describen.

**Epidermis abaxial** vista superficial: macropapilas epidérmicas presentes, de 10  $\mu\text{m}$  de longitud en *O. ascendens* y 18  $\mu\text{m}$  en *O. cebolleta*, con una macropapila por célula epidérmica; células distribuidas en hileras paralelas al eje longitudinal de la hoja, de forma rectangular en *O. ascendens* o cuadrado/rectangular en *O. cebolleta* (Fig. 16); las células de 58 a 72  $\mu\text{m}$  de largo por 38 a 52  $\mu\text{m}$  de ancho, en *O. ascendens* las células más angostas pero más largas mientras que en *O. cebolleta* las células más anchas pero más cortas; con rebordes angulares y paredes anticlinales de 3 a 8  $\mu\text{m}$  de grosor, los más angostos en *O. ascendens*; patrón cross-Nicol presente en *O. cebolleta* y ausente en *O. ascendens*.

Vista transversal: cutícula de 3  $\mu\text{m}$  en *O. cebolleta* y de 5  $\mu\text{m}$  en *O. ascendens*; células de forma piriforme o hexagonal en *O. ascendens* y de clavija o domo en *O. cebolleta*; paredes periclinales externas engrosadas y el resto de paredes delgadas.

**Estomas:** sólo en la epidermis abaxial, distribuidos en hileras paralelas al eje longitudinal de la hoja como en *O. cebolleta* o en forma alterna como en *O. ascendens*; de 38 a 43  $\mu\text{m}$  de largo; índice estomático de 4 a 8, *O. ascendens* con menos estomas pero más largos, mientras que *O. cebolleta* con más estomas pero más cortos; estomas semihundidos con respecto al nivel de las células epidérmicas adyacentes; con cuatro células epidérmicas asociadas a las oclusivas y aparentemente dos células morfológicamente diferentes al resto de las epidérmicas; células adyacentes a las oclusivas sin papilas; células oclusivas sin reborde cuticular interno y con reborde cuticular externo presente; collar cuticular presente en *O. cebolleta* y ausente en *O. ascendens*; células oclusivas sin estriaciones; cámara subestomática inconspicua.

**Hipodermis adaxial:** ausente.

**Mesofilo:** con células sólo de forma isodiamétrica en *O. ascendens* (Fig.23) y con células isodiamétricas y obloides en *O. cebolleta*; únicamente parénquima de tipo esponjoso; el diámetro mínimo del mesofilo es de 3234 a 12320  $\mu\text{m}$ , el diámetro máximo de 4235 a 12846  $\mu\text{m}$  y el diámetro promedio de 3735  $\mu\text{m}$  en *O. ascendens* y de 12583  $\mu\text{m}$  en *O. cebolleta*.

**Células con engrosamientos:** de tipo *Cystorchis* en el mesofilo, de 75 a 225  $\mu\text{m}$  de largo por 64 a 150  $\mu\text{m}$  de ancho, las células más grandes en *O. cebolleta*, de 12 a 14 células con engrosamientos por mm, las más abundantes también en *O. cebolleta*; los engrosamientos de tipo espiralados y/o reticulados, grosor del engrosamiento de 3  $\mu\text{m}$ .

**Células buliformes:** ausentes.

**Tejido vascular:** haces vasculares formando 4 a 6 arcos superpuestos, con haces vasculares de tipo colateral. *O. ascendens* con tres clases de tamaños de haces vasculares y *O. cebolleta* con cuatro clases, los haces vasculares más pequeños sin vaina de esclerenquima en el polo del xilema y con 1 a 4 estratos en el polo del floema, los haces vasculares más grandes con 2 a 4 estratos en el polo del xilema y con 5 a 9 estratos en el polo del floema. Hazes vasculares en posición media del mesofilo y con distribución alterna; el número total de 69 a 120, arreglados en 5 ó 6 estratos, *O. ascendens* con menor número de haces vasculares pero con mayor número de estratos; el área mínima de los haces vasculares de 3533 a 10362  $\mu\text{m}^2$ , el área máxima de 60445 a 365025  $\mu\text{m}^2$  y el área promedio de 16499 a 72602  $\mu\text{m}^2$ , *O. cebolleta* con haces vasculares más pequeños.

Xilema orientado hacia la región central del mesofilo, con traqueidas y parénquima.

Puente de esclerenquima: los haces más grandes con un puente de fibras entre el xilema y el floema en *O. ascendens* y ausente en *O. cebolleta*.

Floema orientado hacia la región periférica de la hoja, formado por tubos cribosos y células acompañantes.

Zona central con 4 a 5 haces vasculares centrales, el más prominente con un área de 69080 a 93886  $\mu\text{m}^2$ , *O. ascendens* (Fig. 28), con más haces vasculares en su zona central y el más prominente, mayor en comparación con el de *O. cebolleta*; el haz vascular central ocupa una proporción de 4/100 a 14/100 de la zona central; zona central sin quilla.

**Haces de fibras no vasculares:** presentes, con posición abaxial; el número total de haces va de 139 a 149 haces, el número de estratos de 1 a 3, *O. cebolleta* con el menor número de haces de fibras y de estratos; el área mínima de los haces de fibras de 393 a 1963  $\mu\text{m}^2$ , la máxima de 3827 a 8478  $\mu\text{m}^2$  y la promedio de 2110 a 5220  $\mu\text{m}^2$ , los haces más pequeños en *O. ascendens*; el grosor de la pared de las fibras de 4 a 5  $\mu\text{m}$ .

**Inclusiones celulares:** estegmata con cuerpos de sílice cónicos presentes sobre las fibras de los haces vasculares y no vasculares; oxalatos de calcio presentes en forma de rafidios; sólo en *O. ascendens* gránulos de almidón cruciformes.

## Parte basal de la hoja:

**Hipodermis adaxial:** ausente.

**Mesofilo:** con parénquima esponjoso; espacios aéreos presentes en *O. cebolleta* y ausentes en *O. ascendens*; células con engrosamientos presentes, con largo mínimo de 90 a 160  $\mu\text{m}$ , largo máximo de 220 a 230  $\mu\text{m}$  y largo promedio de 147 a 197  $\mu\text{m}$ ; ancho mínimo de 70 a 90  $\mu\text{m}$ , ancho máximo de 110 a 220  $\mu\text{m}$  y ancho promedio de 89 a 151  $\mu\text{m}$ , las células más pequeñas en *O. ascendens*; el engrosamiento de 4 a 6  $\mu\text{m}$  de grosor.

**Tejido vascular:** con haces vasculares colaterales, de 48 a 177 haces, organizados en 4 a 8 estratos, *O. ascendens* con menor número de haces vasculares y de estratos; el área mínima de los haces vasculares es de 2375 a 2826  $\mu\text{m}^2$ , la máxima de 24531 a 70650  $\mu\text{m}^2$  y la promedio de 21260 a 57606  $\mu\text{m}^2$ ; el número de haces vasculares centrales va de 1 a 3, el haz vascular más prominente con un área de 37366 a 109900  $\mu\text{m}^2$ ; ocupa una proporción de 5/100 a 11/100 de la zona central.

**Haces de fibras no vasculares:** presentes, con un total de 70 a 216 haces, distribuidos en 1 ó 2 estratos, el área mínima de los haces de fibras de 314 a 962  $\mu\text{m}^2$  la máxima de 2355 a 7536  $\mu\text{m}^2$  y la promedio de 1335 a 4249  $\mu\text{m}^2$ .

**Inclusiones celulares:** estegmata con cuerpos de sílice cónicos presentes, oxalatos presentes en forma de rafidios, gránulos de almidón cruciformes sólo presentes en *O. ascendens*.

### 1.3. Subgrupo I "C"

El tercer subgrupo está representado por *Trichocentrum albiflorum*, *T. hoegei* y *Trichopilia tortilis*, se caracteriza por tener hojas conduplicadas y suculentas.

## Parte media de la hoja:

**Epidermis adaxial vista superficial:** tricomas presentes; micropapilas cuticulares presentes, de 6 a 9  $\mu\text{m}$  de longitud, las más grandes en *T. albiflorum*; de 2 a 11 papilas por célula epidérmica, las más abundantes en *T. tortilis*; células distribuidas en forma alterna, de forma poligonal, con un largo de 64 a 76  $\mu\text{m}$  y un ancho de 57 a 62  $\mu\text{m}$ , las más largas en *T. tortilis* y las más anchas en *T. hoegei* (Fig. 11); células con rebordes angulares, paredes anticlinales de 3  $\mu\text{m}$  de grosor, patrón cross-Nicol presente sólo en *T. albiflorum*.

Vista transversal: cutícula de 4 a 6  $\mu\text{m}$  de grosor, el mayor grosor en *T. hoegei*; células epidérmicas de forma obloide o domo; sus paredes periclinales externas gruesas y el resto delgadas.

**Epidermis abaxial vista superficial:** micropapilas cuticulares presentes, similares a las observadas en la epidermis adaxial; células distribuidas en forma alterna ó en hileras paralelas al eje longitudinal de la hoja en *T. albiflorum* (Fig. 17), de forma poligonal con un largo de 57 a 67  $\mu\text{m}$  y un ancho de 52 a 72  $\mu\text{m}$ , las más largas en *T. albiflorum* y las más anchas en *T. hoegei*; células con rebordes angulares en las dos especies de *Trichocentrum* y curvados en *Trichopilia*, paredes anticlinales de 3  $\mu\text{m}$  de grosor; patrón cross-Nicol presente sólo en *T. albiflorum*.

Vista transversal: cutícula de 3 a 5  $\mu\text{m}$ , el mayor grosor en *Trichocentrum hoegei*; células epidérmicas de forma obloide o domo; pared periclinal externa gruesa y el resto delgadas.

**Estomas:** sobre ambas superficies, distribuidos de forma alterna, de 28 a 38  $\mu\text{m}$  de longitud; índice estomático de 3 a 4, *T. tortilis* con estomas más grandes pero menos abundantes, *T. hoegei* con estomas más pequeños pero más abundantes; estomas a nivel de las células epidérmicas adyacentes o semihundidos en *T. albiflorum*, con 4 a 5 células epidérmicas asociadas a las oclusivas, *T. tortilis* con dos células asociadas a las

oclusivas morfológicamente distintas al resto de las epidérmicas, las dos especies de *Trichocentrum* con 4 ó 5 células morfológicamente distintas; las asociadas sin papilas; células oclusivas sin reborde cuticular interno y con reborde cuticular externo presente; collar cuticular ausente; células oclusivas sin estriaciones; cámara subestomática inconspicua ó conspicua en *T. tortilis*.

**Hipodermis adaxial:** ausente.

**Mesofilo** (Fig. 24): con células de forma obloide en el extremo adaxial e isodiamétricas en el extremo abaxial en las dos especies de *Trichocentrum*, mientras que en *T. tortilis* las células en su mayoría isodiamétricas y algunas obloides; con parénquima en empalizada y esponjoso, con una proporción de 24 a 58/100 partes de parénquima en empalizada y una proporción de 42 a 76/100 partes de parénquima esponjoso; grosor mínimo de mesofilo de 880 a 1110  $\mu\text{m}$ , grosor máximo de 2020 a 2200  $\mu\text{m}$  y el grosor promedio de 1540 a 1585  $\mu\text{m}$ .

**Células con engrosamientos:** de tipo *Cystorchis* presentes en el mesofilo, de 182 a 199  $\mu\text{m}$  de largo por 121 a 128  $\mu\text{m}$  de ancho, con 23 a 29 células por mm, los engrosamientos son espiralados, el engrosamiento de 3  $\mu\text{m}$  de grosor.

**Células buliformes:** ausentes.

**Tejido vascular:** haces vasculares de tipo colateral. En todas las especies tres clases de tamaños de haces vasculares, los haces más pequeños sin vaina de esclerénquima en el polo del xilema y ocasionalmente una vaina de un estrato en el polo del floema, los haces medianos sin o con una vaina de esclerénquima de un estrato en el polo del xilema y 1 ó 2 estratos en el polo del floema, los haces más grandes con una vaina de 2 ó 3 estratos en el polo del xilema y con 1 ó 2 estratos en el polo del floema. Los haces vasculares en posición media del mesofilo, de distribución paralela con un total de 25 a 28 haces vasculares, arreglados en un estrato, el área mínima de los haces es de 1963 a 7065  $\mu\text{m}^2$ , la máxima de 15543 a 32656  $\mu\text{m}^2$  y la promedio de 8753 a 19861  $\mu\text{m}^2$ , los haces más pequeños en *T. hoegei* y los más grandes en *T. albiflorum*.

**Xilema** exclusivamente con traqueidas y parénquima.

**Puente de esclerénquima:** sólo presente en *T. hoegei* entre el xilema y el floema.

**Floema** con tubos cribosos, células acompañantes y parénquima.

Zona central con un haz vascular, el área del haz vascular central de 16407  $\mu\text{m}^2$  en *T. hoegei* (Fig. 29) a 34148  $\mu\text{m}^2$  en *T. albiflorum*, ocupa una proporción de 11/100 a 15/100 de la zona central; zona central sin quilla.

**Haces de fibras no vasculares:** ausentes.

**Inclusiones celulares:** estegmata con cuerpos de sílice cónicos ausentes, oxalatos de calcio como rafidios o en arena en *T. tortilis*, gránulos de almidón cruciformes en *Trichocentrum*.

**Parte basal de la hoja** (Fig. 34):

**Hipodermis adaxial:** ausente.

**Mesofilo:** con parénquima en empalizada en *Trichocentrum* y esponjoso en *Trichopilia*, espacios aéreos ausentes.

**Células con engrosamientos:** presentes (Fig. 37), con un largo mínimo de 80 a 120  $\mu\text{m}$ , un máximo de 180 a 260  $\mu\text{m}$  y un promedio de 134 a 178  $\mu\text{m}$ , las más largas en *T. albiflorum*; con un ancho mínimo de 70 a 90  $\mu\text{m}$ , un máximo de 130 a 210  $\mu\text{m}$  y un promedio de 96 a 133  $\mu\text{m}$ , las más anchas en *T. albiflorum*, el engrosamiento de 3  $\mu\text{m}$  de grosor.

**Tejido vascular:** con 19 a 29 haces vasculares colaterales paralelos distribuidos en 1 ó 2 estratos; el área mínima de los haces de 1963 a 2826  $\mu\text{m}^2$ , la máxima de 19625 a 36032  $\mu\text{m}^2$  y la promedio de 12639 a 18998  $\mu\text{m}^2$ . Zona central con un solo haz vascular y un área de 22451 a 28260  $\mu\text{m}^2$ , ocupa una proporción de 9/100 a 16/100 de la zona central.

**Haces de fibras no vasculares:** ausentes.

**Inclusiones celulares:** estegmatas ausentes, oxalatos de calcio presentes como rafidios, sin otros contenidos celulares

## 2. GRUPO II.

### 2.1. Subgrupo II "A"

Incluye a las especies: *Cuitlauzina pendula*, *Oncidium ampliatum*, *Osmoglossum dubium*, *Palumbina candida* e incluso *Maxillaria cucullata* (subtribu Maxillarieae). Todas ellas con hojas conduplicadas.

#### Parte media de la hoja:

**Epidermis adaxial** vista superficial: tricomas ausentes o presentes en la epidermis en *C. pendula* y *O. dubium*; papilas en general ausentes; con células distribuidas en hileras paralelas al eje longitudinal de la hoja, con frecuencia las células de forma cuadrada a rectangular o poligonal en *M. cucullata* (Fig. 14), células de 43 a 74  $\mu\text{m}$  de largo por 25 a 40  $\mu\text{m}$  de ancho, las más chicas en *O. dubium* (Fig. 12) y las más grandes en *O. ampliatum*, células en general con rebordes curvados ó angulares en *M. cucullata*, pared anticlinal con 3 a 8  $\mu\text{m}$  de grosor, las más gruesas en *O. ampliatum*; patrón cross-Nicol ausente.

Vista transversal: cutícula de 5  $\mu\text{m}$  en *O. dubium* a 19  $\mu\text{m}$  en *C. pendula*; células epidérmicas de forma obloide, en domo o rectangulares en *M. cucullata*, todas sus paredes gruesas excepto *P. candida* con las periclinales externas gruesas y las demás delgadas.

**Epidermis abaxial** (Fig. 18): micropapilas presentes y de tipo cuticular sobre la epidermis en *O. ampliatum*, de 8  $\mu\text{m}$  de altura, con una micropapila por célula epidérmica; células distribuidas en hileras paralelas al eje longitudinal de la hoja, células de forma cuadrada a rectangular, poligonal en *O. ampliatum* o rectangular en *M. cucullata*, células de 28 a 63  $\mu\text{m}$  de largo por 14 a 47  $\mu\text{m}$  de ancho, las más grandes en *O. ampliatum*; células con rebordes curvados angulares en *O. ampliatum*; pared anticlinal de 3 a 5  $\mu\text{m}$  de grosor, las más gruesas en *O. ampliatum*; patrón cross-Nicol ausente.

Vista transversal: cutícula de 3  $\mu\text{m}$  en *O. dubium* a 14  $\mu\text{m}$  en *C. pendula*; células epidérmicas de forma obloide, domo, cuadradas o clavija, todas sus paredes comunmente gruesas o las periclinales gruesas y las anticlinales delgadas en *O. ampliatum*.

**Estomas:** sólo en la epidermis abaxial, distribuidos en hileras paralelas al eje longitudinal de la hoja o en forma alterna en *O. ampliatum* y *C. pendula* (Fig. 18), estomas de 27 a 40  $\mu\text{m}$  de largo, los más grandes en *M. cucullata*, índice estomático de 6 a 11, los más abundantes en *O. ampliatum*, estomas a nivel de las células epidérmicas adyacentes o semihundidos en *C. pendula* y *M. cucullata*, con 4 ó 5 células epidérmicas asociadas a las oclusivas, en general con dos células asociadas a las oclusivas morfológicamente distintas al resto de las epidérmicas y con 2 a 5 células morfológicamente distintas en *O. ampliatum*; papilas sobre las células adyacentes ausentes, células oclusivas sin reborde cuticular interno, collar cuticular ausente o presente en *C. pendula* y *M. cucullata*; células oclusivas sin estriaciones excepto en *O. dubium*; cámara subestomática inconspicua o conspicua en *M. cucullata*.

**Hipodermis adaxial:** presente, con 1 a 3 estratos de células, continuas en *O. ampliatum* y *C. pendula* o discontinuas en *O. dubium*, *P. candida* y *M. cucullata*, células de la hipodermis de forma rectangular o de cuadrada o rectangular en *M. cucullata*, células orientadas con su eje longitudinal paralelo al eje longitudinal de la hoja, con 55 a 115  $\mu\text{m}$  de largo por 34 a 74  $\mu\text{m}$  de ancho, las más chicas en *O. dubium* y las más grandes en *O. ampliatum*, células con pared de esclerénquima o de celulosa en *C. pendula*, el grosor de la pared de 3 a 8  $\mu\text{m}$ , la pared más gruesa en *O. ampliatum*.

**Mesofilo:** en general con células de forma obloide, elipsoide e isodiamétrica o sólo con células isodiamétricas en *P. candida* (Fig. 25); exclusivamente con parénquima esponjoso o con parénquima en empalizada y esponjoso en *O. ampliatum* y *C. pendula*, el parénquima en empalizada ocupa una proporción de 48/100 al 63/100 del mesofilo, el grosor mínimo del mesofilo de 125 a 350  $\mu\text{m}$ , el máximo de 250 a 1580  $\mu\text{m}$  y el promedio de 188  $\mu\text{m}$  en *P. candida* a 965  $\mu\text{m}$  en *O. ampliatum*.

**Células con engrosamientos:** ausentes.

**Células buliformes:** presentes, con frecuencia en la zona central de la hoja en posición hipodérmica adaxial o además cerca de los márgenes de la hoja en posición abaxial en *M. cucullata*; con 1 a 4 estratos de células, el largo mínimo de las células de 30 a 150  $\mu\text{m}$ , el máximo de 55 a 560  $\mu\text{m}$  y el promedio de 48 a 355  $\mu\text{m}$ , las células más largas en *O. ampliatum*; el ancho mínimo de las células de 20 a 60  $\mu\text{m}$ , el máximo de 30 a 110  $\mu\text{m}$  y el promedio de 25  $\mu\text{m}$  en *P. candida* a 85  $\mu\text{m}$  en *O. ampliatum*.

**Tejido vascular:** haces vasculares colaterales. Hazes vasculares con tres clases de tamaños, los más pequeños sin una vaina de esclerénquima o con vaina de cuatro estratos en el polo del xilema y con 1 a 2 estratos en el polo del floema, los haces medianos con una vaina de 2 a 4 estratos sobre el polo del xilema y con 2 a 3 estratos sobre el polo del floema, los haces más grandes con una vaina de 2 a 3 estratos en el polo del xilema y con 3 a 7 estratos en el polo del floema. Hazes vasculares en posición media o adaxial media en *O. ampliatum*, haces con distribución paralela, número total de haces de 47 a 93 distribuidos en un estrato, área mínima de venas de 2159 a 18840  $\mu\text{m}^2$ , área máxima de 13738 a 408200  $\mu\text{m}^2$  y área promedio de 7106  $\mu\text{m}^2$  en *P. candida* a 213520  $\mu\text{m}^2$  en *O. ampliatum*.

**Xilema** con traqueidas y parénquima o con parénquima y fibras en *O. ampliatum* y *M. cucullata*.

**Puente de esclerénquima:** presente entre el xilema y el floema sólo en *P. candida* y *M. cucullata*.

**Floema** en general con tubos cribosos, células acompañantes y parénquima o sin parénquima en *O. dubium* y *M. cucullata*.

**Zona central** con un haz vascular, área del haz vascular central de 5299  $\mu\text{m}^2$  en *P. candida* (Fig. 30) a 109900  $\mu\text{m}^2$  en *O. ampliatum*, ocupa una proporción de 36/100 al 60/100 de la zona central, quilla ausente.

**Haces de fibras no vasculares:** presentes, en posición adaxial y abaxial en *O. dubium*, adaxial media y abaxial en *P. candida* y *M. cucullata*, media y abaxial en *O. ampliatum* y sólo abaxial en *C. pendula*, número total de haces de fibras de 102 a 890, los más abundantes en *M. cucullata*, distribuidos en 1 a 5 estratos, área mínima de haces de fibras de 236 a 707  $\mu\text{m}^2$ , máxima de 2159 a 7850  $\mu\text{m}^2$  y promedio de 1276 a 4170  $\mu\text{m}^2$ , los más grandes en *O. ampliatum*; grosor de pared de fibras de 3  $\mu\text{m}$ .

**Inclusiones celulares:** estegmata con cuerpos de sílice cónicos presentes, sobre las fibras de los haces vasculares y no vasculares; oxalatos de calcio presentes como rafidios o ausentes en *O. ampliatum*.

**Parte basal de la hoja** (Fig. 35):

**Hipodermis adaxial:** ausente.

**Mesofilo:** con parénquima esponjoso o en empalizada y esponjoso como en *O. dubium*; espacios aéreos presentes.

**Células con engrosamientos:** ausentes.

**Tejido vascular:** total de haces vasculares de 22 a 90, los más numerosos en *M. cucullata*, haces distribuidos en 1 a 3 estratos, el área mínima de haces vasculares de 1766 a 3062  $\mu\text{m}^2$ , la máxima de 11775 a 576504  $\mu\text{m}^2$  y la promedio de 12122 a 289430  $\mu\text{m}^2$ , los haces más grandes en *O. ampliatum*.

Zona central con dos haces vasculares excepto por *O. dubium* y *P. candida* con un haz vascular, área del haz vascular central de 40271 a 576504  $\mu\text{m}^2$ , ocupa una proporción de 33/100 al 69/100 de la zona central.

**Haces de fibras no vasculares:** presentes, total de haces de fibras de 32 a 262 distribuidos en 1 a 4 estratos, el área mínima de haces de fibras de 236 a 707  $\mu\text{m}^2$ , la máxima de 2355 a 11226  $\mu\text{m}^2$  y la promedio de 1335 a 5967  $\mu\text{m}^2$ , los más abundantes y grandes en *O. ampliatum*.

**Inclusiones celulares:** estegmata con cuerpos de sílice cónicos presentes (Fig. 38); oxalatos de calcio presentes como rafidios o ausentes en *O. ampliatum* y *C. pendula*; otros contenidos no determinados presentes en *O. dubium* y *P. candida*.

## 2.2. Subgrupo II "B"

Este incluye a las especies *Oncidium pulvinatum*, *Psychopsis papilio* y *Rossioglossum grande*, todas ellas con hojas conduplicadas.

### Parte media de la hoja:

**Epidermis adaxial** vista superficial: tricomas presentes; micropapilas cuticulares en *O. pulvinatum* y *R. grande*, macropapilas epidérmicas en *P. papilio*; las micropapilas de 5 a 8  $\mu\text{m}$  de altura y las macropapilas de 24  $\mu\text{m}$ ; de 6 a 13 micropapilas y una macropapila por célula epidérmica; células distribuidas en hileras paralelas al eje longitudinal de la hoja, células de forma poligonal de 70 a 150  $\mu\text{m}$  de largo por 46 a 81  $\mu\text{m}$  de ancho, las más grandes en *R. grande*; células con rebordes angulares y pared anticlinal de 5 a 13  $\mu\text{m}$  de grosor, las más gruesas en *R. grande*; patrón cross-Nicol ausente en *O. pulvinatum* y *R. grande*, presente en *P. papilio* (Fig. 13).

Vista transversal: cutícula de 3 a 11  $\mu\text{m}$  de grosor; células epidérmicas de forma de clavija, domo, obloide o incluso deltoide en *P. papilio*; en *O. pulvinatum* y *R. grande* la pared periclinal externa gruesa y el resto de las paredes delgadas, pero en *P. papilio* la pared periclinal externa y anticlinales gruesas, mientras que la periclinal interna delgada.

**Epidermis abaxial** vista superficial: tricomas presentes; micropapilas cuticulares en *O. pulvinatum* y *R. grande*, macropapilas epidérmicas en *P. papilio*; las micropapilas de 5 a 8  $\mu\text{m}$  de altura y las macropapilas de 24  $\mu\text{m}$ ; de 6 a 13 micropapilas y una macropapila por célula epidérmica; células distribuidas en hileras paralelas al eje longitudinal de la hoja en *O. pulvinatum* y en forma alterna en *P. papilio* (Fig. 19) y *R. grande*, la forma de las células es poligonal o rectangular en *O. pulvinatum*, las células de 75 a 100  $\mu\text{m}$  de largo por 32 a 69  $\mu\text{m}$  de ancho, las más chicas en *O. pulvinatum* y las más grandes en *P. papilio*; rebordes angulares o curvados como en *O. pulvinatum* y pared anticlinal de 3 a 8  $\mu\text{m}$  en *O. pulvinatum*; patrón cross-Nicol ausente o presente en *P. papilio*.

Vista transversal: cutícula abaxial de 1  $\mu\text{m}$  en *R. grande* a 9  $\mu\text{m}$  de grosor en *O. pulvinatum*; células de forma de clavija, domo, obloide o incluso deltoide en *P. papilio*; en *O. pulvinatum* y *R. grande* la pared periclinal externa gruesa y el resto de las paredes delgadas, sin embargo, en *P. papilio* la pared periclinal externa y anticlinales gruesas mientras que la periclinal interna delgada.

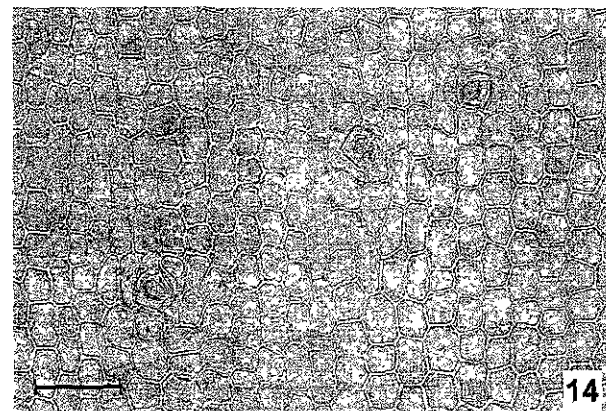
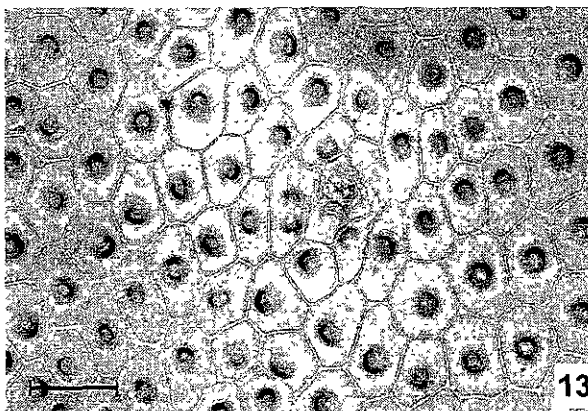
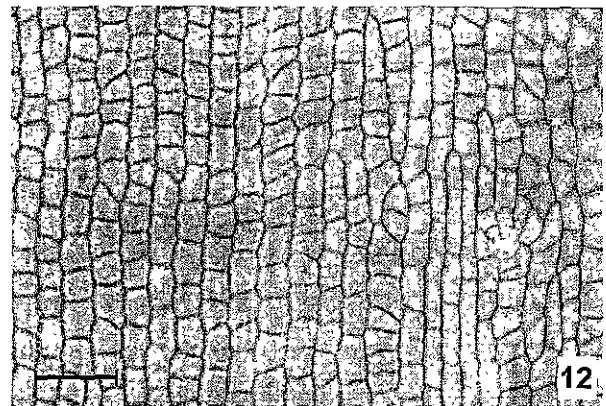
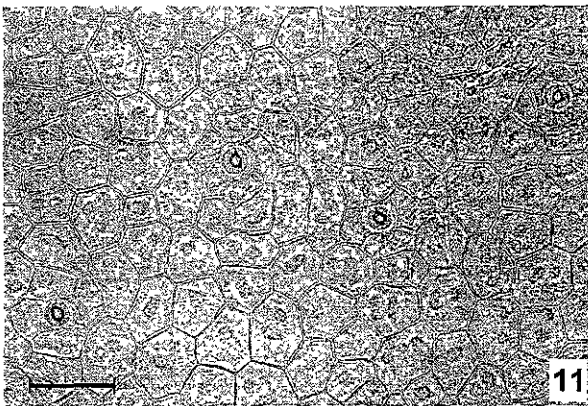
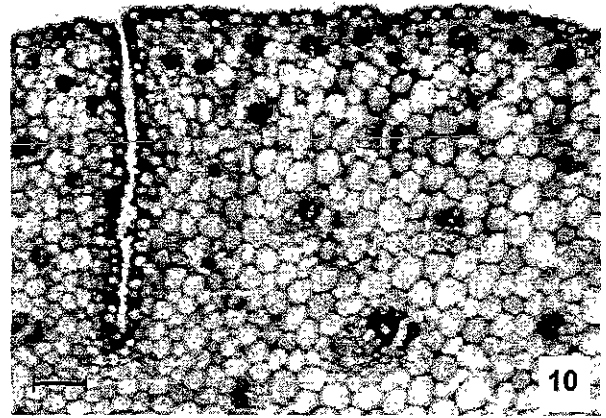
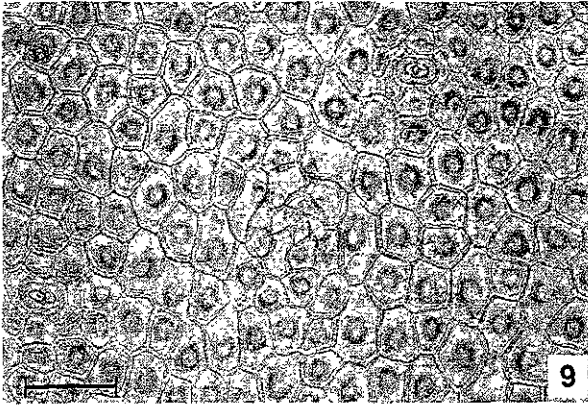
**Estomas:** distribuidos en la epidermis abaxial o en ambas epidermis en *O. pulvinatum*, arreglados en forma alterna, estomas de 21 a 57  $\mu\text{m}$  de largo, los más grandes en *R. grande*; índice estomático de 6, estomas semihundidos con respecto a las células epidérmicas adyacentes o al nivel en *R. grande*, con 4 ó 5 células



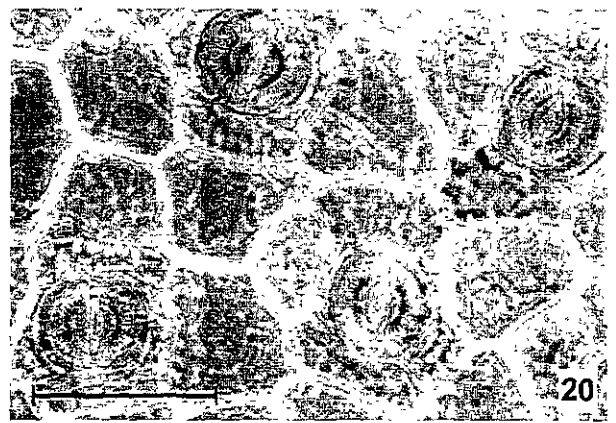
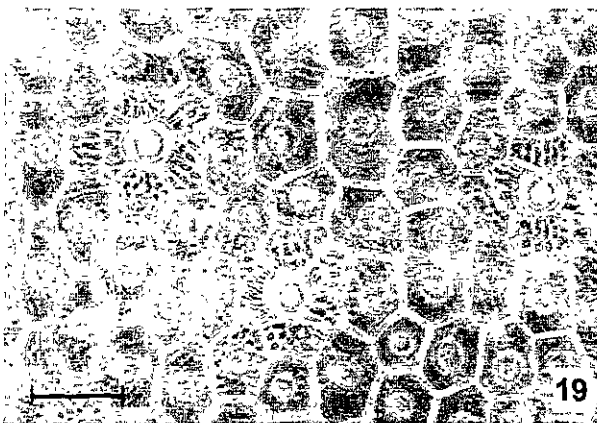
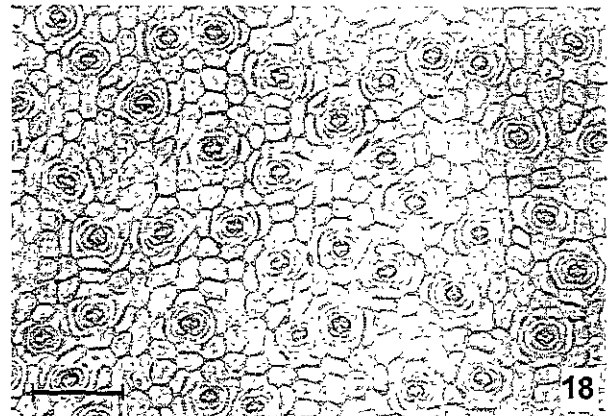
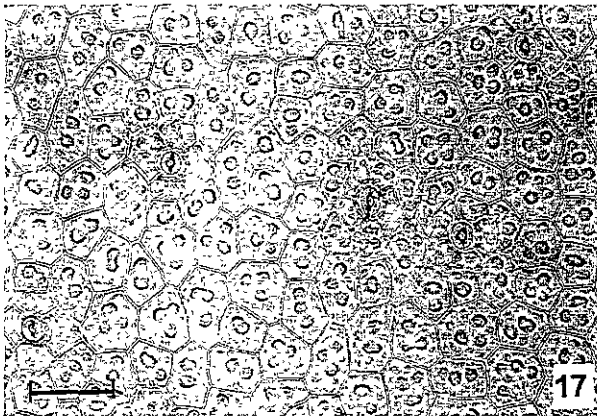
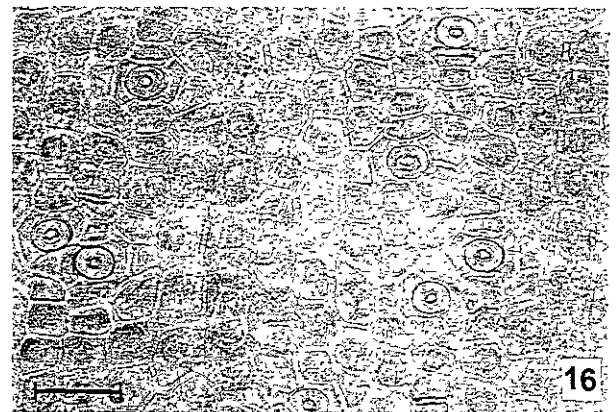
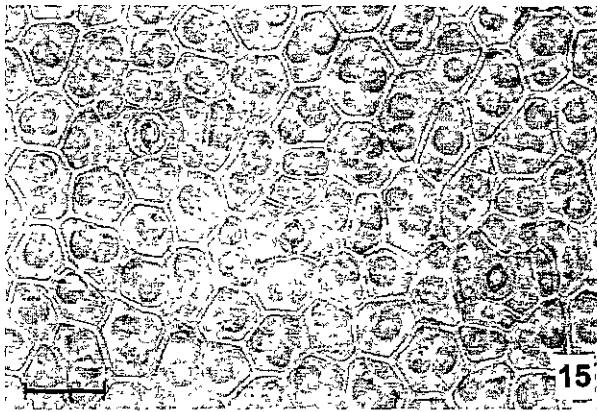
**Cuadro 9.** Combinación de caracteres anatómicos en los subgrupos resultantes. Para el número del carácter ver el cuadro 4.

\* Estado más común

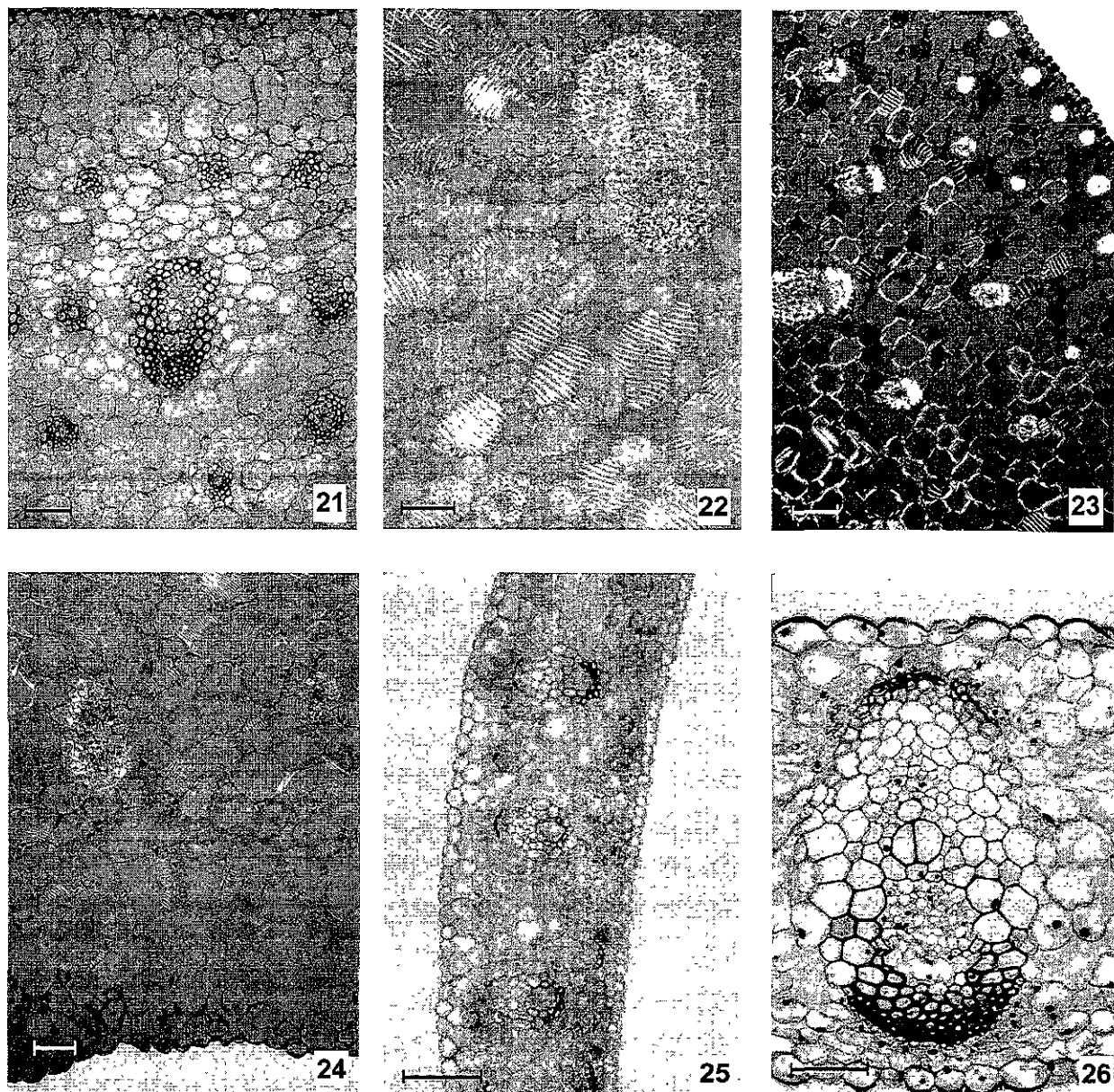
Carácter	I"A"	I"B"	I"C"	II"A"	II"B"
1	Conduplicada	Terete	Conduplicada	Conduplicada	Conduplicada
5	Micro* / Macro	-	Micro	Micro	Micro
6	Presente	Presente	-	-	Presente
9	1 a 5	1	2 a 5	1	1
10	Hilera* / Aleatoria	-	Aleatoria	Hilera	Hilera
12	Grande* / Medio	-	Variable	Pequeño	Mediano
13	Grande* / Mediano	-	Variable	Pequeño	Mediano
14	Angulares	-	Angulares	Curvado* / Angular	Angular
15	Grueso* / Muy grueso	Ausente	Delgado	Delgado* / Medio	Grueso
21	Angulares	Angular	Angular	Curvado* / Angular	Angular* / Curvado
35	Ausente	Ausente	Ausente	Presente	Ausente
41	Ausente	Ausente	Ausente	Esclerénquima* / Celulosa	Ausente
44	Grueso	Muy grueso	Grueso	Delgado	Delgado
45	Presentes	Presentes	Presentes	Ausentes	Ausentes
46	160 - 339 µm	75 - 225 µm	182 - 199 µm	-	-
47	120 - 190 µm	64 - 150 µm	121 - 128 µm	-	-
48	Menos abundantes	Menos abundantes	Abundantes	-	-
49	Espiralado* / Reticulado	Espiralado* / Reticulado	Espiralado	-	-
50	Mayor	Menor	Menor	-	-
51	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Presentes	Presentes
57	Alto	Alto	Bajo	Medio	Medio
58	1 a 4	5 a 6	1	1	1
60	Presente* / Ausente	Presente	Ausente	Presentes	Presentes
62	0 - 399	139 - 149	-	102 - 890	34 - 217
63	0 a 4	1 a 3	-	1 a 5	1 a 3
64	0 - 17 mm	2 - 5 mm	-	1 - 4 mm	2 - 3 mm
65	2.5 a 5 µm	2.5 a 5 µm	-	2.5 µm	2.5 µm
66	Presentes	Presentes	Ausentes	Presentes	Presentes
69	1 a 28	4 a 5	1	1	1
70	Grandes	Medianos	Chicos	Chicos	Medianos
71	Bajos	Bajos	Bajos	Altos	Altos
75	Ausentes	Presentes* / Ausentes	Ausentes	Presentes	Ausentes* / Presentes
76	Alto	Alto	Bajo	Medio	Medio
77	Mayor	Mayor	Menor	Menor	Menor
78	Muy grande	Mediana	Pequeña	Mediana	Grande
79	Presentes	Presentes	Ausentes	Presentes	Presentes
80	4 - 356	70 - 216	-	32 - 262	15 - 430
81	1 a 4	1 a 2	-	1 a 4	1 a 5
82	Grandes	Pequeños	-	Pequeños	Pequeños
84	Grande	Mediana	Pequeña	Mediana	Grande
85	Menor	Menor	Menor	Mayor	Mayor
86	Presentes	Presentes	Presentes	Ausentes	Ausentes
87	123 - 220 µm	147 - 197 µm	134 - 178 µm	-	-
88	83 - 139 µm	89 - 151 µm	96 - 133 µm	-	-
89	Grueso	Grueso	Menor	-	-
90	Presentes	Presentes	Ausentes	Presentes	Presentes



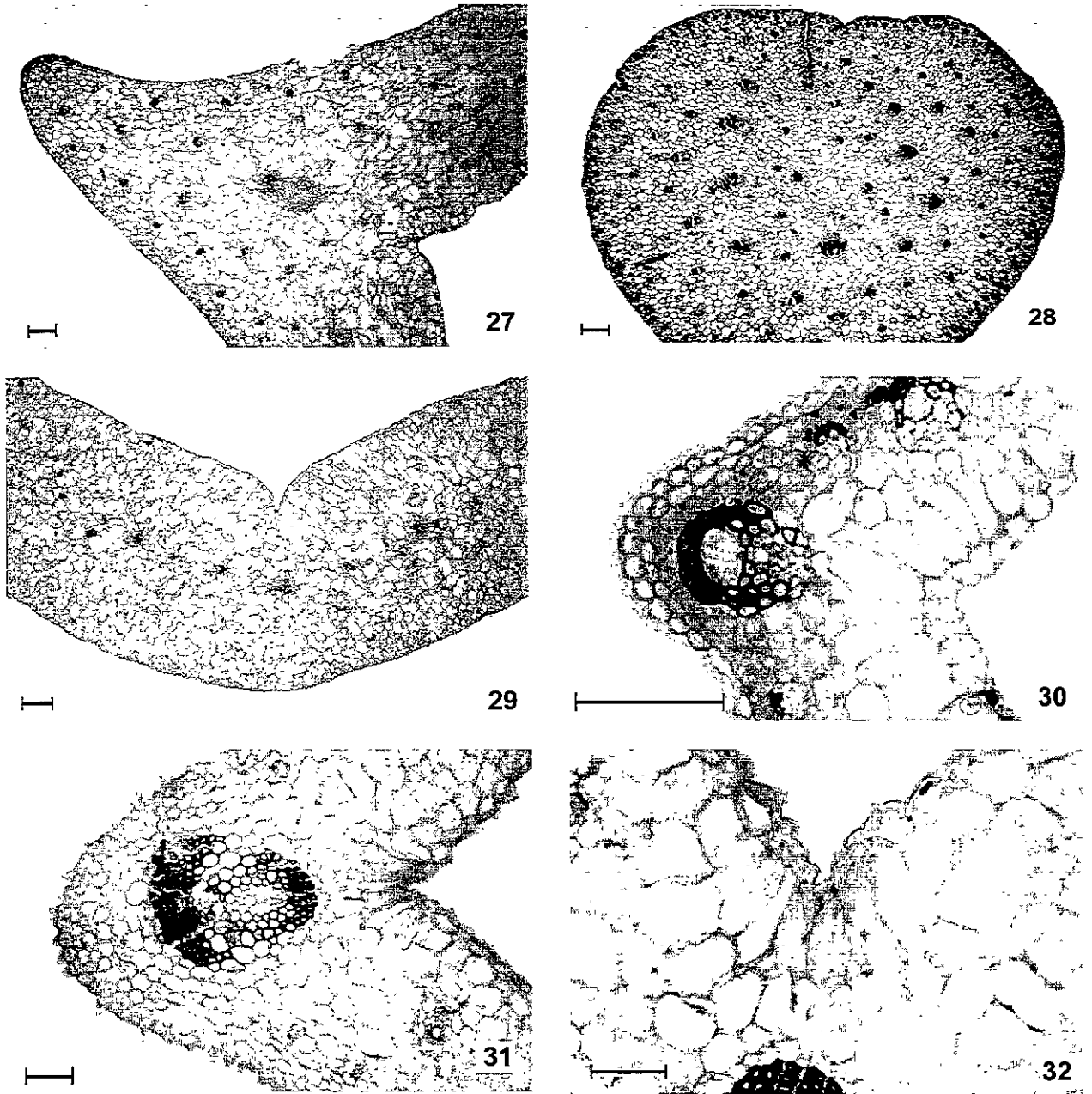
Figuras 9-14. Vista superficial de epidermis adaxial de hoja. 9. Células epidérmicas poligonales, distribución aleatoria, rebordes angulares, macropapilas cuticulares, base de tricoma no glandular *Oncidium splendidum*. 10. Vista transversal de epidermis adaxial *Oncidium ascendens*. 11. Células epidérmicas poligonales, distribución aleatoria, rebordes angulares, micropapilas cuticulares, estomas *Trichocentrum hoegei*. 12. Células epidérmicas cuadradas a rectangulares, en hilera, rebordes curvados, base de tricoma no glandular *Osmoglossum dubium*. 13. Células epidérmicas poligonales, en hilera, rebordes angulares, macropapilas epidérmicas, base de tricoma no glandular *Psychopsis papilio*. 14. Células epidérmicas cuadradas, rectangulares o poligonales, en hilera, rebordes angulares, tricomas glandulares *Maxillaria cucullata*. Escala: 9, 11, 12, 13 y 14 = 50  $\mu\text{m}$ ; 10 = 100  $\mu\text{m}$ .



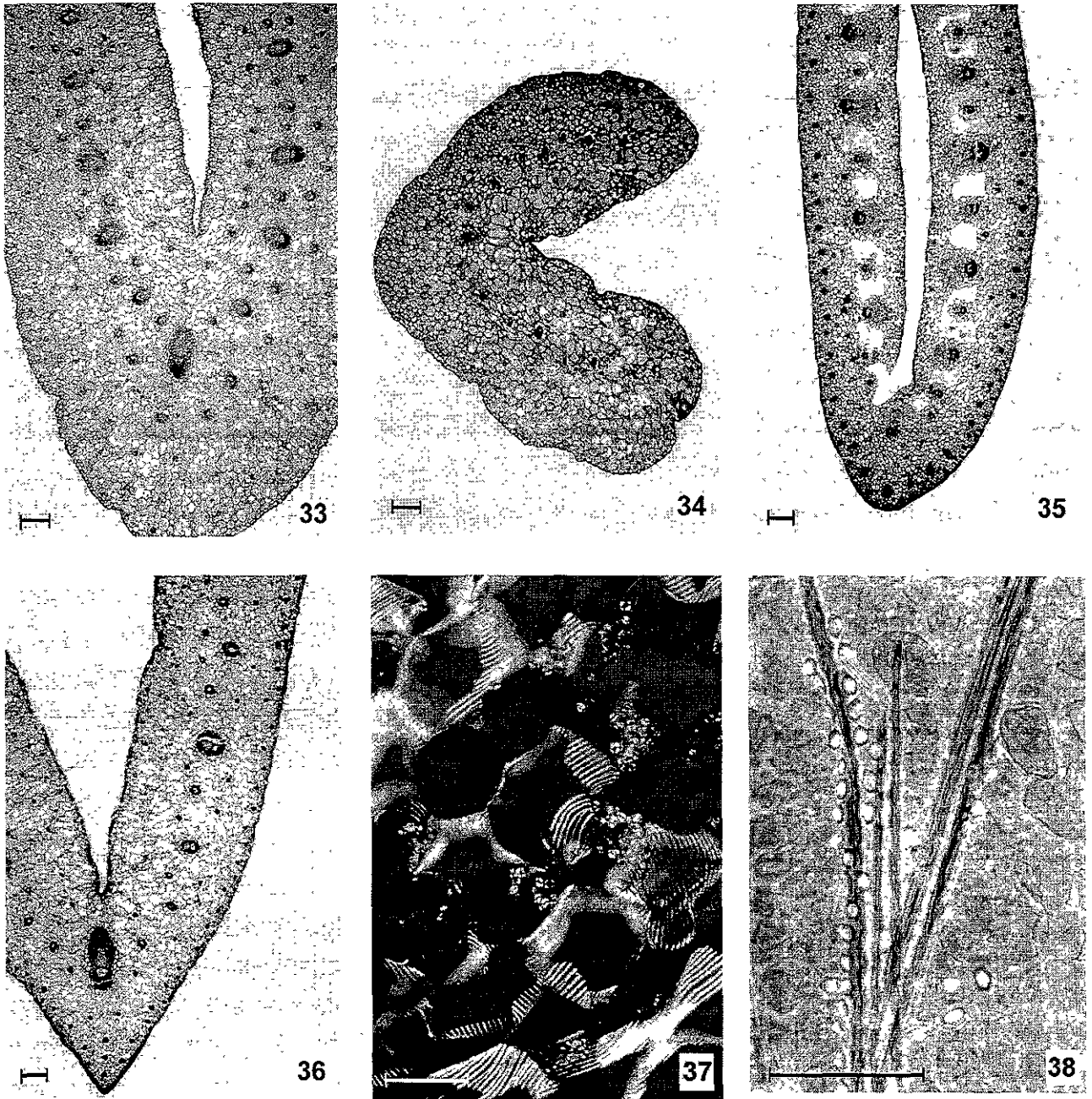
Figuras 15-20. Vista superficial de epidermis abaxial de hoja. 15. Células epidérmicas poligonales aleatorias, rebordes angulares, micropapilas cuticulares, estomas en hileras *Oncidium cavendishianum*. 16. Células epidérmicas cuadradas a rectangulares, en hileras, rebordes angulares, macropapilas epidérmicas, estomas en hileras *Oncidium cebolleta*. 17. Células epidérmicas poligonales aleatorias, rebordes angulares, micropapilas cuticulares, estomas aleatorios *Trichocentrum albiflorum*. 18. Células epidérmicas cuadradas a rectangulares, en hileras, rebordes curvados, estomas con una abertura oblonga en los rebordes cuticulares orientados en ángulo recto al poro del estoma *Cuittlauzina pendula*. 19. Células epidérmicas poligonales aleatorias, rebordes angulares, macropapilas epidérmicas, estomas, células anexas a los estomas con micropapilas *Psychopsis papilio*. 20. Células epidérmicas poligonales aleatorias, rebordes angulares, micropapilas cuticulares, estomas aleatorios y estriaciones radiales sobre sus células oclusivas, *Rossioglossum grande*. Escala: 15, 16, 17, 18 y 19 = 50  $\mu$ m; 20 = 25  $\mu$ m.



Figuras 21-26. Secciones transversales de la hoja. 21. Lado superior-adaxial, mesofilo con parénquima esponjoso, tres a cuatro estratos de haces vasculares, *Oncidium stramineum*. 22. Lado superior-adaxial, mesofilo, células con engrosamientos espiralados, haces vasculares, polarización, *Oncidium microchilum*. 23. Mesofilo con parénquima esponjoso, células con engrosamientos espiralados, haces vasculares y haces de fibras no vasculares, polarización *Oncidium ascendens*. 24. Lado inferior-abaxial, mesofilo con parénquima empalizada y esponjoso, un estrato de haces vasculares, polarización *Trichocentrum albiflorum*. 25. Lado izquierdo-adaxial, epidermis con células obloides o de domo, hipodermis adaxial, mesofilo con parénquima esponjoso, un estrato de haces vasculares, vaina de esclerenquima y vaina parenquimática, tres estratos de haces de fibras no vasculares, *Palumbina candida*. 26. Lado superior-adaxial, epidermis con células obloides o de domo, mesofilo con parénquima esponjoso, haz vascular, xilema con traqueidas y parénquima, floema con células cribosas y acompañantes, vaina de esclerenquima hacia ambos polos y vaina parenquimática, *Rossioglossum grande*. Escala: 21, 22, 23 y 24 = 100  $\mu$ m; 25 y 26 = 50  $\mu$ m.



Figuras 27-32. Secciones transversales en vena media de hoja. 27. Lado derecho-adaxial, mesofilo esponjoso, diez haces vasculares centrales, uno más prominente, *Oncidium bicallosum*. 28. Hoja rolliza con simetría bilateral, la mayor parte cubierta por epidermis abaxial, haces vasculares en arcos alternos, xilema mirando hacia la región central, haces de fibras no vasculares hacia la periferia, *Oncidium ascendens*. 29. Hoja conduplicada gruesa, región central poco diferenciada, extremo superior-adaxial, mesofilo con parénquima en empalizada y esponjoso, un haz vascular central, *Trichocentrum hoegei*. 30. Hoja conduplicada delgada, región central más definida, lado derecho-adaxial, células buliformes, un haz vascular central, *Palumbina candida*. 31. Hoja conduplicada de grosor medio, región central más definida, lado derecho-adaxial, células buliformes, un haz vascular central, lado izquierdo-abaxial, macropapilas epidérmicas sobre ambas epidermis, *Psychopsis papilio*. 32. Extremo superior-adaxial con células buliformes, *Psychopsis papilio*. Escala: 27, 28 y 29 = 1000  $\mu\text{m}$ ; 30 = 25  $\mu\text{m}$ ; 31 = 100  $\mu\text{m}$ ; 32 = 50  $\mu\text{m}$ .



Figuras 33-38. Secciones transversales, región basal de la hoja. 33. Lado superior-adaxial, mesofilo con parénquima en empalizada y esponjoso, tres estratos de haces vasculares, tres estratos de haces de fibras no vasculares, *Oncidium stramineum*. 34. Lado derecho-adaxial, mesofilo con parénquima esponjoso, un estrato de haces vasculares, polarización *Trichopilia tortilis*. 35. Lado superior-adaxial, mesofilo con parénquima esponjoso, espacios aéreos, tres estratos de haces vasculares, cuatro estratos de haces de fibras no vasculares, *Maxillaria cucullata*. 36. Lado superior-adaxial, mesofilo con parénquima en empalizada y esponjoso, dos estratos de haces vasculares, cinco estratos de haces de fibras no vasculares, zona central abaxial con quilla, *Oncidium pulvinatum*. 37. Mesofilo, células con engrosamientos espiralados, gránulos de almidón de tipo cruciformes, polarización *Trichocentrum hoegei*. 38. Paquete de fibras no vasculares con estegmata incluyendo cuerpos de sílice de forma cónica, contraste de fases *Osmoglossum dubium*. Escala: 33, 34, 35 y 36 = 1000  $\mu\text{m}$ ; 37 = 50  $\mu\text{m}$ ; 38 = 25  $\mu\text{m}$ .

## VI. DISCUSIÓN.

### A. ANÁLISIS NUMÉRICO.

#### 1. Análisis de correlación y varianza.

El análisis de correlación indicó los caracteres que están asociados con otros caracteres a un coeficiente mayor de 0.69 (Cuadro 5). De los 25 caracteres con mayor carga en los primeros tres componentes principales indicados en el análisis de componentes principales (Cuadro 6), nueve de ellos (36%), relacionados con las células con engrosamientos espiralados y con las células buliformes, están asociados a 10 ó 16 caracteres; cinco (20%), están relacionados a la forma de la hoja, la ubicación de los estomas, la hipodermis, las células buliformes, a los haces de fibras no vasculares y a la proporción que la vena central ocupa en la región central, todos ellos están asociados a 4 ó 9 caracteres; diez (40%), relacionados a la epidermis adaxial, a la hipodermis, a el número de haces vasculares en la región media, a los haces de fibras no vasculares y a los estegmata, todos ellos están asociados a 1 ó 2 caracteres y finalmente uno de los 25 no tiene relación con ningún carácter. De esto se concluye que es suficiente analizar estos 25 caracteres más importantes ya que a través de su análisis estaríamos analizando todos los restantes caracteres que se asocian a ellos.

El análisis de varianza permitió reflejar la variación que existe en cada uno de los caracteres dentro de los taxa estudiados, a través de la formación de grupos homogéneos se conoció los taxa que comparten una misma condición o estado en cada uno de los caracteres analizados. Sin embargo, aún cuando se agrupan los taxa por la similitud que tienen para un determinado carácter, esta agrupación está dada por una sola variable, mientras que a través de los análisis de conglomerados y de ordenación, las agrupaciones obtenidas son el resultado de un estudio multivariado en donde se analizan en forma global y simultánea todos los caracteres. Por lo tanto es mas conveniente utilizar los análisis fenéticos cuando el objetivo es conocer las similitudes globales entre los taxa.

#### 2. Análisis fenético

Los resultados del análisis de conglomerados a partir de los coeficientes de Distancia Taxonómica Promedio y Correlación, en términos generales son similares. En ambos fenogramas se distingue la formación de dos grandes grupos. El grupo I con tres subgrupos, mientras que el grupo II con dos subgrupos. Otras semejanzas entre los dos fenogramas son la estrecha similitud entre *Cuitlauzina pendula* y *Maxillaria cucullata*; *Osmoglossum dubium* y *Palumbina candida*; *Oncidium ascendens* y *Oncidium cebolleta*; *Oncidium bicallosum* y *Oncidium luridum*; las dos muestras de *Oncidium cavendishianum*; *Oncidium stramineum* y al menos una de las dos muestras de *Oncidium microchilum*; *Trichocentrum albiflorum*, *T. hoegei* y *Trichopilia tortilis*. Sin embargo, existen variaciones en la ubicación de algunos de los miembros de los grupos.

En el fenograma de Distancia Taxonómica Promedio, *Rossioglossum grande* se ubica por fuera de los dos grandes grupos y esto se explica al observar que este taxon tiene muchos caracteres distintos tales como: menor grosor de cutícula adaxial y abaxial en todo el grupo en estudio, las micropapilas cuticulares más pequeñas pero más numerosas sobre sus células epidérmicas, las células epidérmicas de mayor tamaño; así como la pared anticlinal de la epidermis adaxial y abaxial más gruesa, los estomas más largos, presencia de reborde cuticular interno en las células oclusivas del estoma, estriaciones sobre sus células oclusivas, menor número de haces de fibras no vasculares tanto en la región media como basal, el haz vascular central más grande y el que ocupa la mayor parte de la región central tanto en la región media como basal y distintivamente tiene hipodermis en la región basal. No obstante la pared anticlinal abaxial gruesa y las estriaciones sobre las células oclusivas también se observan en *Osmoglossum dubium*.

Por otro lado, en el fenograma de Correlación, *Rossioglossum grande* se ubica junto a *Psychopsis papilio* por compartir los siguientes caracteres: tipo de hoja, presencia de tricomas y papilas en ambas epidermis, forma

poligonal de las células epidérmicas, tamaño de las células epidérmicas, rebordes angulares en las células epidérmicas adaxiales y abaxiales, distribución alterna de las células epidérmicas abaxiales, estomas sólo en la epidermis abaxial, estomas distribuidos en forma alterna, cámara subestomática conspicua, ausencia de hipodermis, mesofilo sólo con parénquima esponjoso, ausencia de células con engrosamientos, bajo número de haces de fibras no vasculares en la región media, ausencia de una quilla en la zona central y un sólo haz vascular central en la región basal.

La ubicación de *Oncidium pulvinatum* también es variable entre los dos fenogramas. Sin embargo, dado que es el único taxon que también tiene una ubicación distinta en los resultados del Análisis de Componentes Principales, su situación será discutida más adelante.

La posición de *Oncidium flavovirens* cambia en ambos fenogramas. En el fenograma de Distancia Taxonómica *O. flavovirens* es más similar al par formado por una muestra de *O. microchilum* y *O. stramineum*, mientras que en el fenograma de Correlación *O. flavovirens* se ubica por fuera de un grupo que guarda una mayor similitud entre sus miembros, este grupo incluye a las dos muestras de *O. microchilum*, *O. stramineum* y *O. splendidum*. Si bien en términos generales, en ambos fenogramas la mayoría de estos taxa forman parte del mismo subgrupo I'A".

Una última variación se encuentra entre las dos especies de *Trichocentrum* y *Trichopilia tortilis*, todas ellas son del subgrupo I'C". En el fenograma de Distancia Taxonómica *T. tortilis* se distingue de las dos especies de *Trichocentrum*, mientras que en el fenograma de Correlación los tres taxa se agrupan al mismo nivel de similitud.

De los dos coeficientes de similitud aplicados en el análisis de conglomerados, el Coeficiente de Correlación Momento-Producto de Pearson expresa mejores resultados. Esto se concluye en base al resultado del coeficiente de Correlación Cofenética. Dichos resultados también pueden deberse a que entre los taxa estudiados existen más correlaciones de presencias y ausencias que diferencias, además el Coeficiente de Correlación Momento-Producto de Pearson es más recomendable cuando se tienen datos mixtos con predominancia de multiestados (Crisci *et al.*, 1983) como es el caso de este estudio.

Los resultados derivados del análisis de componentes principales con respecto a la agrupación de las UTOs, son congruentes con los derivados del análisis de conglomerados, en particular cuando se aplica el de correlación. Por otro lado, a partir de este análisis se identificaron los caracteres más importantes que explican la agrupación de los taxa, de tal manera que de 92 caracteres analizados sólo 25 son los más importantes, estos son: forma de la hoja; características de las células de la epidermis adaxial; características de la hipodermis adaxial; características de las células con engrosamientos espiralados a nivel de la región media y basal de la hoja; posición de las células buliformes; número total de haces vasculares en la región media; características de haces de fibras no vasculares en la región media y basal; proporción que ocupa el haz vascular central en la zona media de la región basal y presencia de estegmatas con cuerpos de sílice cónicos en la región media y basal.

De estos análisis se encontró que una distintiva combinación de caracteres anatómicos permite definir dos grandes grupos. El primer grupo incluye a la mayoría de las especies reconocidas por Chase y Palmer (1992) como el clado *Lophiaris*. Sin embargo, el análisis de componentes principales muestra que este grupo se divide en tres subgrupos. Todo el grupo I se caracteriza por lo siguiente: sus células oclusivas del estoma no tienen rebordes cuticulares internos, no se forman estriaciones sobre sus células oclusivas, las células anexas a las oclusivas no tienen papilas, no se forma una hipodermis ni en la región media ni en la región basal de la hoja, el grosor del mesofilo es relativamente grande, existen células con engrosamientos tanto en la región media como basal de la hoja, no tienen células buliformes ni se forma una quilla en la zona central de la región media.

El segundo grupo incluye a las especies tradicionalmente consideradas las más cercanas al clado *Lophiaris*, a su vez, éste se encuentra dividido en dos subgrupos y se caracteriza por que sus células epidérmicas adaxiales tienen una distribución en hilera, alguno de sus miembros tienen células epidérmicas adaxiales con rebordes curvados, sus células oclusivas tienen reborde cuticular interno, estriaciones en células oclusivas del estoma, las células anexas al estoma contienen papilas, existe una hipodermis tanto en la región media como basal de la hoja, el grosor del mesofilo es relativamente menor, no contienen células con engrosamientos ni en la región media ni en la región basal, tienen células buliformes, el número total de los haces vasculares es relativamente intermedio, se forma una quilla en la zona central y contienen algunas inclusiones celulares como masas cristalinas no determinadas.



Comparando los resultados del análisis de Conglomerados por Correlación y el análisis de Componentes Principales podemos observar que en el caso del grupo II, *Oncidium pulvinatum* es el único taxon que tiene una posición dudosa. En el fenograma del análisis de Correlación éste queda incluido dentro del subgrupo II"A", no obstante ubicado junto a *Psychopsis papilio*, este último integrante del subgrupo II"B". En las gráficas del análisis de Componentes Principales, *Oncidium pulvinatum* siempre esta cercano a *Psychopsis papilio*, por lo que queda incluido en el subgrupo II"B", así definido en estas gráficas.

*Oncidium pulvinatum* comparte con el subgrupo II"A" los siguientes caracteres, 1) región media: grosor de cutícula en la epidermis adaxial, ausencia de macropapilas epidérmicas, ausencia de patrón cross-Nicol en epidermis adaxial, células de la epidermis abaxial distribuidas en hileras, forma rectangular de las células de la epidermis abaxial, células de la epidermis abaxial relativamente angostas, reborde curvado en las células de la epidermis abaxial, ausencia de patrón cross-Nicol en epidermis abaxial, cámara subestomática inconspicua, ausencia de papilas en las células anexas a las oclusivas, haces de fibras no vasculares en posición adaxial, más de 100 haces de fibras no vasculares en sus hojas, más de dos estratos de haces de fibras no vasculares, 2) región basal: ausencia de hipodermis, más de 40 haces vasculares, más de dos estratos de haces vasculares, más de 100 haces de fibras no vasculares y más de tres estratos de haces de fibras no vasculares.

Algunos caracteres sólo son compartidos con uno de los taxa de este mismo subgrupo, por ejemplo: tamaño de papilas y de células de la epidermis adaxial con *Oncidium ampliatum*; proporción de parénquima en empalizada, número de estratos de células buliformes y área de haz vascular central con *Cuitlauzina pendula*; mesofilo con parénquima en empalizada y esponjoso en región basal con *Osmoglossum dubium* y proporción que ocupa la vena central en la zona central de la región basal con *Maxillaria cucullata*.

Con el subgrupo II"B", *Oncidium pulvinatum* comparte los siguientes caracteres, 1) región media: presencia de tricomas, presencia de papilas en ambas epidermis, forma poligonal de las células de la epidermis adaxial, rebordes angulares en las células de la epidermis adaxial, células relativamente más largas en la epidermis abaxial, estomas con distribución aleatoria, ausencia de hipodermis y contenidos celulares, 2) región basal: un sólo haz vascular central y ausencia de otros contenidos celulares. Algunos caracteres sólo son compartidos con uno de los taxa de este mismo subgrupo, por ejemplo: más de seis papilas por célula epidérmica y grosor de pared anticlinal en la epidermis abaxial con *Rosioglossum grande*, mientras que la ausencia de espacios aéreos en la región basal con *Psychopsis papilio*.

*Oncidium pulvinatum* comparte los caracteres que a continuación se mencionan con ambos subgrupos: forma de hoja, 1) en la región media células epidérmicas adaxiales distribuidas en hileras, ausencia de células con engrosamientos espiralados, posición de las células buliformes, haces vasculares con distribución paralela, un sólo estrato de haces vasculares, presencia de haces de fibras no vasculares, de estegmatas con cuerpos de sílice cónicos y un sólo haz vascular en la zona central; 2) en la región basal presencia de haces de fibras no vasculares y de estegmata con cuerpos de sílice cónicos, ausencia de células con engrosamientos. Sin embargo, exclusivamente en *Oncidium pulvinatum* estomas distribuidos en ambas epidermis y presencia de una quilla en la zona central de su hoja.

Debido a que *Oncidium pulvinatum* comparte numerosas correlaciones de presencia/ausencia con los miembros del subgrupo II"A", en el fenograma de Correlación éste taxon queda incluido en el subgrupo II"A", no obstante las agrupaciones sólo están dadas a partir de las correlaciones de caracteres similares ya que no es posible conocer más sobre los caracteres. En el análisis de Componentes Principales se identifican los caracteres que tienen mayor carga para la agrupación de los taxa en los tres primeros componentes. Ya se ha mencionado que en el primer componente principal (Cuadro 6), los caracteres con mayor carga son 12, ocho de los cuales son caracteres de las células con engrosamientos espiralados de la región media y basal de la hoja; dos son de la hipodermis, uno de las células buliformes y uno de la proporción que ocupa el haz vascular central en la zona central basal.

Son estos caracteres los que separan a los grupos I y II. El grupo I contiene células con engrosamientos, pero carece de hipodermis y de células buliformes mientras que el grupo II contiene células buliformes, carece de células con engrosamientos y respecto a la hipodermis sólo el subgrupo II"A" la presenta.

*Oncidium pulvinatum* carece de células con engrosamientos y tiene células buliformes por lo cual, para este estudio *Oncidium pulvinatum* se ubica dentro del subgrupo II"B" junto con *Psychopsis papilio* y *Rosioglossum grande*.

Cabe resaltar que en el análisis de componentes principales, el subgrupo II" B" representado por *Oncidium pulvinatum*, *Psychopsis papilio* y *Rossioglossum grande* mantiene una posición intermedia entre el grupo I y el subgrupo II" A". Con estos resultados se puede decir que *Oncidium pulvinatum*, *Psychopsis papilio* y *Rossioglossum grande* son los taxa más parecidos al grupo I. Como más alejado o distinto al grupo I, se ubican los miembros del subgrupo II" A".

Se debe resaltar que en ambos análisis numéricos se confirma la gran similitud fenética de *Osmoglossum dubium* y *Palumbina candida*, de *Cuitlauzina pendula* y *Maxillaria cucullata*, de las dos muestras de *Oncidium cavendishianum* y *O. microchilim*, de las dos especies de *Trichocentrum* con *Trichopilia tortilis* y de *Oncidium ascendens* con *O. cebolleta*.

La fenética o taxonomía numérica es una herramienta adecuada para manejar grandes cantidades de datos con fines comparativos. En el caso particular, este trabajo es el primero en utilizar y analizar numerosos caracteres anatómicos cuantitativos y cualitativos para la subtribu Oncidiinae. A partir de los análisis de conglomerados fue posible conocer las similitudes y el arreglo jerárquico de las especies del clado *Lophiariis*, mientras que a partir del análisis de ordenación se detectaron los caracteres más importantes que explican la agrupación de estas especies. Con esto se ha demostrado la importancia que tienen los análisis fenéticos en el establecimiento de las relaciones taxonómicas de las Oncidiinae y de las Orchidaceae.

## B. VALOR DE LOS CARACTERES ANATÓMICOS.

En términos generales y con base en el análisis numérico utilizado para los datos anatómicos, se encontró que de los 92 caracteres cuantitativos y cualitativos incluidos, sólo 25 son los más importantes. Con un valor de contribución mayor de 0.69 en los tres primeros componentes principales se registraron 25 caracteres. De estos, 14 (56%) son caracteres cuantitativos y 11 (44%) son cualitativos. Se deduce que para los cinco subgrupos y con este tipo de análisis, los caracteres cuantitativos son más valiosos que los cualitativos.

En los cinco subgrupos resultantes (Cuadro 8) existen ciertos caracteres anatómicos cualitativos y cuantitativos que son muy variables tanto dentro como entre subgrupos, es decir, no hay un estado de carácter constante que defina a cada subgrupo. Por otro lado, dentro de los caracteres cuantitativos en algunos casos se observa que los intervalos se sobrelapan, como ejemplo se puede mencionar el caso del largo de los estomas (carácter 26), el subgrupo I" A" con un largo de 33 a 54  $\mu\text{m}$ , el subgrupo I" B" con 38 a 43  $\mu\text{m}$ , el subgrupo I" C" con 28 a 38  $\mu\text{m}$ , el subgrupo II" A" con 27 a 40  $\mu\text{m}$  y el subgrupo II" B" con 21 a 57  $\mu\text{m}$ . Esto puede deberse a que en la mayoría de los taxa incluidos están representados por muestras únicas. El intervalo natural observado de los caracteres cuantitativos sería estadísticamente más representativo si se trabajara con muestras múltiples de los taxa. Debido a lo anterior, se considera que de todos los caracteres incluidos en el estudio, algunos no son útiles para definir los grupos resultantes y por ello carecen de valor taxonómico.

En la región media los caracteres sin valor taxonómico para los subgrupo en estudio son: grosor de cutícula; presencia de tricomas; ubicación y tamaño de papilas; forma de células de la epidermis adaxial; patrón cross-Nicol en la epidermis adaxial; distribución, forma, tamaño y grosor de pared anticlinal de células de la epidermis abaxial; patrón cross-Nicol en la epidermis abaxial; ubicación, distribución y largo de estomas; índice estomático; posición de estomas respecto a las células epidermicas adyacentes; número de células junto a las oclusivas; reborde cuticular interno de las células oclusivas del estoma; collar cuticular; estriaciones en células oclusivas; cámara subestomática; células epidérmicas junto a oclusivas con papilas; número de estratos de la hipodermis adaxial; distribución de estratos celulares; forma de células en la hipodermis; largo y ancho de células de la hipodermis; tipo y grosor de pared celular en la hipodermis; proporción de parénquima en empalizada; número de estratos de células buliformes; largo y ancho de células buliformes; posición y distribución de los haces vasculares en el mesofilo; área de haces vasculares; posición de haces de fibras no vasculares; tipo de oxalatos y otros contenidos celulares; quilla en zona central. Para la región basal los caracteres sin valor taxonómico son: tipo de parénquima en el mesofilo; hipodermis; número de haces vasculares centrales; tipo de oxalatos y otros contenidos celulares.

Sin embargo, dentro de ellos, existen algunos caracteres que son únicos para uno o dos taxa, por lo que a nivel de especie pudieran ser diagnósticos. Tales caracteres son: hojas rollizas y epidermis adaxial reducida en *Oncidium ascendens* y en *O. cebolleta*; estriaciones radiales sobre las células oclusivas en *Osmoglossum dubium* y

*Rosioglossum grande*; reborde cuticular interno en las células oclusivas e hipodermis en la región basal en *Rosioglossum grande*; células anexas a las oclusivas del estoma con papilas en *Psychopsis papilio*; zona central a nivel de la región media con quilla en *Oncidium pulvinatum*; inclusiones celulares en forma de masas cristalinas no determinadas y distintas a oxalatos de calcio o a cuerpos de sílice, presentes en *Osmoglossum dubium* y en *Palumbina candida*; presencia de glándulas secretoras o tricomas glandulares en ambas epidermis, células buliformes en el extremo abaxial marginal, hipodermis adaxial con tres estratos celulares, haces de fibras no vasculares formando cinco estratos a nivel de región media en *Maxillaria cucullata*.

Los caracteres que se consideran con valor taxonómico para el grupo en estudio fueron detectados por el análisis de componentes principales (Cuadro 6), o bien distinguen anatómicamente a los cinco subgrupos resultantes. Si bien el valor de estos caracteres no se da por el carácter mismo sino por la combinación de ellos.

A continuación se discuten los caracteres con significancia taxonómica en la formación de los subgrupos resultantes. Cuando es el caso, estos caracteres se discuten de forma global para la región media y basal de la hoja y sólo aquellos caracteres diferentes e importantes de la región basal se discuten aparte.

### Forma de hoja (carácter 1).

La forma de la hoja en los taxa en estudio sólo distingue al subgrupo I"B" y aparece como un carácter de peso hasta el tercer componente. De acuerdo a Chase (1986a) las hojas de las especies estudiadas tienen dos formas básicas, rollizas y conduplicadas. El subgrupo I"B" es el único que tiene hojas rollizas. El nombre hortícola de "colas de rata" dado a este tipo de orquídeas se debe a la forma de sus hojas. La forma de la hoja también se considera de valor taxonómico en algunas especies de las tribus Epidendreae, Arethuseae y Coelogyneae en la subfamilia Epiidndroideae (Khasim y Mohana Rao, 1990); para los taxa incluidos en la sect. *Rhizobium* del género *Dendrobium* (Stern *et al.*, 1994); para las especies de *Cadetia*, *Dendrobium* y *Pseuderia* de la subtribu Dendrobiinae (Morris *et al.*, 1996) y para las especies del grupo *Epidendrum anisatum* (García-Crúz, 1995). La sect. *Rhizobium* del género *Dendrobium* se caracteriza por tener hojas gruesas, carnosas a menudo rollizas o casi rollizas. Sin embargo, sólo en *D. rigidum* y *D. toressae* un área de la epidermis adaxial es expuesta, aun cuando la mayoría de la superficie expuesta está cubierta por la epidermis abaxial. La anatomía foliar de estas especies es muy similar a la encontrada en *O. ascendens* y *O. cebolleta*, a excepción de que estas especies de *Dendrobium* carecen de haces de fibras no vasculares y contienen estegmatas con cuerpos de sílice esféricos ubicados sobre las fibras de los haces vasculares, mientras que los haces de fibras no vasculares son muy evidentes en las especies de *Oncidium*, y estas fibras como las asociadas a los haces vasculares contienen estegmatas con cuerpos de sílice cónicos.

Los cuatro subgrupos restantes tienen hojas conduplicadas. Sin embargo, tanto los integrantes de los subgrupos I"A" y I"C" tienen hojas gruesas (más de 1 mm) mientras que los integrantes de los subgrupos II"A" y II"B" tienen hojas relativamente delgadas (menos de 1 mm). Esta forma conduplicada delgada parece corresponder a la categoría de "hojas coriáceas duras" de Withner *et al.* (1974). Si bien este tipo de hojas tiene un grosor variable, se caracteriza por ser de forma elongada, conduplicada, con una vena media o región central prominente y proyectada hacia el extremo abaxial y suelen encontrarse en las plantas epífitas. En general los estomas sólo están presentes sobre la epidermis abaxial, la cutícula es gruesa, las células epidérmicas pueden tener paredes engrosadas e incluso ser de esclerénquima, contienen numerosos haces de fibras no vasculares así como fibras vasculares en xilema y floema y algunas especies pueden contener células con esclerénquima en el mesofilo. La mayoría de estas características se observaron en algunos de los taxa del grupo II. La hoja rolliza junto con algunas conduplicadas gruesas, parecen corresponder a la categoría de "hojas carnosas" de los mismos autores. En general aún cuando estas hojas son suaves, poseen cutículas gruesas y células epidérmicas de paredes engrosadas lo que les confiere cierta rigidez. Además el menor número de haces de fibras no vasculares, la menor cantidad de fibras vasculares en xilema y floema y un mayor número de células parenquimáticas en el mesofilo contribuyen a su "carnosidad".

### Presencia, tipo y número de papilas por célula epidérmica (caracteres 5, 6 y 9).

Diversos trabajos anatómicos demostraron que caracteres epidérmicos tales como presencia, tipo y número de papilas por célula epidérmica pueden ser caracteres taxonómicos útiles, de Oncidiinae a diferentes niveles jerárquicos de clasificación (Williams, 1974); a nivel de género y especie en las Pleurothalidiinae Atwood y Williams (1978, 1979), Pridgeon y Williams (1979), Pridgeon y Stern (1982); en la tribu Coelogyneae Khasim y Mohana Rao (1990); en Spiranthoideae Stern *et al.* (1993b); en Dendrobiinae Yukawa *et al.* (1990), Stern *et al.*

(1994); en Caladeniinae Pridgeon (1994b); en las Habenariinae Stern (1997b) y en las Maxillariinae Holtzmeier *et al.* (1998).

Atwood y Williams (1979), propusieron los términos de macropapila y micropapila haciendo la distinción en cuanto al tamaño de la protuberancia así como en el número de protuberancias formadas en cada célula. Sin embargo, en el caso de las macropapilas estos autores no consideran la estructura a partir de la cual se forma dicha protuberancia. En las especies analizadas que tienen macropapilas se observó que las protuberancias pueden derivarse a partir de la proyección de la cutícula o a partir de la proyección de la pared periclinal externa de la célula epidérmica. Las macropapilas aunque son similares en vista superficial, tienen diferente origen y por lo tanto se trata de estructuras análogas. Por tal razón y con el propósito de distinguir estos dos tipos de estructuras se propone el término de macropapila para las protuberancias mayores de 5  $\mu\text{m}$  de largo que se presentan de forma individual sobre las células epidérmicas, distinguiendo entre “macropapilas cuticulares” las derivadas de la proyección exclusiva de la capa cuticular y las “macropapilas epidérmicas” las derivadas como una proyección de la pared periclinal externa de la célula epidérmica.

Aún cuando el tipo de papila no es un carácter con peso en la explicación de la variación de los taxa, se considera que puede tener alguna utilidad taxonómica ya que determinado tipo o tipos de papila prevalecen en cada uno de los cinco subgrupos resultantes. En el subgrupo I<sup>A</sup> es común encontrar por igual papilas cuticulares ya sean micro o macro y sólo *Oncidium flavovirens* tiene macropapilas epidérmicas. Este subgrupo se caracteriza por contener una papila por célula epidérmica en los taxa que desarrollan macropapilas mientras que de tres a cinco en los taxa que desarrollan micropapilas. El subgrupo I<sup>B</sup> sólo tiene macropapilas epidérmicas desarrollando una sola papila por célula epidérmica. El subgrupo I<sup>C</sup> sólo tiene micropapilas cuticulares, en este caso encontramos de dos a cinco papilas por célula epidérmica. El subgrupo II<sup>A</sup> carece de papilas a excepción de *Oncidium ampliatum* que tiene micropapilas cuticulares. Finalmente el subgrupo II<sup>B</sup> contiene micropapilas cuticulares y sólo *Psychopsis papilio* tiene macropapilas epidérmicas, desarrollando una sola papila por célula epidérmica, este tipo de papila se ha observado en *Dresslerella hirsutissima* (Pridgeon, 1982a) y *Goodyera discolor* (Solereder y Meyer, 1930). Sin embargo, en los estudios donde se han reportado la presencia de papilas se desconoce si es un carácter homólogo.

#### **Distribución de células en la epidermis adaxial (carácter 10).**

Este carácter no se ha reportado como útil en la taxonomía de algún grupo de orquídeas, sin embargo, en el caso particular de los subgrupos en estudio permite distinguir especies o grupos de especies. Los taxa del subgrupo I<sup>A</sup> tienden a distribuir sus células en hileras y esta distribución está relacionada a una forma celular poligonal, las excepciones son: una de las muestras de *Oncidium cavendishianum* (Ocav1) y *O. splendidum*, las cuales tienen una distribución aleatoria con células poligonales; además, *O. flavovirens* tiene una distribución en hilera pero la forma celular es rectangular. En el subgrupo I<sup>C</sup> los taxa tienen una distribución aleatoria característica y forma celular poligonal. En el subgrupo II<sup>A</sup> los taxa tienen una distribución en hilera con celular de forma cuadrada a rectangular, a excepción de *Maxillaria cuculata* que tiene forma poligonal. Los taxa del subgrupo II<sup>B</sup> al igual que la mayoría de los taxa del subgrupo I<sup>A</sup>, tienen una distribución en hilera y una forma celular poligonal. Sería interesante hacer observaciones en otras especies con objeto de corroborar su valor taxonómico en Oncidiinae.

#### **Largo y ancho de células epidérmicas adaxiales (caracteres 12 y 13).**

Estos dos caracteres distinguen a los grupos I y II de forma global. A partir del análisis de intervalo múltiple se evidenció la formación de dos grupos homogéneos, tanto para el largo como para el ancho de las células, uno de estos grupos homogéneos incluye a los dos taxa del subgrupo I<sup>B</sup>, sin epidermis adaxial, por lo que sus valores son cero. El subgrupo II<sup>A</sup> se caracteriza por tener células epidérmicas pequeñas mientras que el subgrupo II<sup>B</sup> tiene las células epidérmicas más grandes, a excepción de *Oncidium pulvinatum*. Por otro lado, los taxa del subgrupo I<sup>A</sup> tienen un intervalo más amplio de tamaños, dentro de él se encontró un grupo con células de tamaños medianos, *Oncidium luridum*, *O. splendidum* y *O. stramineum*; y otro grupo con células de tamaños grandes: *Oncidium bicallosum*, *O. cavendishianum*, *O. flavovirens* y *O. microchilum*. Sin embargo, una de las muestras de *O. cavendishianum* (Ocav2) y de *O. microchilum* (Omic1) tienen células más angostas. Por último, el subgrupo I<sup>C</sup> tiene una amplia variación en el tamaño de sus células epidérmicas. Esto indica que este carácter por sí mismo no ayuda claramente a separar las especies dentro de cada subgrupo.

Atwood y Williams (1978) plantean que el tamaño de las células de la epidermis adaxial es muy variable dentro de las especies de *Phragmipedium* y *Paphiopedilum*, por lo que este carácter también tiene limitada utilidad para integrar grupos de especies, en estos géneros.

#### **Tipo de rebordes en las células de la epidermis adaxial y abaxial (caracteres 14 y 21).**

En este estudio se encontró que en general, el tipo de reborde de las células epidérmicas está correlacionado con formas celulares determinadas. Un reborde curvado y una forma celular rectangular o cuadrada distinguen al subgrupo II"A" para ambas epidermis, excepto por *Maxillaria cucullata* en la epidermis adaxial y *Oncidium ampliatum* en la epidermis abaxial. Esta condición distintiva del subgrupo II"A" también se ha reportado para la tribu Cranichideae (Stern *et al.*, 1993b). El resto de los subgrupos generalmente tiene reborde angular y forma celular poligonal en ambas epidermis, a excepción de *O. flavovirens* del subgrupo I"A" con células en la epidermis adaxial de rebordes angulares y formas rectangulares. El subgrupo I"B" tiene células en la epidermis abaxial con rebordes angulares y formas cuadrada o rectangular. Williams (1974) menciona dos tipos de rebordes en Oncidiinae, también menciona que el tipo curvado se correlaciona con una forma celular cuadrada o rectangular mientras que el tipo angular con una forma celular poligonal, esta última condición es similar a lo encontrado en este estudio para la mayoría de las especies. El patrón de reborde angular y forma celular poligonal parece ser más común en Orchidaceae (Stern y Morris, 1992; Stern *et al.*, 1993b; Stern *et al.*, 1994; Kurzweil *et al.*, 1995). En la epidermis abaxial y para el subgrupo I"A", las excepciones son *Oncidium microchilum* con rebordes angulares y formas cuadradas o rectangulares y en el subgrupo II"B" *O. pulvinatum* con reborde curvado y una forma celular rectangular o cuadrada condición frecuente del subgrupo II"A". La forma de las células epidérmicas, así como el tipo de pared anticlinal junto con la forma de reborde son caracteres distintivos entre las especies de *Dendrobium*, de *Cadetia* y de *Pseuderia* de la subtribu Dendrobiinae (Morris *et al.*, 1996). La mayor variación del patrón epidérmico de la epidermis abaxial posiblemente se deba a la presencia de los estomas. Algunas de las especies de *Maxillaria*, *Mormolyca ringens* y *Trigonidium obtusum* contienen células epidérmicas con paredes anticlinales rectas o curvadas sobre ambas superficies y su forma varía de poligonal a irregular (Holtzmeier *et al.*, 1998).

#### **Grosor de pared anticlinal en epidermis adaxial (carácter 15).**

En el presente estudio, el grosor de la pared anticlinal permite caracterizar al subgrupo I"B" por la ausencia de una epidermis adaxial y por lo tanto el grosor se considera igual a cero. El subgrupo I"C" se distingue por un grosor promedio de la pared anticlinal de 2.5  $\mu\text{m}$  y el subgrupo II"B" por tener paredes anticlinales con un grosor superior a 5  $\mu\text{m}$ . Sin embargo, para los otros subgrupos el grosor de la pared anticlinal es muy variable. Estos resultados sugieren que este carácter es poco informativo si se usa en forma aislada. A la fecha se desconoce si el grosor de la pared anticlinal está influenciado por las condiciones ambientales donde crecen las especies.

Sin embargo, el grosor de la pared anticlinal ha mostrado su utilidad taxonómica a nivel genérico dentro de la subtribu Neurothalidiinae y Caladeniinae (Pridgeon, 1982b, 1994b) y a nivel específico en el género *Caladenia* (Pridgeon, 1993).

#### **Hipodermis (caracteres 35-42).**

La hipodermis tiene un alto valor de contribución, su presencia o ausencia es constante entre los taxa de un mismo subgrupo. Los tres subgrupos del grupo I y el subgrupo II"B" se caracterizan por no desarrollar hipodermis. La ausencia de hipodermis también se ha reportado para especies de la subtribu Habenariinae (Kaushik, 1983), *Sanhopea* de la subtribu Stanhopeinae (Stern y Morris, 1992), la subtribu Caladeniinae (Pridgeon, 1993, 1994b), especies de las tribus Diceratosteleae, Tropidieae y Cranichideae, subfamilia Spiranthoideae (Stern *et al.*, 1993b), especies de la subtribu Dendrobiinae (Morris *et al.*, 1996) y especies de las subtribus Orchidinae y Habenariinae (Stern, 1997a, 1997b). Por otro lado, todos los taxa del subgrupo II"A" se caracterizan por desarrollar hipodermis adaxial que puede tener de uno a tres estratos celulares, ser discontinua, con células de forma generalmente rectangular, de 55 a 115  $\mu\text{m}$  de largo por 34 a 74  $\mu\text{m}$  de ancho, generalmente con paredes celulares de esclerénquima que pueden tener un grosor de 3 a 8  $\mu\text{m}$ . Estas características son similares a las reportadas por Williams (1974) para otras especies de *Oncidium*. Una excepción es *Oncidium ampliatum* y *Cuitlauzina pendula* que contienen una hipodermis continua, además *Cuitlauzina pendula* es la única especie que tiene hipodermis con células de paredes de celulosa. *Maxillaria cucullata* se distingue por presentar tres estratos celulares, mientras que *Oncidium ampliatum* se caracteriza por tener las células hipodérmicas más grandes y un mayor grosor de pared.

También se ha reportado la presencia de una hipodermis adaxial como un carácter distintivo en *Dresslerella* (Pridgeon y Williams, 1979; Pridgeon, 1981a), en las especies *Dendrobiinae* (Stern *et al.*, 1994; Morris *et al.*, 1996), en algunas especies del grupo *Epidendrum anisatum* (García-Crúz, 1995). La hipodermis es un carácter común a la mayoría de las especies de *Maxillaria*, sin embargo, el número de estratos, el tipo de pared y el tipo celular que la conforman es muy variado. Dicha variación permite reconocer algunas de sus especies (Holtzmeier *et al.*, 1998), también es frecuente encontrar una hipodermis en *Mormolyca ringens* y *Trigonidium obtusum* (Holtzmeier *et al.*, 1998). Debido a que la hipodermis adaxial también se encuentra en varios géneros de otras subtribus no relacionadas con *Oncidiinae*, se sugiere que su presencia podría ser una adaptación al ambiente similar donde se desarrollan.

La presencia/ausencia, el tipo y grosor de la pared celular, el número de estratos y la ubicación de la hipodermis son caracteres reconocidos como de gran utilidad para la taxonomía de diversos grupos de orquídeas (Arditti, 1992; García-Crúz, 1995; Holtzmeier *et al.*, 1998; Kaushik, 1983; Khasim y Mohana Rao, 1990; Morris, 1996; Pridgeon, 1982a y 1982b; Pridgeon y Stern, 1982; Pridgeon y Williams, 1979; Sandoval-Zapotitla, 1993; Stern *et al.*, 1994; Stern y Morris, 1992; Williams, 1974).

#### **Grosor de mesofilo (carácter 44).**

Como se mencionó los miembros del grupo I son de hojas y mesofilos gruesos (más de 1 mm); mientras que los miembros del grupo II son de hojas y mesofilos delgados (menos de 1 mm). Las especies del subgrupo I"B" que son de hojas rollizas tienen diámetros que van de 3.7 mm en *Oncidium ascenden* a 12.6 mm en *O. cebolleta*. Este carácter fué utilizado por Arditti (1992), para agrupar a las hojas de las orquídeas en dos categorías, las delgadas (menos de 1 mm), y las gruesas o carnosas (más de 1 mm), que tienden a desarrollar células más grandes así como más estratos celulares en sus mesofilos. Stern mencionó que las hojas gruesas de la sect. *Rhizobium* del género *Dendrobium* fueron considerados como "crasuláceas" debido al grosor de sus hojas (Stern *et al.*, 1994). De acuerdo a este autor, las hojas de los tres subgrupos del grupo I pueden considerarse como crasuláceas dado el grosor de su mesofilo.

#### **Células con engrosamientos en mesofilo (caracteres 45, 46, 47, 48, 49, 50).**

La presencia de estas células en las Orchidaceae ya se ha reportado (Curtis, 1917; Olatunji y Nengim, 1980; Solereder y Meyer, 1930; Williams, 1974). Estas células se han llamado: idioblasto traqueoidal, traqueídeos de almacenamiento, células mecánicas, células almacenadoras de agua, células de agua, células híbridas. En 1980 Olatunji y Nengim las llamaron células del mesofilo que poseen engrosamientos secundarios en bandas, y es el nombre que se asigna en este trabajo. Olatunji y Nengim (1980) señalan que el 49% de 88 orquídeas epífitas Africanas presentan estos elementos en diferentes órganos, de éstas el 53.5% en sus hojas. Los autores reconocen dos tipos de elementos traqueoidales: el tipo *Cystorchis* donde los engrosamientos de la pared secundaria tienden a ser más gruesos y más espaciados, y el tipo *Bulbophyllum* donde los engrosamientos secundarios son más delgados y están más cercanos entre sí.

En el presente trabajo todas las especies que presentan células con engrosamientos en su región media, también las presentan en su región basal. En ambos casos resultan ser los caracteres más importantes con base en los resultados del análisis de componentes principales. Todas las especies del grupo I se caracterizan por presentar en las células con engrosamientos, paredes secundarias con engrosamientos helicoidales y/o reticulados fuertemente lignificados, sin embargo las especies del grupo II no las contienen. Las células con engrosamientos en las hojas de las especies del grupo I corresponden al tipo *Cystorchis* propuesto por Olatunji y Nengim (1980). Williams (1974) también las encontró en seis de las especies de *Oncidium* de hojas carnosas; todas estas especies son ahora incluidas en el subgrupo I"A". Sin embargo, no son exclusivas de este grupo ya que las encontró en *Oncidium sprucei*, *O. stipitatum*, *O. lucayanum*, *O. quadrilobum*, *O. variegatum*, *Trichocentrum capistratum*, *T. pfavii*, *T. tigrinum* var. *splendidum* y *Notylis* sp. Este reporte sugiere que la presencia de las células con engrosamientos no es un carácter exclusivo para el clado *Lophiaris*. Estas células y estructuras similares fueron observados en plantas que están asociadas con ambientes secos. La presencia de estas células en muchas plantas no relacionadas puede ser una adaptación convergente a las condiciones xerofíticas (Olatunji y Nengim, 1980).

Aún cuando la forma general de las células con engrosamiento es cilíndrica, el tamaño es variable entre y dentro de los tres subgrupos del grupo I, un comportamiento similar también fue encontrado en ciertas especies

epífitas Africanas (Olatunji y Nengim, 1980). Cabe resaltar que en el subgrupo I"B", estos elementos tienen un largo que va de 75  $\mu\text{m}$  en *O. ascendens* a 225  $\mu\text{m}$  en *O. cebolleta* y el ancho varía de 64  $\mu\text{m}$  en *O. ascendens* a 150  $\mu\text{m}$  en *O. cebolleta*. Esta diferencia de dimensiones de las células con engrosamientos pudiera estar relacionada al tamaño de la hoja ya que *O. ascendens* con células de engrosamientos más pequeños también tiene hojas con diámetros más pequeños y lo contrario sucede en *O. cebolleta*.

Sin embargo, el subgrupo I"A" es el que muestra la mayor variación en el largo de las células con engrosamientos, no obstante es el subgrupo que tiene las células con engrosamientos más largas y esto pudiera deberse a que las especies de este subgrupo, conocidas como "orejas de burro", tienen hojas que alcanzan las mayores dimensiones. Olatunji y Nengim (1980), reportan que la abundancia de los elementos traqueoidales en las especies epífitas Africanas varían entre especies. En este estudio se encontró que las células con engrosamientos son más abundantes en el subgrupo I"C", mientras que la abundancia es menor y casi similar entre las especies del subgrupo I"A" y I"B"; estos resultados sugieren que la abundancia no parece tener relación con el tamaño de las hojas ya que dentro del grupo I, el subgrupo I"C" es el que contiene especies con hojas relativamente pequeñas, si bien, pudieran ser tan gruesas como las de las especies del subgrupo I"A".

Células con engrosamientos de tipo espiralado se observaron en las especies de los tres subgrupos mientras que células con engrosamientos de tipo reticulado sólo en las especies de los subgrupos I"A" y I"B". Sin considerar el tipo de engrosamiento, el ancho del mismo es mayor en las especies del subgrupo I"A", mientras que éste es menor y similar entre las especies del subgrupo I"B" y I"C". El subgrupo I"A" que contiene especies con hojas de grandes dimensiones es el que desarrolla engrosamientos más anchos, lo que pudiera estar reflejando una relación entre estos dos parámetros. Parece existir una asociación positiva entre el tamaño de las hojas y algunas características de las células con engrosamientos, por lo que se sugiere estudiar un mayor número de individuos por especie con objeto de conocer si esta tendencia se mantiene.

Se concluye que las células con engrosamientos del tipo *Cystorchis* son un carácter constante y distinguen al grupo I, sin embargo, existe variación en el tamaño y el tipo de engrosamientos que desarrollan estas células dentro y entre las especies de los tres subgrupos. Las especies del subgrupo I"A" se distinguen porque tienen células relativamente largas y con engrosamientos mayores de 3  $\mu\text{m}$ , mientras que las especies del subgrupo I"C" se distinguen porque tienen una mayor abundancia de células sólo con engrosamientos de tipo espiralado.

Olatunji y Nengim (1980) sugieren que la estructura y distribución de las células con engrosamientos pueden proporcionar soporte mecánico al prevenir que el tejido parenquimático que les rodea se colapse totalmente durante el período más seco de la estación o bien pueden actuar como tejido elástico, de tal manera que se contraen durante la desecación hasta un límite y en forma gradual se dilatan cuando el agua está disponible, por lo tanto, capacitando al tejido u órgano que los contiene a recuperar su turgencia y forma original. Estas funciones básicas para las células con engrosamientos espiralados también fueron planteadas por varios autores (Benzing, 1986; Pridgeon, 1986; Mohana Rao y Khasim, 1987; Sinclair, 1987).

Las especies del grupo I con células con engrosamientos, son consideradas como epífitas heliófitas sujetas a largos periodos de sequía. Se caracterizan por tener pseudobulbos reducidos y hojas rollizas o conduplicadas, carnosas o suculentas. Se supone que estas plantas transfirieron la función del pseudobulbo, de almacenamiento de agua a las hojas debido a su reducción. Si es así, esto pudiera estar relacionado con lo planteado por Sinclair (1987), acerca del papel que juegan estas células para tolerar la sequía. La presencia de estas células en las hojas, junto con otros caracteres anatómicos, pudieran ser la explicación del éxito de estas orquídeas epífitas hacia la adaptación a condiciones xerófitas, de los ambientes con estrés hídrico.

### **Células buliformes (carácter 51).**

En el presente estudio se adoptó la terminología propuesta por Esau (1972) para este tipo de células. Ella establece que son células epidérmicas especializadas que reciben el nombre de "células buliformes" por ser diferentes al resto de las células epidérmicas, son muy largas, de paredes delgadas, arregladas en bandas longitudinales, paralelas al eje longitudinal de la hoja, generalmente no contienen algo más que agua y parecen actuar como puntos de flexión que permite el desenvolvimiento de la hoja en las primeras etapas de su desarrollo. También se distinguen de las células del mesófilo por no contener cloroplastos ni cristales, son morfológicamente distintas a las células parenquimáticas adyacentes y su ubicación es muy precisa. La presencia de este tipo de células se ha reportado para diferentes grupos de orquídeas (Arditti, 1992; García-Cruz, 1995; Holtzmeier *et al.*,

1998; Kurzweil *et al.*, 1995; Pridgeon, 1982a). Sin embargo, en estos trabajos reciben diferentes nombres. En este estudio las células buliformes tienen un alto valor taxonómico. Es un carácter que distingue a los miembros del grupo I, los cuales carecen de estas células, mientras que los miembros del grupo II si las presentan. Cuando se presentan, se localizan en el extremo adaxial a nivel de la vena media, la excepción es *Maxillaria cucullata* que además contiene un grupo de células buliformes en el extremo abaxial muy cerca de los márgenes de la hoja. Dicho arreglo también se reportó en el trabajo de Holtzmeier y colaboradores (1998) para las especies de *Maxillaria*, *Mormolyca ringens* y *Trigonidium obtusum*, cabe destacar que *M. cucullata* se distingue de las especies de este género a la fecha estudiadas porque también presenta células buliformes en el extremo abaxial. A partir de estos resultados se infiere una relación entre grosor de hoja, presencia de células con engrosamientos y presencia de células buliformes ya que solo las especies con hojas delgadas y sin células con engrosamientos presentaron células buliformes, mientras que las especies con hojas gruesas y con células con engrosamientos no las presentan. La correlación de caracteres se podría interpretar como diferentes estrategias hacia la protección contra la desecación.

**Número total y número de estratos de haces vasculares** (caracteres 57, 58 de región media y 76, 77 de región basal).

Williams (1974) menciona que algunas especies de Oncidiinae pueden ser distinguidas con base en el número, tipo y relación entre los haces vasculares que contienen. Otros autores también han podido distinguir a las especies de diferentes géneros (Atwood, 1984; Holtzmeier *et al.*, 1998; Pridgeon, 1982a; Pridgeon y Williams, 1979). Stern *et al.* (1985) en Pleurothallidinae encontraron que el número de haces vasculares en el tallo es una función de su diámetro; mientras que Kurzweil *et al.*, (1995) mencionan que el número total de haces vasculares depende en gran medida del tamaño de la hoja en la tribu Diseae.

El análisis de componentes principales mostró que el número total de haces vasculares es uno de los caracteres importantes en el segundo componente principal. Sin embargo, en la prueba de intervalo múltiple este carácter mostró la formación de sólo dos grupos homogéneos que incluyen por un lado a *Trichocentrum hoegei* y *Trichopilia tortilis* ambos miembros del subgrupo I"C" y por otro a *Cuitlauzina pendula* y *Palumbina candida*, ambos miembros del subgrupo II"A"; mientras que el resto de las especies son significativamente diferentes. A excepción de los miembros del subgrupo I"C", de *Oncidium ascendens* del subgrupo I"B" y de *O. flavovirens* y *O. stramineum* del subgrupo I"A", las restantes especies del grupo I tienen más de 100 haces vasculares en sus hojas. Las especies con un número alto de haces vasculares, se caracterizan por tener hojas grandes, suculentas y con mesofilos gruesos. En general las especies del subgrupo I"A" son las que tienen mayor número de haces vasculares (74 a 211), mientras que las especies del subgrupo I"C" tienen pocos haces vasculares (24 a 28). Las especies del subgrupo II"A", a excepción de *Oncidium ampliatum* (85) y *Maxillaria cucullata* (93) tienen pocos haces vasculares en sus hojas (47 a 53). Se puede considerar a las especies del subgrupo II"B" con un número intermedio de haces vasculares (35 a 59). Este carácter por sí mismo difícilmente puede separar a los grupos de especies, con excepción del subgrupo I"C".

Por otro lado y con respecto al número de haces vasculares por milímetro, se observó que la mayoría de las especies del subgrupo I"A" se caracterizan por tener un valor alto de número de haces vasculares por milímetro (3.5 a 3.8), es decir, sus haces vasculares están poco espaciados, sin embargo, dentro de este subgrupo también hay especies con pocos haces vasculares por milímetro (2.1 a 3.1), es decir, más espaciados tales como: *Oncidium cavendishianum*, *O. flavovirens* y *O. microchilum*. Las especies del subgrupo I"B" y I"C" tienden a estar dentro de las especies con pocos haces vasculares por milímetro (1.8 a 3.2). A excepción de *Osmoglossum dubium* y *Palumbina candida* que son las especies con un mayor número de haces vasculares por milímetro (4.2 a 5.2) las restantes especies del subgrupo II"A" se ubican dentro de las especies con pocos haces vasculares por milímetro (2.1 a 3.2), es decir, sus haces están espaciados; las especies del subgrupo II"B" son las especies que en general se pueden considerar como las que tienen menos haces por milímetro (1.5 a 2.7), es decir, son las especies con haces más espaciados.

En las dos especies estudiadas con hojas rollizas, la organización de los haces vasculares difiere de lo observado en las especies con hojas conduplicadas. La organización del tejido vascular en las hojas rollizas podría considerarse similar a la observada en los tallos de algunas especies de *Pleurothallis*. En ambos órganos contienen haces vasculares de tipo colateral, distribuidos en círculos o en bandas formando una "V" pero inmersos en tejido parenquimático y rodeados por una vaina de esclerénquima. Stern y colaboradores (1985) reportan que el número



de haces vasculares del tallo de las especies de *Pleurothallis*, varía con el diámetro del tallo. Un comportamiento similar se observó, en las especies con hojas rollizas estudiadas. En *O. ascendens* la hoja tiene un diámetro máximo de 3,735 µm con un total de 69 haces vasculares, mientras que en *O. cebolleta* la hoja tiene un diámetro máximo de 12,583 µm y 120 haces vasculares.

Para las restantes especies con hojas conduplicadas, en general, se encontró que no existe una correlación entre el número total de haces vasculares y el espaciamiento de los haces vasculares expresado a través del número de haces por milímetro, el tamaño promedio de los haces vasculares y el grosor del mesofilo. Sin embargo, existe una correlación positiva entre el número de estratos de haces vasculares y el grosor del mesofilo y también hay una correlación positiva entre el número total de haces vasculares y el número de estratos de los mismos. Por lo que las especies con un alto número total de haces vasculares tienen varios estratos de haces vasculares, así como mesofilos más gruesos y suculentos, tal es el caso de la mayoría de las especies del subgrupo I"A".

Número total y número de estratos de haces vasculares de la región basal (caracteres 76 y 77). Sólo el número total de haces vasculares tiene un valor considerable en el segundo componente principal, mientras que el número de estratos y el área de los haces vasculares no, sin embargo, muestran algunas diferencias entre los grupos resultantes. El número de haces vasculares separa al subgrupo I"C" con menor número de haces vasculares. Los valores del número total en el resto de los subgrupos tienden a sobreponerse, sin embargo, se observan tendencias generales de tal manera que los subgrupos I"A" y I"B" tienen un alto número de haces vasculares mientras que los subgrupos II"A" y II"B" tienen un número intermedio. Con respecto al número de estratos se observa que los subgrupos I"A" y I"B" contienen el mayor número de estratos mientras que en los tres subgrupos restantes, el número de estratos es menor.

#### **Haces de fibras no vasculares** (caracteres 60, 62, 63, 64, 65).

La presencia de haces de fibras independientes al tejido vascular se describe para las hojas de Orchidaceae por Withner y colaboradores (1974). Estos autores señalan que la ocurrencia de estas fibras está correlacionada con la rigidez de las hojas, y reconoce tres categorías: suave-delgado, duro-rígido-carnoso y terete relacionadas al número y distribución respecto a la superficie de tales haces de fibras. Williams (1974) asegura que dentro de las Oncidiinae, los haces de fibras adaxiales son raros y son un buen carácter taxonómico. Este carácter puede presentarse junto con una hipodermis adaxial pero también se le puede encontrar en especies que no desarrollan una hipodermis adaxial. Haces de fibras abaxiales pueden estar presentes y su posición, el número de estratos y el tamaño del haz varía entre las especies, por lo que estos haces de fibras pueden adquirir varias configuraciones. Los haces de fibras abaxiales fueron observados por igual en los *Oncidium* "orejas de burro", en los "colas de rata" de hojas rollizas, en el grupo de *Oncidium* equitantes, en la alianza de *Oncidium papilio* y en los *Oncidium* típicos, sin embargo, no fueron observados en *Trichocentrum* (Williams, 1974). Se menciona la presencia de haces de fibras en la subtribu Sobraliinae (Pridgeon, 1982a, 1982b); la subfamilia Epidendroideae (Khasim y Mohana Rao, 1990); en *Stanhopea* (Stern y Morris, 1992); en *Cuillauzina pendula* (Sandoval-Zapotitla, 1993); en el grupo *Epidendrum anisatum* (García-Crúz, 1995); en *Dendrobium* (Morris et al., 1996); y en algunas especies de *Maxillaria*, *Mormolyca* y *Trigonidium* (Holtzmeier et al., 1998).

Al igual que lo reportado por Williams (1974), en este estudio no se observaron haces de fibras no vasculares en la parte media y basal de la hoja en las especies del subgrupo I"C", *Trichocentrum albiflorum*, *T. hoegei* y *Trichopilia tortilis*. La ausencia de este tipo de haces es común en otras orquídeas no relacionadas (Kaushik, 1983, en *Caladenia* Pridgeon, 1993, Stern et al. 1993b, Morris et al., 1996, Stern, 1997a, 1997b). El resto de los subgrupos en este estudio si los contienen y su configuración es variable entre ellos. Para las especies que los presentan, en general pueden encontrarse en el extremo adaxial, medio o abaxial del mesofilo; los subgrupos I"A", II"A" y II"B" presentan haces de fibras en todas estas posiciones, la excepción es *Oncidium cavendishianum* que de forma sorprendente no presenta haces de fibras en la región media de su hoja; el subgrupo I"B" se distingue porque sólo presenta haces de fibras en la región periférica o abaxial de sus hojas, cabe señalar que éstas corresponden a las especies con hojas rollizas.

En cuanto al número total de haces de fibras, podemos decir que el subgrupo II"A" es el que contiene mayor número de haces de fibras, así mismo, es el que contiene más estratos. Otro carácter particular dentro de este subgrupo, es que en *Maxillaria cucullata* se observan dos tipos de fibras, unos haces incluyen fibras con lumen pequeño y pared celular gruesa y otros haces incluyen fibras con lumen amplio y pared celular angosta. El intervalo

más amplio de tamaños de haces de fibras, medido a partir de su área, fue encontrado en el subgrupo I"A" que va de 0 en *Oncidium cavendishianum* a 16,603  $\mu\text{m}^2$  en *O. splendidum*; el subgrupo I"B" con un área de 2,110 a 5,220  $\mu\text{m}^2$  y el subgrupo II"A" con un área de 1,276 a 4,170  $\mu\text{m}^2$  y el subgrupo menos variable y con haces más pequeños es el II"B" con un área de 1,531 a 2,826  $\mu\text{m}^2$ . Los subgrupos I"A" y I"B" contienen haces con fibras de paredes más gruesas de 2.5 a 5  $\mu\text{m}$  mientras que en los subgrupos II"A" y II"B" las paredes son de 2.5  $\mu\text{m}$ . Esau (1972) menciona que es común que el soporte mecánico impartido por la presencia de abundante esclerénquima reduzca los efectos perjudiciales de pérdida de turgencia celular causado por estrés hídrico.

Para el valor promedio del total de haces de fibras se observa que este parámetro varía mucho dentro y entre los subgrupos. En el valor promedio del número de estratos observamos que el subgrupo I"A" a su vez se subdivide en dos conjuntos, el primero con uno o dos estratos en donde se incluye a *Oncidium bicallosum*, *O. cavendishianum*, *O. flavovirens* y *O. splendidum*; el segundo con tres o cuatro estratos e incluye a *O. luridum*, *O. microchilum* y *O. stramineum*. El subgrupo I"B" desarrolla uno o dos estratos. Los miembros del subgrupo II"A" varía desde uno en *Palumbina candida* a cuatro estratos en *Maxillaria cucullata*, la mayoría con tres. El subgrupo II"B" también muestra una amplia variación entre sus miembros, *Rossioglossum grande* con uno, *Psychopsis papilio* con dos y *Oncidium pulvinatum* con cinco estratos.

Para el tamaño de los haces de fibras se observa que el subgrupo I"A" tiende a presentar haces de gran tamaño, los más grandes dentro de todos los taxa estudiados a excepción de *Oncidium flavovirens* y *O. stramineum*. Dentro del subgrupo I"B" *O. ascendens* desarrolla haces relativamente pequeños (1335  $\mu\text{m}^2$ ) mientras que *O. cebolleta* desarrolla haces más grandes (4249  $\mu\text{m}^2$ ). El subgrupo II"A" en general tiende a presentar haces de fibras pequeños (1767 a 2444  $\mu\text{m}^2$ ), esto mismo se observa para el subgrupo II"B" (2002 a 3768  $\mu\text{m}^2$ ). Parece existir una relación directa entre el tamaño (diámetro) de la hoja y el tamaño de los haces de fibras ya que los miembros del grupo I en general tienen hojas más gruesas y grandes; en el caso de las hojas rollizas, *O. ascendens* tiene hojas con un diámetro menor al observado en *O. cebolleta* y esta misma relación se observa en el tamaño de sus haces de fibras; en las especies con hojas conduplicadas, el subgrupo I"A" representado por las "orejas de burro" se caracteriza por tener hojas gruesas, es el que desarrolla los haces de fibras más grandes. Por otro lado, los miembros del grupo II desarrollan hojas relativamente delgadas y mantienen tamaños pequeños de sus haces de fibras.

#### **Estegmatas con cuerpos de sílice cónicos (carácter 66).**

Sin especificar que son células de sílice, en las orquídeas la presencia de estas estructuras se menciona en varios artículos (Rosso, 1966; Withner *et al.*, 1974). Artículos más recientes ya establecen de forma correcta la presencia de estegmatas con cuerpos de sílice en las orquídeas (Arditti, 1992; Holtzmeier *et al.*, 1998; Khasim y Mohana Rao, 1990; Moller y Rasmussen, 1984; Morris *et al.*, 1996; Pridgeon, 1982a; Pridgeon y Stern, 1982; Pridgeon y Williams, 1979; Rasmussen, 1986; Stern *et al.*, 1993a, 1993b; Stern *et al.*, 1994; Stern, 1997a, 1997b; Stern y Morris, 1992).

Dentro de las orquídeas, Rasmussen (1986) distingue dos tipos de estegmatas, los que contienen cuerpos de sílice cónicos que tienen una amplia distribución dentro de la familia y los que contienen cuerpos de sílice esféricos. Se reporta que la clase de cuerpo de sílice, aunque no su tamaño, es constante para la especie. Cuando los estegmata están presentes en una especie ellos pueden encontrarse en el tejido foliar, en el tallo y en el eje de la inflorescencia. Se ha sugerido que la forma del cuerpo de sílice y la presencia de los estegmata es un carácter genéticamente determinado, poco influenciado por factores ambientales inmediatos. Por definición, los estegmatas están asociados con el tejido esclerenquimatoso y por consiguiente no pueden ser encontrados en plantas que carecen de esclerénquima. Por otro lado, especies que contienen esclerénquima no siempre forman estegmatas.

Los resultados de este estudio indican que los cuerpos de sílice se presentan por igual en la región media y basal de la hoja. La presencia de los cuerpos de sílice es un carácter que puede ser usado para distinguir grupos, tal es el caso de los grupos I"A", I"B", II"A" y II"B" estas especies contienen estegmatas con cuerpos de sílice cónicos en células especiales sobre las fibras vasculares y no vasculares. El subgrupo I"C" que incluye a las especies de *Trichocentrum* y *Trichopilia* se caracterizan por carecer de estegmatas. Al mismo tiempo estas especies contienen poco esclerénquima a nivel de la vaina de los haces vasculares y carecen de haces de fibras no vasculares. Ambas condiciones se han reportado en las especies de los géneros incluidos en la subtribu Caladeniinae (Pridgeon, 1993, 1994b). No contienen estegmatas los miembros de la tribu Cranichideae de la subfamilia Spiranthoideae (Stern *et al.*, 1993b), *Dendrobium rigidum* y las especies de *Pseuderia* de la subtribu Dendrobiinae (Morris *et al.*, 1996; Stern

et al., 1994), las especies estudiadas de las subtribus Orchidinae y Habenariinae (Stern, 1997a, 1997b) y la tribu Diseae (Kurzweil et al., 1995).

Rasmussen (1986) reconoce tres estados del carácter de estegmata presente en las orquídeas, 1) estegmatas con cuerpos de sílice cónicos, 2) estegmatas con cuerpos de sílice esféricos y 3) ausencia de tejido de soporte y por lo tanto de estegmatas y menciona que los estegmatas con cuerpos de sílice cónicos representan el estado de carácter ancestral. La falta de estegmata la considera una condición derivada en comparación a los estegmata con cuerpos de sílice cónicos. Con base en esta propuesta las especies del subgrupo I<sup>°</sup>C<sup>°</sup>, es decir especies de *Trichocentrum* y la especie de *Trichopilia*, son derivadas por carecer de estegmatas, en comparación a las especies de los subgrupos I<sup>°</sup>A<sup>°</sup> o I<sup>°</sup>B<sup>°</sup>, las cuales contienen estegmatas con cuerpos de sílice cónicos. Las epífitas xerofíticas a menudo contienen estegmatas mientras que la mayoría de orquídeas terrestres generalmente mesofíticas carecen de ellos, por lo que parece existir una correlación entre xerofitismo y estegmatas. Rasmussen (1986) ha sugerido que la forma de sílice de estos cuerpos es algo similar a un gel de sílice el cual es una sustancia conocida por su capacidad para absorber agua. Con esto en mente, se ha sugerido que los estegmata juegan un papel importante en la economía del agua de las plantas. Si asumimos que las orquídeas epífitas en muchos aspectos son valoradas como xerofíticas, probablemente los estegmata pudieran ser considerados como una ventaja adaptativa con una especialización xerofítica.

**Número y tamaño de haces vasculares en la zona central** (caracteres 69, 70 de región media, 84 de región basal).

Ninguno de estos caracteres tiene un valor significativo en la explicación de la variación de los taxa, sin embargo, en algunas especies el número de haces vasculares de la zona central o vena central es muy constante, por lo que este carácter puede ser utilizado como diagnóstico. El subgrupo I<sup>°</sup>A<sup>°</sup> se distingue porque algunas especies desarrollan un gran número de haces vasculares en su zona central y conforman una vena compuesta, tal es el caso de *Oncidium bicallosum* con 10 haces, *O. luridum* con 25 haces y *O. splendidum* con 28 haces. El resto de las especies de este subgrupo desarrollan de uno a tres haces. Los miembros del subgrupo I<sup>°</sup>B<sup>°</sup> con hojas rollizas se distinguen porque en sus hojas convergen de cuatro a cinco haces de mayor tamaño en su nivel central. Los miembros de los subgrupos I<sup>°</sup>C<sup>°</sup>, II<sup>°</sup>A<sup>°</sup> y II<sup>°</sup>B<sup>°</sup> contienen un sólo haz vascular en su zona central. Respecto al tamaño o área que ocupa el haz vascular principal de la zona central, tiene una amplia variación dentro y entre los subgrupos. Sin embargo, los haces más grandes se encuentran en el subgrupo I<sup>°</sup>A<sup>°</sup> y los haces más chicos en el subgrupo II<sup>°</sup>A<sup>°</sup> a excepción de *Oncidium ampliatum*. El número y tamaño de los haces vasculares en la vena media es un carácter que permite distinguir algunas de las especies de *Maxillaria*, *Mormolyca* y *Trigonidium* (Holtzmeier et al., 1998).

Área del haz vascular en la región central basal (carácter 84). Este carácter tiene un valor negativo considerable en el tercer componente principal. El subgrupo I<sup>°</sup>C<sup>°</sup> se distingue por tener haces vasculares centrales pequeños (22,451 a 28,260  $\mu\text{m}^2$ ).

**Proporción que ocupa la vena central en la zona central** (carácter 85).

Este carácter es uno de los señalados por el primer componente principal. Permite reconocer y separar los dos grande grupos formados. El grupo I se caracteriza porque su haz vascular central ocupa una menor proporción del área de la zona central (4.5/100 a 21/100), mientras que el grupo II se distingue porque su haz vascular central ocupa una mayor proporción del área de la zona central (33/100 a 70/100). Se puede señalar que hay una relación inversa entre el grosor de la hoja y este carácter, es decir las especies del grupo I con hojas gruesas tienen un haz vascular central que ocupa una pequeña proporción del área de la zona central, mientras que las especies del grupo II con hojas más delgadas, su haz vascular central ocupa una gran proporción del área de la zona central.

**Región basal.**

No obstante el gran número de publicaciones acerca de la anatomía foliar de las Orchidaceae, a excepción del trabajo de Rojas-Leal (1993), en la mayoría de ellas no se hace mención de la estructura anatómica de la región basal de la hoja. En este estudio se analizó dicha región y se encontró que existen algunos caracteres que pueden ser útiles en el reconocimiento de algunos de los grupos resultantes. A excepción de los espacios aéreos, los caracteres con valor taxonómico de esta región de la hoja ya fueron discutidos junto con los caracteres correspondientes de la región media.

### Espacios aéreos (carácter 75).

Este es un carácter diagnóstico ya que su presencia es constante en los miembros del subgrupo II"A", el resto de los subgrupos se caracterizan por no desarrollar espacios aéreos en la base de sus hojas, sin embargo, *Oncidium cebolleta* en el subgrupo I"B" y *Rossioglossum grande* en el subgrupo II"B" si los presentan.

Los siguientes dos caracteres no tienen significado taxonómico para el grupo en estudio, sin embargo, se considera que es importante su discusión dada la importancia de los mismos en la descripción anatómica de un gran número de grupos en distintas subtribus de Orchidaceae.

### Número de células epidérmicas junto a las oclusivas y/o células subsidiarias (carácter 29).

Las células subsidiarias son definidas como "células cercanamente asociadas a las células oclusivas que son morfológicamente diferentes de las restantes células epidérmicas" (Esau, 1965). Fryns-Claessens & Van Cotthem, 1973 (citado por Williams, 1975), Pant en 1965 y Paliwal en 1969 (citados por Williams, 1975) han establecido otra definición en la cual las células subsidiarias son aquellas "células que tienen su origen a partir de la misma célula epidérmica que origina a las células oclusivas". Los trabajos anatómicos más recientes han adoptado esta última definición.

El complejo estomático de las especies en estudio fue analizado a partir de hojas maduras, si bien, en algunos taxa es claro distinguir que algunas células asociadas a las oclusivas son morfológicamente diferentes a las restantes células epidérmicas, al no tener información sobre el desarrollo del complejo estomático fue imposible asignar un tipo de complejo estomático ya que las clasificaciones propuestas para el complejo estomático de las monocotiledóneas (Tomlinson, 1974) adoptan un criterio de desarrollo. Tomlinson (1974) y Williams (1975) han mencionado que estudios de células subsidiarias maduras sin una base de desarrollo han conducido a conclusiones erróneas acerca de la naturaleza de la célula subsidiaria y por lo tanto del complejo estomático maduro. Tales conclusiones erróneas son de poca utilidad en estudios taxonómicos o filogenéticos. Por esta razón sólo se reporta el número de células que mantienen contacto con las oclusivas aún y cuando en ocasiones, estas células no sean morfológicamente distintas a las restantes células epidérmicas.

Williams (1979) analizando el desarrollo y ubicación de las células subsidiarias en la tribu Oncidieae, encuentra que *Oncidium bicallosum*, *O. cavendishianum*, *O. flavovirens*, *O. microchilum*, *O. splendidum* y *O. stramineum* contienen hojas anfistomáticas. Los resultados obtenidos en este estudio integran a todas estas especies en el subgrupo I"A" y demuestran que los representantes estudiados de este subgrupo, conocidos como "orejas de burro" tienen hojas anfistomáticas, confirmando los resultados obtenidos por Williams (1979). Los dos géneros que representan al subgrupo I"C" son considerados en el análisis de Williams y se reporta que *Trichocentrum capistatum*, *T. pfavii* y *T. tigrinum* poseen hojas anfistomáticas mientras que en *Trichopilia marginata*, *T. subulata* y *T. tortilis* son hipostomáticas; sin embargo, en el estudio actual se encontró que *Trichopilia tortilis* tiene hojas anfistomáticas. Dentro de los representantes del grupo II"A" Williams (1979) reporta a *Oncidium ampliatum* y *Palumbina candida*, ambos con hojas hipostomáticas, lo cual también es encontrado en este estudio. Por último, para el subgrupo II"B" sólo menciona a *Oncidium pulvinatum* como teniendo hojas hipostomáticas, sin embargo, en este estudio se observó que sus hojas son anfistomáticas. A excepción de *O. ampliatum*, *O. flavovirens*, *O. pulvinatum*, *Palumbina candida* y *Trichopilia tortilis*, Williams (1979) reporta que las especies restantes de Oncidieae analizadas generalmente contienen más de dos células subsidiarias.

Bajo este criterio los representantes del subgrupo I"B" que incluye a *Oncidium ascendens* y *O. cebolleta* se distinguen porque de forma constante sólo tienen cuatro células alrededor de las oclusivas mientras que los miembros de los subgrupos restantes tienen de cuatro a cinco células. No obstante se reconoce que es importante realizar estudios de desarrollo estomático que permitan conocer el desarrollo de las células subsidiarias de los estomas y por lo tanto conocer el tipo de complejo estomático que presenta un determinado grupo de orquídeas. Tal información pudiera ser taxonómicamente útil.

### Tricomas (carácter 4).

Se ha reportado la presencia de tricomas de varios tipos en las hojas de Orchidaceae, por lo que se considera que éstos son un carácter frecuente dentro de la familia. Williams (1974), reporta la ausencia de tricomas para todos los géneros de Oncidiinae que analizó.

Los resultados de este trabajo difieren de lo reportado por Ayensu y Williams (1972), Williams (1974) y Sandoval-Zapotitla (1993) para los géneros de Oncidiinae. Con excepción de cinco especies, los tricomas se observaron en todo el material estudiado. Sin embargo, este trabajo confirma la ausencia de tricomas en *Palumbina candida* como fue observado por Ayensu y Williams (1972). Los tricomas son más frecuentes de lo que se pensaba y tienen morfologías variadas, únicamente se observaron sobre la epidermis adaxial, siendo más abundantes hacia los márgenes de las hojas. En todos los subgrupos resultantes al menos una de sus especies presenta tricomas. En las especies de los subgrupos I" C" y II" B" se observaron tricomas, mientras que algunas especies de los subgrupos I" A", I" B" y II" A" no los contienen. Por lo anterior se deduce que los tricomas no son un carácter con valor taxonómico para este grupo de orquídeas.

Por otro lado, no parece existir alguna relación entre la presencia de una hipodermis o de células con engrosamientos, con la presencia de este tipo de tricomas, a los cuales también se les ha atribuido la función absorbente de agua en las primeras etapas de desarrollo de la hoja (Pridgeon, 1981a). A la fecha se tiene poca información acerca de la función de este tipo particular de tricomas, puesto que en hojas maduras se observan comúnmente colapsados o incluso las células emergentes ya se han desprendido. Se sugiere que su principal función cualesquiera que sea, está relacionada con las primeras etapas de desarrollo de la planta y en particular con el desarrollo de la hoja.

Tricomas glandulares hundidos ocurren de forma común en muchos géneros de Orchidaceae, no obstante en este estudio sólo se observaron en *Maxillaria cucullata*. Estos tricomas parecen ser del tipo observado en especies de *Maxillaria*, *Mormolyca ringens* y *Trigonidium obtusum* (Holtzmeier *et al.*, 1998), así como en los géneros de la subtribu Pleurothallidinae (Pridgeon, 1981a), miembros de las tribus Diceratostealeae y Tropidieae de la subfamilia Spiranthoideae (Stern *et al.*, 1993b) y en especies de la sect. *Rhizobium* del género *Dendrobium* (Dendrobiinae) (Stern *et al.*, 1994). Pridgeon reporta que los tricomas glandulares pueden actuar como una estructura captadora de agua a través de su célula apical y durante las primeras etapas de desarrollo de la hoja. Más adelante Benzing y Pridgeon (1983) comprobaron que los tricomas glandulares de la hoja de algunas orquídeas Pleurothallidinae contribuyen poco a la absorción tanto de humedad como de nutrientes, la absorción es mayor cuando las hojas son muy jóvenes y la estructura del tricoma es funcional; en las plantas maduras la absorción es llevada a cabo en mayor medida por las raíces. Ninguna de estas aceveraciones se han podido demostrar para el caso de *M. cucullata*. La generalización establecida por Pridgeon (1981a), de que géneros que poseen tricomas absorbentes también poseen algún órgano o tejido almacenador de agua se cumple ya que *M. cucullata* tiene hipodermis como tejido almacenador de agua.

Dell-B y McComb (1978) han planteado la posibilidad de la producción de un exudado en la célula apical de estos tricomas, a menudo cubriendo pequeñas porciones de la epidermis de la hoja. Estos autores reportan que estos exudados usualmente contienen terpenos y aceites esenciales. Por otro lado Levin (1973) y Wagner (1991) mencionan que los tricomas glandulares pueden funcionar primariamente en la producción y almacenamiento de químicos que interactúan con plagas y sirven como repelentes o que impiden la herbivoría. Dell-B y McComb (1978) han sugerido que los altos niveles de exudado, como los producidos por los tricomas glandulares en algunas especies del desierto, pueden incrementar la reflexión de la luz y por lo tanto reducir la temperatura superficial de la hoja. Aún y cuando estos tricomas glandulares son comunes en muchos géneros de Orchidaceae, no se conoce con certeza si su presencia y ubicación en la hoja tienen una ventaja adaptativa en alguna etapa del desarrollo de la planta, o si los tricomas glandulares tienen una alta o baja producción de exudado. Tampoco se conoce la naturaleza del exudado y la posible ventaja adaptativa de su presencia en las plantas que los contienen. Lo anteriormente señalado demanda estudios más detallados, tanto a nivel de microscopía óptica como de microscopía electrónica.

### C. AGRUPACIONES TAXONÓMICAS.

A continuación se comparan y discuten los subgrupos resultantes del análisis fenético en base a los caracteres anatómico-foliares del clado *Lophiaris* y géneros relacionados, con las principales propuestas de agrupaciones taxonómicas previas, a partir de caracteres morfológicos y moleculares.

De acuerdo con Garay y Stacy (1974), las especies de *Oncidium* incluidas en este estudio pertenecen a cinco distintas secciones: *Oncidium ampliatum*, (sect. Oblongata); *Oncidium ascendens* y *O. cebolleta* (sect. Cebolletae);

*Oncidium bicallosum*, *O. cavendishianum*, *O. luridum*, *O. splendidum* y *O. stramineum* (sect. Plurituberculata); *Oncidium flavovirens* y *O. microchilum* (sect. Cyrtochilum); *Oncidium pulvinatum* (sect. Pulvinata) y *Psychopsis papilio* (*Oncidium papilio* sect. Glanduligera). Las secciones Cebolletae, Plurituberculata y Cyrtochilum, quedan incluidas en el grupo "I", mientras que las secciones Oblongata, Pulvinata y Glanduligera quedan incluidas en el grupo II. De las 11 especies de *Oncidium* analizadas, siete son integradas al subgrupo I"A" y dos al subgrupo I"B"; *O. ampliatum* se integra al subgrupo II"A" y *O. pulvinatum* y *Psychopsis papilio* al subgrupo II"B" (Fig. 39). De esto se deriva que las especies de *Oncidium* estudiadas tienen anatomías foliares distintas y esto nos indica la naturaleza polimórfica del género.

Williams y Dressler (citados por Dressler, 1981) proponen una clasificación de los géneros oncidioideos en cinco alianzas en base a su interfertilidad y a su número cromosómico. La primer alianza incluye a la mayoría de las secciones de *Oncidium* con  $2n=56$ , *Palumbina* y el grupo *Osmoglossum* inicialmente incluido en *Odontoglossum*, entre otros. Dressler menciona que el grupo *Osmoglossum* ( $2n=44$ ) de *Odontoglossum* puede estar mejor combinado con *Palumbina* ( $2n=44$ ). A excepción de *Maxillaria cucullata* que pertenece a la subtribu Maxillariinae, las restantes especies del subgrupo II"A" se ubican en ésta primera alianza. Dentro de este subgrupo tanto los análisis de conglomerados como el de componentes principales, mostraron una alta similitud anatómica entre *Palumbina* y *Osmoglossum*. Estos resultados apoyan las sugerencias de Dressler (1981) y en parte concuerdan con los resultados de Ayensu y Williams (1972).

En el caso de la gran similitud fenética de *Osmoglossum dubium* y *Palumbina candida* Ayensu y Williams (1972) encuentran que la semejanza entre la anatomía foliar de *Palumbina candida* y la de las especies de *Osmoglossum* son notables, lo que los llevó a concluir que *Palumbina* y *Osmoglossum* están cercanamente relacionados. Los caracteres anatómicos sobresalientes para este par de especies incluyen: hipodermis adaxial y haces de fibras en dos estratos, caracteres también observados en este estudio. La combinación de los caracteres anatómicos que discuten no fueron encontrados en ninguna especie de *Oncidium* o de *Odontoglossum*. Así mismo reportan que estos caracteres anatómicos no parecen estar igualmente asociados en algún otro grupo de especies dentro de la subtribu Oncidiinae (Ayensu y Williams, 1972).

Cabe mencionar que para *Palumbina candida*, Ayensu y Williams (1972) mencionan que en vista transversal las células de la epidermis adaxial tienen forma de clavija y las células de la epidermis abaxial son principalmente rectangulares; sin embargo, en este estudio, en el ejemplar analizado se encontró que las células de la epidermis adaxial tienen una forma rectangular o cuadrada mientras que las abaxiales tienen una forma de clavija. Sería adecuado analizar otros ejemplares para evitar posibles errores de interpretación de las formas celulares. Para la hipodermis se menciona que ésta es monoestratificada y con células de paredes delgadas, presentes también en la región de la vena media; en este estudio se observó que la hipodermis es una capa monoestratificada discontinua cuyas células son rectangulares, con su eje longitudinal paralelo a la superficie de la hoja y de paredes engrosadas y de esclerénquima de  $2.5 \mu\text{m}$ , es decir, más gruesas que las paredes de las células del mesofilo.

Por otro lado, la capa subyacente a la epidermis adaxial a nivel de la vena media si bien es monoestratificada, sus células son de una naturaleza distinta ya que a este nivel las células están alargadas en dirección perpendicular a la superficie de la hoja y son de paredes celulósicas delgadas. Se menciona un total de 78 o más haces vasculares colaterales de dos tamaños además de venas comisurales presentes; en este estudio se reporta un total de 53 haces vasculares y las venas comisurales son inconspicuas. En cuanto a los haces de fibras no vasculares, se menciona que estos haces forman dos hileras o estratos de igual tamaño, si bien, los haces abaxiales son muy irregulares ellos son ligeramente más grandes que los adaxiales; sin embargo, en el ejemplar analizado se observó que estos haces forman tres distintos estratos y los haces del estrato abaxial con frecuencia son los más pequeños. Finalmente, Ayensu y Williams (1972) no reportan la presencia de masas cristalinas, lo que fue muy evidente al observar los cortes transversales y la transparentación de la hoja del ejemplar estudiado, es conveniente mencionar que aún no se ha determinado la naturaleza de estas masas cristalinas y que éstas también fueron observadas en el ejemplar de *Osmoglossum dubium*.

Dressler (1981) menciona que *Palumbina candida* y *Osmoglossum dubium* no están cercanamente relacionados ni a *Oncidium* ni a *Odontoglossum*, sin embargo, los resultados de este estudio indican una fuerte similitud entre los caracteres anatómicos foliares de estas dos especies con *Oncidium ampliatum*, *Cuitlauzina pendula* y *Maxillaria cucullata*. Los resultados de los análisis numéricos muestran que ellas forman un grupo distintivo porque sus hojas no tienen papilas, los estomas únicamente se encuentran en la epidermis abaxial y

contienen una hipodermis bien definida. Debido a que *Oncidium* incluye especies muy variadas se sugiere estudiar otras especies con el propósito de corroborar el valor diagnóstico de dichos caracteres. Sin embargo, la presencia de los haces de fibras adaxiales fue considerado un carácter exclusivo para *Palumbina* y *Osmoglossum* (Ayensu y Williams, 1972).

En este estudio se encontró que los haces de fibras adaxiales no son únicos de *Palumbina* y *Osmoglossum* debido a que también se observaron en *Oncidium pulvinatum*, *Oncidium splendidum*, *Oncidium stramineum* representantes de las Oncidiinae y *Maxillaria cucullata* representante de las Maxillariinae. La presencia de este estado de carácter incluso en un miembro de otra subtribu sugiere que no es un rasgo exclusivo para *Palumbina* y *Osmoglossum* ni para las Oncidiinae como un todo. Además de los caracteres anatómico foliares, los estudios detallados sobre los polinarios de varias especies en las Oncidiinae han sugerido la cercana relación entre *Palumbina candida* y de las especies de *Osmoglossum* (Williams, 1970, 1972). Además en la revisión sistemática sobre *Cuitlauzina*, *Osmoglossum* y *Palumbina* a partir de caracteres morfológicos, genéticos y anatómico-foliares Yáñez-Guerrero (1999) encontró que estas taxa comparten muchas similitudes, por lo que a partir de sus resultados ha sugerido la incorporación de los tres en el género *Cuitlauzina*. Los resultados de este trabajo apoyan tal propuesta.

La segunda alianza de Williams y Dressler (citados por Dressler, 1981), incluye a *Trichocentrum* y lo que Rafinesque en 1836 consideró como el género *Lophiaris* (Schultes, 1963). El género *Lophiaris* pasó a ser las secciones Plurituberculata ( $2n=28-36$ ) y Cebolletae ( $2n=34-36$ ) de *Oncidium* (Garay y Stacy, 1974). Estos miembros con frecuencia son identificados como un linaje distintivo dentro de las Oncidiinae debido a que comparten caracteres únicos respecto a las restantes especies oncidioides (Chase 1986a, 1987; Dressler, 1981; Dressler y Williams, 1975, 1982; Williams y Dressler, 1973).

Por lo anterior, Dressler (1981) sugirió la segregación de la mayoría de estas especies en un género aparte y sugirió el reestablecimiento del género *Lophiaris*, también menciona que las secciones Plurituberculata y Cebolletae parecen estar más cercanamente relacionadas a *Trichocentrum* ( $2n=24-28$ ) que a *Oncidium* de otras secciones o a otros géneros. Los resultados obtenidos en este estudio indican que los *Oncidium* de estas secciones junto con los de la sect. *Cyrtochilum* y las especies de *Trichocentrum* y *Trichopilia* comparten una combinación de caracteres anatómico foliares similares y únicos de entre los taxa analizados, conformando el grupo I. No obstante y como parte de este grupo, los *Oncidium* sect. Cebolletae por un lado, y *Trichocentrum* y *Trichopilia* por otro, tienen caracteres distintivos que los separan en subgrupos. El subgrupo I"A" corresponde a los *Oncidium* de las secciones Plurituberculata y *Cyrtochilum*; el subgrupo I"B" corresponde a los *Oncidium* de la sect. Cebolletae; y el subgrupo I"C" corresponde a las dos especies de *Trichocentrum* y a la especie de *Trichopilia*.

Algo más que apoya la cercana relación entre los *Oncidium* de las secciones Plurituberculata y *Cyrtochilum* son algunas características presentes en sus semillas. Algunas de las especies de ambas secciones tienen semillas cuyas cubiertas presentan células con paredes anticlinales irregularmente engrosadas y con apariencia viscosa; características también reportadas para algunas especies de *Trichocentrum* (Chase y Phippen, 1988); no obstante que algunas especies de estas dos secciones de *Oncidium* comparten ciertos caracteres de la semilla, Chase (1987) encontró una amplia heterogeneidad en cuanto a la morfología de la semilla, en particular la testa de las especies de lo que Dressler consideró como el género *Lophiaris* (Dressler, 1981). A pesar de la similitud anatómica y un número cromosómico similar  $2n=36$ , en términos de su tipo de polinario, los *Oncidium* de estas secciones son muy diferentes. Los *Oncidium* sect. Plurituberculata son heterogéneos y exhiben cuatro diferentes tipos de polinios, tipo II, III, IV y V, mientras que los de la sect. *Cyrtochilum* son del tipo VII (Chase, 1987). Desde el punto de vista de su polinario, la redefinición del género *Lophiaris* debería ser heterogénea ya que incluiría especies con viscidios enteros y especies con viscidios en forma de herradura de caballo.

Es importante mencionar que los resultados de los análisis numéricos enfatizan la gran similitud anatómica entre las especies de la sect. Plurituberculata y las especies de la sect. *Cyrtochilum*, ambas secciones ahora incluidas en el subgrupo I"A", la inclusión de esta última sección no había sido propuesta por otros autores.

Además de las características anatómicas y su número cromosómico reducido ( $2n=28-36$ ), otro carácter que relaciona a los *Oncidium* de las secciones Plurituberculata y Cebolletae es el tipo de semilla. Estas especies tienen semillas cuyas superficies parecen consistir casi enteramente de paredes anticlinales. Este tipo de semilla con células muy cerradas es más típico en los *Oncidium* sect. *Crispa* y *Waluwewa*, las *Vandae* y las *Polystachyae* pero no se ha reportado en otros miembros de las *Cymbidieae* y *Maxillarieae* (Chase y Phippen, 1988). Las especies

oncioides con este tipo de semilla son referidas como de transición "*Maxillaria-Vanda*" (Ziegler, 1981 citado por Chase y Pippen, 1988).

En adición a la homogeneidad encontrada en su anatomía foliar, los *Oncidium* de la sect. Cebolletae muestran uniformidad en el tipo de polinarios, tienen un número cromosómico reducido ( $2n= 28, 30, 34, 36$ ), hojas rollizas y pseudobulbos redondos y pequeños (Chase, 1987).

*Trichocentrum* tradicionalmente se ha relacionado con las orquídeas oncioides. Sin embargo, Dressler (1981) coloca a *Trichocentrum* como un taxon cercano y relacionado a lo que él propone como el género *Lophiaris*. Ambos tienen pseudobulbos reducidos, la producción de híbridos artificiales, número cromosómico de  $2n= 24$  ó  $38$  (Chase, 1986a) y como se demostró en este estudio una anatomía foliar muy similar; sin embargo, la morfología floral y el síndrome de polinización son distintos. Chase (1986a) coloca a *Trichocentrum* en una posición aislada dentro de las Oncidiinae debido a que presenta una morfología floral novedosa y sugiere que tanto el número cromosómico y el hábito, son el resultado de un desarrollo paralelo. Chase (1986a), sugiere que este género sigue un patrón de evolución independiente, probablemente derivado de entre los taxa del propuesto género *Lophiaris*. Los resultados de este estudio indican que *Trichocentrum* tiene una anatomía foliar particular, que también sugiere o un patrón de evolución independiente o una condición derivada. El tipo de semilla encontrado en *Trichocentrum* apoya una relación con *Lophiaris* y con *Psychopsis*. Sin embargo, *Trichocentrum* es muy variable en la morfología de sus semillas lo que no es característico de otros géneros en donde este carácter parece tener una naturaleza más conservadora (Chase y Pippen, 1988).

A partir del análisis del ADN de los cloroplastos, Chase y Palmer (1989) demostraron la monofilia de los miembros vegetativamente modificados de *Oncidium*, es decir las "orejas de burro" y las "cola de rata" y sus resultados sugieren a *Trichocentrum* como un derivado de los *Oncidium* "orejas de burro". Chase y Palmer (1992), a través de un análisis cladístico utilizando datos moleculares, argumentan que *Trichocentrum* es uno de los miembros más derivados del clado *Lophiaris* y mencionan que *Trichocentrum* debiera reducirse a sinonimia con cualquier género que llegue a ser el clado *Lophiaris*. Los resultados del análisis numérico de los caracteres anatómicos foliares confirman esta última propuesta (Fig. 39).

Como ya se mencionó *Trichocentrum* y *Trichopilia* comparten una anatomía foliar similar y quedaron incluidos en el mismo subgrupo "C". Otro carácter que apoya su similitud es el tamaño de las células de la testa de sus semillas. Ambos géneros tienen células mucho más anchas, cuyas paredes anticlinales están fusionadas dándoles una apariencia más delgada que las formas más comunes (Chase y Pippen, 1988). Aún y cuando se puede decir que las similitudes anatómicas entre estos taxa se pueden atribuir en parte, a que comparten un hábitat similar, los caracteres que ellos comparten, tales como ausencia de haces de fibras no vasculares entre otros, no parecen ser fácilmente modificados por condiciones ambientales. Sin embargo, los dos géneros difieren significativamente en su estructura floral y en su número cromosómico, *Trichocentrum* tiene  $2n= 24-28$  y *Trichopilia* tiene  $2n= 56$ . Chase (1986a) reportó que ambos géneros muestran morfologías vegetativas modificadas, esto junto con su anatomía foliar similar, pudieran ser el resultado de una convergencia asociada a un cambio de hábito, ambos son epífitas de ramitas. Esta hipótesis deberá de corroborarse a través de un análisis cladístico por el método de parsimonia. Las convergencias vegetativas se han desarrollado independientemente un sin número de veces en otras orquídeas Neotropicales. Un ejemplo son las Ornithocephaliinae y Telipogoniinae, hasta ahora consideradas como no cercanamente relacionadas a las Oncidiinae (Dressler, 1981).

La tercer alianza de Williams y Dressler (citador por Dressler, 1981) incluye 12 géneros. En ella se ubican a los *Oncidium* de la sect. *Oncidium* o grupo *Variegata* con  $2n= 40-42$ , entre otros géneros (Garay y Stacy, 1974).



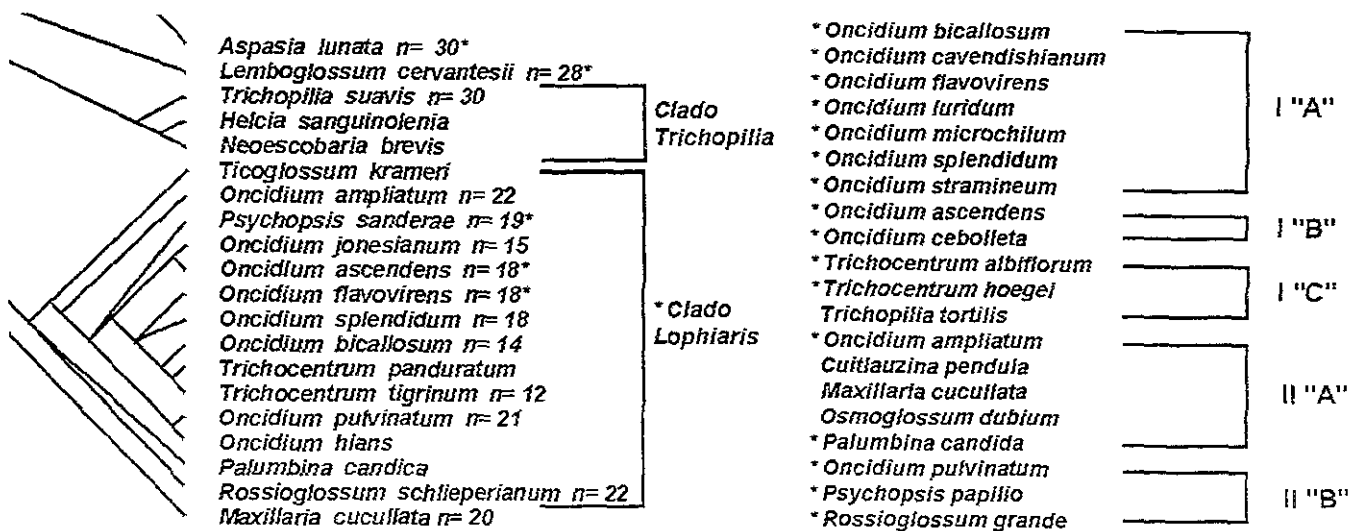


Figura 39. Comparación del clado *Lophiaris* (*sensu* Chase y Palmer, 1992) y los subgrupos obtenidos en el análisis fenético de los caracteres anatómico-foliareos.

La cuarta alianza de Williams y Dressler (citados por Dressler, 1981), también incluye 12 géneros. En ella se encuentran *Rossioglossum* ( $2n=44$ ), *Psychopsis* ( $2n=38$ ) y *Trichopilia* ( $2n=56$ ), entre otros. Dressler (1981) menciona que cercanamente relacionada a los *Oncidium* de las secciones Plurituberculata y Cebolletae y a *Rossioglossum* están los *Oncidium* de la sect. Glanduligera (*Psychopsis*); además que cercanamente relacionado a *Rossioglossum* está *Trichopilia*. Los resultados del análisis numérico con base a los caracteres anatómico foliarios confirmaron la similitud entre *Rossioglossum* y *Psychopsis*. Sin embargo, como ya se expuso *Trichopilia*, en términos de su anatomía foliar resultó ser más similar a *Trichocentrum*, no obstante que Chase y Palmer (1992), en el análisis molecular de las Oncidiinae ubican a *Trichopilia* junto con *Helcia* y *Neoescobaria* en un clado aparte, denominado el clado *Trichopilia*. Cabe señalar que este clado es el más cercanamente relacionado al clado *Lophiaris* (Fig. 39).

Chase (1986a) encontró que aún cuando las *Oncidium* secciones Plurituberculata y Cebolletae ( $2n=26$  ó  $36$ ) tienen una morfología floral general común a la encontrada en los *Oncidium* sect. *Oncidium* (Garay y Stacy, 1974), las dos primeras secciones tienen un número de caracteres florales nuevos no encontrados en los *Oncidium* sect. *Oncidium*, pero compartidos con *Rossioglossum* ( $2n=44$ ), *Oncidium* sect. Pulvinata ( $2n=44$ ) y *Psychopsis* ( $2n=38$ ). Esto último se confirma con los resultados del análisis numérico obtenidos que muestran una fuerte similitud anatómica entre *Rossioglossum grande*, *Oncidium pulvinatum* y *Psychopsis papilio*, estas taxa se integran dentro del subgrupo II "B". Además de la similitud en morfología floral, anatomía foliar y número cromosómico ( $2n=38$  y  $44$ ), se ha reportado que *Psychopsis* tiene polinarios del tipo III mientras que *Rossioglossum* tiene polinarios del tipo I (Chase, 1987). Por otro lado, la forma del polinario con viscidio en forma de herradura de caballo, su tipo de hábito modificado y la ornamentación de la semilla relaciona a *Psychopsis* con algunas especies de la sect. Plurituberculata (Chase y Pippen, 1988). Los resultados del análisis numérico confirman esta relación, de forma constante se encontró al subgrupo II "B" el cual incluye a *Psychopsis*, como el grupo anatómicamente más similar al subgrupo I "A" en donde quedan incluidas las especies de ésta sección.

*Oncidium pulvinatum*, miembro del subgrupo II "B", merece atención aparte. Esta especie comparte con los *Oncidium* de las secciones Cebolletae y Plurituberculata una morfología floral novedosa y desarrolla grandes hojas suculentas que al igual que los *Oncidium* sect. Plurituberculata, es incluida por los horticultores en el grupo de los *Oncidium* conocidos como "orejas de burro". Sin embargo, los resultados del análisis numérico de los caracteres anatómico-foliarios, indican que *Oncidium pulvinatum* es más similar anatómicamente a *Psychopsis papilio* y a *Rossioglossum grande* que a las especies de *Oncidium* "orejas de burro". Además de su anatomía foliar *Oncidium pulvinatum*, *Psychopsis papilio* y *Rossioglossum grande* comparten un intervalo similar de número cromosómico ( $2n=38-44$ ).

Tanto *Oncidium pulvinatum* como *O. ampliatum* son incluidas en el clado *Lophiaris*, no obstante *O. ampliatum* tiene hojas grandes aunque coriáceas y se distribuye desde Guatemala a Panamá. Estos dos taxa tienen una anatomía foliar evidentemente distinta a la de los *Oncidium* de las secciones Plurituberculata, Cebolletae y *Cyrtochillum*, además su anatomía foliar es distinta entre ellos dos. Esto es un ejemplo, donde especies del mismo género y con hojas de apariencia similar tienen anatomías foliares distintas; mientras que especies consideradas a partir de otros caracteres como no cercanamente relacionadas, comparten anatomías foliares similares.

En términos anatómicos, la hoja de *O. ampliatum* es más similar a la de *Cuitlauzina*, *Osmoglossum* y *Palumbina* e incluso a la de *Maxillaria cucullata* de ahí que quedó integrada al subgrupo II"A". Otro carácter que comparten estos taxa es su número cromosómico, todos ellos excepto *Maxillaria cucullata* ( $2n=40$ ) tienen  $2n=44$  (Yáñez-Guerrero, en preparación); *Rossioglossum grande* miembro del subgrupo II"B" también tiene un número cromosómico de  $2n=44$ .

Chase y Palmer (1988) plantean que un gran número de taxa en el sur de Brasil, Centro-américa y México tienen sus parientes más cercanos en otros géneros endémicos a las mismas regiones más que en especies congénicas de otras regiones y tradicionalmente delimitadas a partir de otros caracteres. Especies de seis secciones de *Oncidium* están más relacionadas a otros géneros Brasileños endémicos tales como *Gomesa* más que a especies de otras secciones de *Oncidium*. Aparentemente, la evolución regional es un fuerte componente de este grupo de orquídeas Neotropicales, lo cual ha llevado a morfologías florales similares, entre especies distantemente relacionadas (Chase y Palmer, 1988). Este puede ser el caso de *Oncidium pulvinatum*. Con base en el análisis del ADN de los cloroplastos, otro *Oncidium* del grupo de las "orejas de burro" de Brasil es *O. hians*, parece estar más cercanamente relacionado a *Oncidium pulvinatum* que a los "orejas de burro" de otras localidades. Ambos taxa brasileños tienen un número cromosómico de  $2n=42$  (Chase y Palmer, 1989), mientras que las "orejas de burro" de México tienen  $2n=28-36$ . Los resultados anatómicos foliares indican que por lo menos los *Oncidium* "orejas de burro" de México son homogéneos, pero en este momento se carece de información para el grupo de Brasil, por lo tanto, es necesario realizar estudios anatómicos para un mayor número de especies de Brasil del grupo de *Oncidium* "orejas de burro".

Desde el punto de vista de su anatomía foliar, se encontró que el subgrupo II"B" constituido por *Oncidium pulvinatum*, *Psychopsis papilio* y *Rossioglossum grande* es un grupo intermedio entre el grupo I (subgrupos "A", "B" y "C") y el subgrupos II"A". Estos resultados se ven apoyados al considerar que este grupo intermedio también tiene números cromosómicos intermedios ( $2n=42-44$ ), mientras que el grupo I como un todo, presenta número cromosómico reducido ( $2n=24-36$ ) y el subgrupo II"A" a excepción de *Maxillaria cucullata* ( $2n=40$ ) son los taxa que tienen número cromosómico elevado ( $2n=44-60$ ). Aún y cuando la posición de *Rossioglossum* como un taxon intermedio, parece razonable, la estructura de sus polinarios (Tipo I) considerada como la más primitiva, no apoya tal relación (Chase, 1987).

*Maxillaria cucullata* es un taxon que incluso pertenece a la subtribu Maxillarieae, pero que al ser colocada dentro del subgrupo II"A" indica una fuerte similitud anatómica con *Cuitlauzina pendula*, *Oncidium ampliatum*, *Osmoglossum dubium* y *Palumbina candida*, miembros de este subgrupo. Estos resultados confirman lo planteado por Chase y Palmer (1992) quienes a partir del análisis del ADN de los cloroplastos evidencian la cercana relación que existe entre las Oncidiinae y las Maxillariinae.

Chase y Olmstead (1988) proponen que dentro de las Oncidiinae existen ciertas correlaciones entre la morfología floral, vegetativa y el número cromosómico y plantean tres tendencias generales que pudieran reflejar diferentes procesos evolutivos. La primer tendencia se encontraría en aquellos taxa con morfologías florales y vegetativas ancestrales y con número cromosómico grande ( $2n=44-60$ ), éste también considerado como un carácter ancestral (Chase, 1986a). Esta condición es observada en los taxa agrupados en el subgrupo II"A" que incluye a *Oncidium ampliatum*, *Osmoglossum dubium*, *Palumbina candida*, *Cuitlauzina pendula* e incluso a *Maxillaria cucullata*. En el cladograma de Chase y Palmer (1992), *Oncidium ampliatum* y *Palumbina candida* se ubican en las ramas basales, corroborando su posición ancestral. La segunda tendencia incluye a los taxa que desarrollan morfologías florales y vegetativas poco modificadas respecto al observado en la mayoría de las especies oncidíoides, y un número cromosómico ( $2n=40-44$ ), considerado como intermedio (Chase, 1986a). En términos generales estas características las observamos en *Oncidium pulvinatum*, *Psychopsis papilio* y *Rossioglossum grande*, taxa que conforman el subgrupo II"B". En el cladograma de Chase y Palmer (1992), *Psychopsis sanderae* y *Oncidium pulvinatum*, esta última como representante de los "orejas de burro" del Brasil, se ubican en ramas

intermedias del cladograma, sin embargo, *Rossioglossum schlieperianum* se ubica en una rama basal. La tercer tendencia contiene taxa que reflejan morfologías florales y vegetativas derivadas y un número cromosómico reducido ( $2n=10-36$ ), considerada como la condición más derivada (Chase, 1986a). Esto mismo es observado en la mayoría de los taxa que integran el grupo I. *Oncidium ascendens*, *O. flavovirens*, *O. splendidum*, *O. bicallosum* y *Trichocentrum*, representantes del grupo I, se ubican en las ramas más derivadas del cladograma de Chase y Palmer (1992), en donde los dos representantes de los *Oncidium* “colas de rata” por un lado y *Trichocentrum* por otro, forman los grupos más derivados.

Asumiendo las tendencias evolutivas en Oncidiinae propuestas por autores previos (Chase, 1986a, 1987; Chase y Olmstead, 1988; Chase y Phippen, 1988) la combinación de caracteres anatómicos del grupo I (Cuadro 9), pudieran representar la condición más derivadas para los taxa analizados, la combinación anatómica observada en el subgrupo II”B” representaría una condición intermedia, mientras en el subgrupo II”A” correspondería a las más primitivas. No obstante lo anterior, la condición evolutiva de los grupos, subgrupos y sus respectivas combinaciones de caracteres anatómicos deberán de ser valoradas a través de un análisis cladístico.

En cuanto a caracteres florales gruesos y síndrome de polinización, el clado *Lophiaris* se considera como ancestral (Chase y Palmer, 1992) sin embargo, en cuanto a número cromosómico, hábito, tipo de semilla y anatomía foliar este mismo clado se considera un grupo derivado, teniendo a *Trichocentrum* como el taxon con mayor número de caracteres derivados.

A la luz de los resultados obtenidos en el análisis numérico, particularmente en el análisis de conglomerados, se demuestra que el subgrupo I”C” que incluye a *Trichocentrum* y *Trichopilia*, son taxa con más similitudes anatómico foliares al subgrupo I”A” que incluye a los *Oncidium* de la secciones Plurituberculata (“orejas de burro”) y *Cyrtochilum*, ambos subgrupos también anatómicamente muy similares al subgrupo I”B” que incluye a los *Oncidium* sect. *Cebolletae* (“colas de rata”).

En la figura 39 se comparan el clado *Lophiaris* (Chase y Palmer, 1992) y las agrupaciones resultantes del análisis numérico de los caracteres anatómico-foliares. En este clado se puede observar que la mayoría de las especies incluidas por Chase y Palmer en el clado *Lophiaris*, quedan integradas en el grupo I, los miembros más derivados del clado corresponderían a los subgrupos I”B” y I”C”, mientras que los taxa de las ramas basales o que derivaron primero, *Oncidium ampliatum*, *O. pulvinatum*, *Palumbina candida*, *Psychopsis papilio* y *Rossioglossum grande* quedan incluidos en el grupo II.

En el arreglo obtenido a partir de este análisis, la mayoría de las especies del clado *Lophiaris* forman una agrupación principal la cual está claramente separada de la agrupación formada por el resto de los taxa incluidos en el análisis. Esto indica que existe una mayor similitud fenética entre las especies del clado *Lophiaris* que entre éstas y cualquiera de las especies pertenecientes a los otros géneros de la subtribu considerados en el estudio.

A partir de los resultados obtenidos se observa que existen caracteres anatómicos relativos a la epidermis adaxial, las células con engrosamientos espiralados, grosor del mesofilo y proporción que ocupa el haz vascular central en la zona central, que agrupan fenéticamente a las especies del clado *Lophiaris* y las separa de los géneros más cercanos dentro de la subtribu Oncidiinae.

## VII. CONCLUSIONES Y SUGERENCIAS.

En términos de su anatomía foliar, la mayoría de los taxa del clado *Lophiaris* se distinguen como un grupo diferente a los restantes taxa relacionados.

Si el género parece ser definido como aquel conjunto de especies con más características compartidas entre sí que las que pueden compartir con cualquier otra especie (Stuessy, 1990) entonces los análisis de los caracteres anatómicos indican que posiblemente los *Oncidium* de las secciones Plurituberculata, Cyrtochilum, Cebolletae junto con *Trichocentrum* del grupo I, podrían ser integrados en el género *Lophiaris*, con tres subgéneros, el primero de los cuales incluiría a las especies "orejas de burro" *Oncidium bicallosum*, *O. cavendishianum*, *O. flavovirens*, *O. luridum*, *O. microchilum*, *O. splendidum* y *O. stramineum*, subgrupo I'A"; el segundo subgénero incluiría a las especies "colas de rata" *Oncidium ascendens* y *O. cebolleta*, subgrupo I'B" y el tercer subgénero incluiría a *Trichocentrum* del subgrupo I'C". La ubicación de *Trichopilia* merece un análisis más profundo. Por lo anterior se sugiere la redefinición del género *Lophiaris* (*sensu* Braen, 1993) y la ampliación de sus límites.

*Cuittlauzina pendula* y *Maxillaria cucullata* son anatómicamente muy similares, sin embargo, deberán ser analizados y comparados a partir de otro tipo de caracteres con el propósito de conocer si ambos comparten un mayor número de similitudes.

*Trichocentrum* es un género con 23 especies pertenecientes a siete grupos naturales (Pupulin, 1995) por lo mismo se sugiere que se realice un análisis global de la anatomía foliar del género con el propósito de conocer si en términos de su anatomía es un grupo homogéneo.

Para los taxa estudiados, existe una combinación de caracteres anatómico-foliare que tienen significancia taxonómica a un nivel genérico de clasificación. Tales caracteres incluyen forma de hoja; tamaño y forma de células epidérmicas; tipo de reborde y grosor de la pared anticlinal de las células epidérmicas; presencia de hipodermis; presencia de células con engrosamientos; presencia y posición de las células buliformes; número total de haces vasculares; tamaño relativo de vena central; presencia y número total de haces de fibras no vasculares y presencia de estegmatas con cuerpos de sílice cónicos.

Este estudio permitió conocer los caracteres más importantes en la integración de los grupos resultantes, se sugiere que estos mismos caracteres sean utilizados en futuros análisis cladísticos que permitirán conocer las relaciones filogenéticas de estos mismos taxa.

A través de este estudio se demostró la importancia que tienen los caracteres anatómico-foliare en el estudio taxonómico del clado *Lophiaris*. Por lo que se sugiere que los caracteres anatómico-foliare sean utilizados como una herramienta tan importante como los caracteres morfológicos y moleculares en los trabajos sistemáticos de las Orchidaceae.

Existe consistencia entre los resultados obtenidos a partir de los métodos de conglomerados y los métodos de ordenación aplicados en el estudio. Por lo que estas técnicas fueron métodos muy confiables, razonables y objetivos que permitieron conocer las similitud anatómica y las agrupaciones taxonómicas de las especies estudiadas.

Se espera que estos resultados puedan servir de modelo en futuros análisis de la anatomía foliar de otros taxa dentro de la misma subtribu, al mismo tiempo de proporcionar nueva información para un posterior análisis global de la anatomía foliar comparada de Oncidiinae, una vez que representantes de los principales clados de esta subtribu sean estudiados. Este trabajo representa un esfuerzo parcial hacia tal objetivo.

Este trabajo es un modelo para generar información acerca de las relaciones fenéticas y para conocer los caracteres más significativos en la agrupación de los diferentes grupos de orquídeas, por lo tanto se propone que en futuros trabajos sistemáticos se apliquen análisis fenéticos independientemente del tipo de caracteres que se quieran analizar. La fenética o taxonomía numérica es una herramienta adecuada para manejar grandes cantidades de datos con fines comparativos que contribuyen a la resolución de problemas taxonómicos a distintos niveles jerárquicos de clasificación.

Las agrupaciones obtenidas a partir de los caracteres anatómico-foliare no cambian la estructura básica de las relaciones presentadas por Chase y Palmer (1992) a partir del análisis molecular del ADN de los cloroplastos. A través de diferentes análisis individuales de caracteres morfológicos, anatómico-foliare, genéticos y moleculares

se ha demostrado que los *Oncidium* de las secciones Plurituberculata y Cebolleta junto con *Trichocentrum* comparten un gran número de caracteres, además el análisis de los caracteres anatómico-foliare indican que junto con los *Oncidium* de la sect. *Cyrtochilum*, estos taxa pudieran ser considerados un grupo homogéneo. No obstante, de ser considerados como un grupo homogéneo, para establecer si ellos son un grupo natural, es necesario realizar un análisis cladístico de los taxa ahora estudiados, integrando información derivada a partir de caracteres de morfología floral, vegetativa, número cromosómico, moleculares y anatómico-foliare entre otros, como un trabajo sistemático que permita conocer sus relaciones filogenéticas y de esta manera se puedan expresar sus relaciones en un mejor sistema de clasificación.





























## VIII. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.

- 📖 Arditti, J. 1992. Anatomy, en: J. Arditti (ed.). *Fundamentals of Orchid Biology*. J. Wiley and Sons, Inc. New York.
- 📖 Arreaza, M. R. y A. M. G. Divassón. 1982. Anatomía de hoja y pseudobulbo de especies de orquídeas pertenecientes a la sub-tribu Catasetinae. Tesis de licenciatura. Facultad de Humanidades y Educación Escuela de Educación. Universidad Católica Andres Bello, Caracas Venezuela.
- 📖 Atwood, J. T. 1984. The relationships of the slipper orchids (subfamily Cypripedioideae, Orchidaceae). *Selbyana* 7: 129- 247.
- 📖 Atwood, J. T. 1986. The size of the Orchidaceae and the systematic distribution of epiphytic orchids. *Selbyana* 9: 171- 186.
- 📖 Atwood, J. T. & N. H. Williams, F. L. S. 1978. The utility of epidermal cell features in *Phragmipedium* and *Paphiopedilum* (Orchidaceae) for determining sterile specimens. *Selbyana* 2: 356 - 366.
- 📖 Atwood, J. T. & N. H. Williams, F. L. S. 1979. Surface features of the adaxial epidermis in the conduplicate-leaved Cypripedioideae (Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 78: 141- 256.
- 📖 Ayensu, E. S. & N. H. Williams. 1972. Leaf anatomy of *Palumbina* and *Odontoglossum* subgenus *Osmoglossum*. *American Orchid Society Bulletin* 41: 687-696.
- 📖 Bailey, I. W. 1957. The potentialities and limitations of wood anatomy in the phylogeny and classification of angiosperms. *Journal of the Arnold Arboretum* 38: 243-254.
- 📖 Baker, R. K. 1972. Foliar Anatomy of the *Laeliinae* (Orchidaceae). Tesis doctoral, Washington University, Saint Louis, Missouri.
- 📖 Benzing, D. H. 1986. The vegetative basis of vascular epiphytism. *Selbyana* 9: 23- 43.
- 📖 Benzing, D. H. & A. M. Pridgeon. 1983. Foliar trichomes of Pleurothallidinae (Orchidaceae): functional significance. *American Journal of Botany* 70: 173-180.
- 📖 Borso, O. 1980. Anatomy of wild orchids in Hungary. I. Tissue structure of leaf and floral axis. *Acta Agronomica Scientiarum Hungaricae* 29: 369- 389.
- 📖 Braem, G. J. 1993. Taxonomic problems with description of *Gudrunia* Braem, gen. Nov., and reinstatement of the genus *Lophiaris* Rafinesque. *Schlechteriana* 1-2: 8- 24.
- 📖 Crisci, J. V. y M. F. López-Armengol. 1983. *Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica*. Organización de los Estados Americanos, Washington, D. C.
- 📖 Curtis, K. M. 1917. The anatomy of the six epiphytic species of the New Zealand Orchidaceae. *Annals of Botany* 31: 133-149
- 📖 Cutler, D. D. 1978. *Applied Plant Anatomy*. Longman. New York.
- 📖 Chase, M. W. 1986a. A reappraisal of the Oncidioid-Orchids. *Systematic Botany* 11: 477-491.
- 📖 Chase, M. W. 1986b. A monograph of *Leochilus* (Orchidaceae). *Systematic Botany Monographs* 14: 1- 97.
- 📖 Chase, M. W. 1987. Systematic implications of pollinarium morphology in *Oncidium* Sw., *Odontoglossum* Kunth, and allied genera (Orchidaceae). *Lyndleyana* 2: 8-28.
- 📖 Chase, M. W. & R. G. Olmstead. 1988. Isozyme number in subtribe Oncidiinae (Orchidaceae): an evaluation of polyploidy. *American Journal of Botany* 75: 1080- 1085.
- 📖 Chase, M. W. & J. D. Palmer. 1988. Chloroplast DNA variation, geographical distribution and morphological parallelism in subtribe Oncidiinae (Orchidaceae). *American Journal of Botany* 75: 163- 164.
- 📖 Chase, M. W. & J. D. Palmer. 1989. Chloroplast DNA systematics of lilioid monocots: resources, feasibility, and an example from the Orchidaceae. *American Journal of Botany* 76: 1720-1730.

- Chase, M. W. & J. D. Palmer. 1992. Floral Morphology and Chromosome Number in Subtribe Oncidiinae (Orchidaceae): Evolutionary Insights From a Phylogenetic Analysis of Chloroplast DNA Restriction Site Variation. En: Soltis, Soltis and Doyle (eds.) *Molecular Systematics in Plants*. Chapman & Hall.
- Chase, M. W. & J. S. Pippen. 1988. Seed morphology in the Oncidiinae and related subtribes (Orchidaceae). *Systematic Botany* 13: 313- 323.
- Chesselet, P. 1989. *Systematic implications of leaf anatomy and palynology in the Disinae and Coryciinae (Orchidaceae)*. M. Sc. Thesis University of Cape Town.
- Das, S. & N. Paria 1992. Stomatal structure of some orchids with reference to taxonomy. *Bangladesh Journal of Botany* 21: 65- 72.
- Dell-B, McComb J. A 1978. Plant resins - their formation, secretion and possible functions. *Advances in Botanical Research* 6: 276- 316
- Dickison, W. C. 1975. The bases of angiosperm phylogeny: vegetative anatomy. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 62: 590-620.
- Dressler, R. L. 1981. *The Orchids. Natural History and Classification*. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts.
- Dressler, R. L. 1986a. Recent Advances in Orchid Phylogeny. *Lindleyana* 1: 5- 20.
- Dressler, R. L. 1986b. Features of pollinaria and orchid classification. *Lindleyana* 1: 125- 130.
- Dressler, R. L. 1993 *Phylogeny and classification of the orchid family*. Portland, Oregon: Dioscorides Press.
- Dressler, R. L. & C. H. Dodson. 1960. Classification and Phylogeny in the Orchidaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 47: 25- 68.
- Dressler, R. L. & N. H. Williams. 1970a. The genus *Systeloglossum*. *American Orchid Society Bulletin* 39: 323- 329.
- Dressler, R. L. & N. H. Williams. 1970b. An overlooked genus in the Oncidiinae. *American Orchid Society Bulletin* 39: 988- 994.
- Dressler, R. L. & N. H. Williams. 1975. El complejo *Oncidoglossum confusum*. *Orquidea* 4 : 322- 340.
- Dressler, R. L. & N. H. Williams. 1982. Proposal for the conservation of the generic name 1779 *Oncidium* Swartz (Orchidaceae) with a conserved type species *Oncidium altissimum* Sw. *Taxon* 31: 752- 754
- Esau, K. 1965. *Plant anatomy*. 2<sup>a</sup> ed. Wiley, N. Y.
- Esau, K. 1972. *Anatomía vegetal*. Ediciones Omega, S. A. Barcelona.
- Foster, A. S. 1956. Plant idioblasts: remarkable examples of cell specialization. *Protoplasma* 46: 184- 193.
- Garay, L. A. 1963. *Oliveriana* and its position in the Oncidieae. *American Orchid Society Bulletin* 32: 18-24.
- Garay, L. A. 1972. On the origin of the Orchidaceae, II. *Journal of the Arnold Arboretum* 53: 202 - 215.
- Garay, L. A. & J. E. Stacy. 1974. Synopsis of the genus *Oncidium*. *Bradea* 1: 393- 427.
- García-Cruz, C. J. 1989. Anatomía comparada del aparato estomático en el género *Epidendrum* (Orchidaceae). Tesis de licenciatura. ENEP-Iztacala UNAM, México.
- García-Cruz, C. J. 1995. Sistemática del grupo *Epidendrum anisatum* (Orchidaceae). Tesis de Maestría Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Gilmartin, A. J. & M. J. Harvey. 1976. Numerical phenetics in routine taxonomic work. *Systematic Botany* 1: 35- 45.
- Haberlandt, G. 1928. *Physiology plant anatomy*. Translated from 4<sup>th</sup> German ed. By Drummond M. London
- Holtzmeier, M. A., W. L. Stern & W. S. Judd. 1998. Comparative anatomy and systematics of Senghas's cushion species of *Maxillaria* (Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 127: 43- 82.

- ☞ Johansen, D. A. 1940. *Plant microtechnique*. McGraw-Hill. New York.
- ☞ Kaushik, P. 1983 *Ecological and anatomical marvels of the Himalayan orchids*. (New Delhi, India. Today & Tomorrow).
- ☞ Khasim, S. M. & P. R. Mohana Rao. 1984. Structure and function of the velamen-exodermis complex in some epiphytic orchids. *Geobios New Reports* 3: 133-136.
- ☞ Khasim, S. M. & P. R. Mohana Rao. 1985. Anatomical studies in relation to habitat tolerance in some epiphytic orchids. En: *Proceedings of National Seminar on "The Biology, Conservation & Culture of Orchids"*. ed. S. P. Vij (Delhi: East West Affiliated).
- ☞ Khasim, S. M. & P. R. Mohana Rao. 1986. Leaf anatomy in relation to ecological adaptability in some Himalayan Orchids. *Journal of the Swamy Botanical Club* 3: 9- 13.
- ☞ Khasim, S. M. & P. R. Mohana Rao. 1989. Anatomy of four species of *Dendrobium* (orchidaceae). *Journal of the Swamy Botanical Club* 6: 99- 104.
- ☞ Khasim, S. M. & P. R. Mohana Rao. 1990. Anatomy in relation to taxonomy in some members of Epidendroideae (Orchidaceae). *Phytomorphology* 40: 243- 250.
- ☞ König, W. 1997. *Stilifolium* - a new name for the section *Cebolletae* of the genus *Oncidium* as a new genus in Subtribe *Oncidiinae*. *Arcula* 7: 186- 190.
- ☞ Kurzweil, H., H. P. Linder, W. L. Stern & A. M. Pridgeon. 1995. Comparative vegetative anatomy and classification of Diseae (Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 117: 171- 220.
- ☞ Lavarack, P. S. 1976. The taxonomic affinities of the Australian Neottioideae. *Taxon* 25: 289-296.
- ☞ Lawton, J. R., E. F. Hennessy & T. A. Hedge. 1992. Morphology and ultrastructure of the leaf of three species of *Paphiopedilum* (Orchidaceae). *Lindleyana* 7: 199- 205
- ☞ Levin, D. A. 1973. The role of trichomes in plant defense. *Quarterly Review of Biology* 48: 3- 15.
- ☞ Lindley, J. 1837. *Miltoma spectabilis*. Edwards Botanical Register 23: 1992.
- ☞ Möbius, M. 1887. Über den anatomischen Bau der Orchideenblätter und dessen Bedeutung für das System dieser Familie. *Jahrbücher für Wissenschaftliche Botanik* 18: 530-607.
- ☞ Mohana Rao, P. R. & S. M. Khasim. 1986. Leaf anatomy in relation to ecological adaptability of some Himalayan Orchids. *Journal of the Swamy Botanical Club* 3: 9-13.
- ☞ Mohana Rao, P. R. & S. M. Khasim. 1987. Anatomy of some members of Coelogyninae (Orchidaceae) *Phytomorphology* 37: 191-199.
- ☞ Mohana Rao, P. R., S. V. L. Kumari, S. M. Khasim & J. M. Isaiah. 1989. Anatomy of some Sikkim Himalayan orchids with reference to their ecological adaptability. *Acta Botanica Indica* 17: 229- 232.
- ☞ Moller, J. D. & H. Rasmussen. 1984. Stegmata in Orchidales: character state distribution and polarity. *Botanical Journal of the Linnean Society* 89: 53-76.
- ☞ Morris, M. W. 1996. Vegetative anatomy and systematics of subtribe Dendrobiinae (Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 120: 89- 144.
- ☞ Morris, M. W., W. L. Stern & W. S. Judd. 1996. Vegetative anatomy and systematics of Dendrobiinae (Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 120: 89- 144.
- ☞ Olatunji, O. A. & R. O. Nengim. 1980. Occurrence and distribution of tracheoidal elements in the Orchidaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 80: 357 - 370.
- ☞ Pridgeon, A. M. 1981a. Absorbing trichomes in the Pleurothallidinae (Orchidaceae). *American Journal of Botany* 68: 64-71.
- ☞ Pridgeon, A. M. 1981b. Shoot anatomy of two additional species of *Dresslerella* (Orchidaceae). *Selbyana* 5: 274-278.
- ☞ Pridgeon, A. M. 1982a. Diagnostic anatomical characters in the Pleurothallidinae (Orchidaceae). *American Journal of Botany* 69: 921-938.
- ☞ Pridgeon, A. M. 1982b. Numerical analyses in the classification of the Pleurothallidinae (Orchidaceae) *Botanical Journal of the Linnean Society* 85: 103- 131
- ☞ Pridgeon, A. M. 1986. Anatomical adaptations in Orchidaceae. *Lindleyana* 1: 90- 101.
- ☞ Pridgeon, A. M. 1987. Diagnostic anatomical features in Orchidaceae. Abstracts XIV International Botanical Congress. Berlin (West), Germany.



-  Pridgeon, A. M. 1993. Systematic leaf anatomy of *Caladenia* (Orchidaceae). *Kew Bulletin* **48**: 533-543.
-  Pridgeon, A. M. 1994a. Multicellular trichomes in tribe Diurideae (Orchidaceae): systematic and biological significance. *Kew Bulletin* **49**: 569- 579.
-  Pridgeon, A. M. 1994b. Systematic leaf anatomy of Caladeniinae (Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* **114**: 31- 48.
-  Pridgeon, A. M. & M. W. Chase. 1995. Subterranean axes in tribe Diurideae (Orchidaceae): Morphology, anatomy and systematic significance. *American Journal of Botany* **82**: 1473- 1495.
-  Pridgeon, A. M. & W. L. Stern. 1982. Vegetative anatomy of *Myoxanthus* (Orchidaceae). *Selbyana* **7**: 55-63.
-  Pridgeon, A. M., W. L. Stern, & D. H. Benzing. 1983. Tilosomes in roots of Orchidaceae: morphology and systematic occurrence. *American Journal of Botany* **70**: 1365-1377.
-  Pridgeon, A. M. & N. H. Williams 1979. Anatomical aspects of *Dresslerella* (Orchidaceae). *Selbyana* **5**: 120- 134.
-  Pupulin, F. 1995. A revision of the genus *Trichocentrum* (Orchidaceae: Oncidiinae). *Lindleyana* **10**: 183- 210.
-  Radford, A. E., W. C. Dickison, J. R. Massey & C. R. Bell. 1974. *Vascular Plant Systematics*. Harper Row. New York.
-  Rasmussen, H. 1981a. Terminology and classification of stomata and stomatal development - a critical survey. *Botanical Journal of the Linnean Society* **83**: 199-212.
-  Rasmussen, H. 1981b. The diversity of stomatal development in Orchidaceae subfamily Orchidoideae *Botanical Journal of the Linnean Society* **82**: 381-393.
-  Rasmussen, H. 1986 An aspect of orchid anatomy and adaptationism. *Lindleyana* **1**: 102- 107.
-  Rasmussen, H. 1987. Orchid stomata - structure, differentiation, function and phylogeny, En: J. Arditti (ed.) *Orchid Biology Reviews and Perspectives IV*. Cornell University Press. Ithaca and London.
-  Rohlf, F. J. 1993. *NTSYS. Numerical taxonomy and multivariate analysis system*. versión 1.80. New York.
-  Rojas-Leal, A. 1993. Anatomía foliar comparada de *Lemboglossum* Halb. y géneros relacionados. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. México.
-  Rosso, S. W. 1966. The vegetative anatomy of the Cypripedioideae (Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* **59**: 309-341.
-  Salazar-Chávez, G. A. 1998. Sistemática de *Mormodes* Sección *Coryodes* (Orchidaceae, Catasetinae). Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias UNAM, México.
-  Sandoval-Zapotitla, E. 1993. Anatomía foliar de *Cuttlauzina pendula*. *Orquidea (Méx.)* **13**: 181-190.
-  Sanford, W. W. 1974. The use of epiphitic orchids to characterize vegetation in Nigeria. *Botanical Journal of the Linnean Society* **68**: 29-301.
-  Sanford, W. W. & I. Adanlawo. 1973. Velamen and exodermis characters of West African epiphytic orchids in relation to taxonomic grouping and habitat tolerance *Botanical Journal of the Linnean Society* **66**: 307- 321.
-  Sass, J. E. 1961. *Botanical Microtechnique*. 3a. ed. The Iowa State University Press. Ames, Iowa.
-  Schultes, R. E. & A. S. Pease 1963. *Generic names of Orchids. Their origin and meaning*. Academic Press New York. London.
-  Sinclair, R. 1987. Water relations in Orchids. En: Arditti (ed.) *Orchid Biology Reviews and Perspectives*, V. Comstock Publishing Associates. Cornell University Press. Ithaca and London
-  Singh, V. & H. Singh. 1974. Organisation of stomatal complex in some Orchidaceae. *Current Science* **43**: 490-491.
-  Sneath, P. H. A. & R. R. Sokal. 1973. *Numerical taxonomy*. The principles and practice of numerical classification. W. H. Freeman and Co. San Francisco, California.
-  Sokal, R. R. 1986. Phenetic Taxonomy: theory and methods. *Annals Review of Ecology and Systematic* **17**: 423-442.

- ☞ Sokal, R. R. & F. J. Rohlf. 1969. *Biometría*. Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica. H. Blume Ediciones Rosario, Madrid, España.
- ☞ Solereder, H. & F. J. Meyer. 1930. *Systematische Anatomie der Monokotyledonen. VI. Microspermae*. Gebrüder Borntraeger, Berlin (English translation, 1969, Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem).
- ☞ Soto-Arenas, M. A. y G. Salazar-Chávez. *Sinópsis de Orquídeas de México*. En prensa.
- ☞ Stace, C. A. 1980. *Plant Taxonomy and Biosystematics*. Edward Arnold (Publishers) London.
- ☞ Stebbins, G. & C. Khush. 1961. Variation in the organization of the stomatal complex in the leaf epidermis of monocotyledons and its bearing on their phylogeny. *American Journal of Botany* 48: 51-59.
- ☞ Stern, W. L. 1978. A retrospective view of comparative anatomy, phylogeny and plant taxonomy. *Iowa Bulletin* 2-3: 33-39.
- ☞ Stern, W. L. 1997a. Vegetative anatomy of subtribe Orchidinae (Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 124: 121-136.
- ☞ Stern, W. L. 1997b. Vegetative anatomy of subtribe Habenariinae (Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 125: 211-227.
- ☞ Stern, W. L., A. M. Pridgeon & C. A. Luer. 1985. Stem structure and its bearing on the systematic of Pleurothallidinae (Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 91: 457-471.
- ☞ Stern, W. L. & M. W. Morris. 1992. Vegetative anatomy of *Stanhopea* (Orchidaceae) with special reference to pseudobulb water-storage cells. *Lindleyana* 7: 34-53.
- ☞ Stern, W. L., V. I. Cheadle & J. Thorsch. 1993a. Apostasiads, systematic anatomy, and the origins of Orchidaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 111: 411-455.
- ☞ Stern, W. L., M. W. Morris, M. S. Judd, A. M. Pridgeon & R. L. Dressler. 1993b. Comparative vegetative anatomy and systematics of Spiranthoideae (Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 113: 161-197.
- ☞ Stern, W. L., M. W. Morris & M. S. Judd. 1994. Anatomy of the thick leaves in *Dendrobium* section *Rhizobium* (Orchidaceae). *International Journal of Plant Sciences* 155: 716-729.
- ☞ Stuessy, T. F. 1990. *Plant taxonomy. The systematic evaluation of comparative data*. Columbia University Press New York.
- ☞ Swamy, B. G. L. 1948. Vascular anatomy of orchid flowers. *Botanical Museum Leaflets, Harvard Univ* 13: 61-95.
- ☞ Tanaka, R. & K. Kamemoto. 1984. Chromosomes in orchids: counting and numbers, en: J. Arditti (ed.). *Orchid Biology: reviews and perspectives, III*. Cornell University Press, Ithaca, NY.
- ☞ Tomlinson, P. B. 1974. Development of the stomatal complex as a taxonomic character in the monocotyledons. *Taxon* 23: 109-128.
- ☞ Vajrabhaya, M. & T. Vajrabhaya. 1991. A study of the Orchid epidermis using the Scanning Electron Microscope. En: Proceedings of the eleventh world Orchid Conference. Kiat, W. Tan (ed.) Miami, Florida, U.S.A.
- ☞ Wagner, G. J. 1991. Secreting glandular trichomes: more than just hairs. *Plant Physiology* 96: 675-679.
- ☞ Wejksnora, P. 1971. Anatomy of orchid leaves and stems, with special reference to *Oncidium sphacelatum*. Senior thesis. Brooklyn College.
- ☞ Wilkinson, H. P. 1979. The plant surface (mainly leaf). Part I: Stomata. En: Metcalfe C. R. and L. Chalk, eds. *Anatomy of the dicotyledons. Vol. 1*. 2<sup>nd</sup> edn. Oxford: Clarendon Press.
- ☞ Williams, N. H. 1974. The value of plant anatomy in Orchid Taxonomy. En: M. Ospina (Ed.), *Proceedings of The Seventh World Orchid Conference*. Medellín, Colombia.
- ☞ Williams, N. H. 1975. Stomatal development in *Ludisia discolor* (Orchidaceae): mesoperigenous subsidiary cells in the monocotyledons. *Taxon* 24: 281-288.
- ☞ Williams, N. H. 1976. Subsidiary-cell development in the Catasetinae (Orchidaceae) and related groups. *Botanical Journal of the Linnean Society* 72: 299-309.

- ☞ Williams, N. H. 1979. Subsidiary-cells in the Orchidaceae: their general distribution with special reference to development in the Oncidieae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 78: 41- 66.
- ☞ Williams, N. H. & R. L. Dressler. 1973 *Oncidium* species described by Jacquin and the typification of *Oncidium*. *Taxon* 22: 221- 227.
- ☞ Willmer, C. 1983. *Los estomas*. Librería Agropecuaria. Argentina.
- ☞ Withner, C. L., P. K. Nelson & P. J. Wejksnora. 1974. The Anatomy of Orchids, en: C. L. Withner, ed. The Orchids - Scientific Studies. John Wiley and Sons. New York.
- ☞ Wirth, M., G. F. Estabrook & D. J. Rogers. 1966. A graph theory model for systematic biology, with an example for the Oncidiinae (Orchidaceae). *Systematic Zoology* 15: 59-69.
- ☞ Yáñez-Guerrero, E. 1999. Sistemática de *Cuitlauzina*, *Osmoglossum* y *Palumbina* (Oncidiinae-Orchidaceae). En preparación.
- ☞ Yukawa, T., T. Ando, K. Karasawa & K. Hashimoto. 1990. Leaf surface morphology in selected *Dendrobium* species. *Proceedings of the 13<sup>th</sup> World Orchid Conference*. Auckland: World Orchid Conference Proceedings Trust.
- ☞ Yukawa, T., T. Ando, K. Karasawa & K. Hashimoto. 1992. Existence of the stomatal shapes in the genus *Dendrobium* (Orchidaceae) and its systematic significance. *American Journal of Botany* 79: 946 - 952.



## **IX. APENDICES**

Apéndice I. Valores de la media aritmética de los 48 caracteres cuantitativos analizados.

	2	3	8	9	12	13	15	19	20	22	26	27	29	36	39
Taxon	µm	µm	µm		µm	µm	µm	µm	µm	µm	µm				µm
Oamp	6.13	8.63	7.5	1	74	40	7.5	63	46.5	5	39.5	10.7	4.5	1	115
Oasc	0	5	10	1	0	0	0	71.5	38	2.5	43	4.3	4	0	0
Obic	7.57	7.94	7.5	3.5	106	60	5	91.5	60.5	5	46	6.6	4.5	0	0
Ocav1	10	13.5	7.5	5	87.25	57.6	5	96.25	70.75	6.3	42.75	3.42	4.5	0	0
Ocav2	11.79	14.17	7.5	4	87	53.5	7.5	85.5	54.5	5	53.5	5.76	4.5	0	0
Oceb	0	2.5	18.33	1	0	0	0	57.5	51.5	7.5	38.25	7.55	4	0	0
Ofla	10	11.5	18	1	87.5	57.5	8.8	69	65.5	7.5	45	2.82	4	0	0
Olur	5	7.2	8.75	3	73.5	51	6.3	73	53.5	5	35.5	7.51	4.5	0	0
Omic1	10	7.5	20.6	1	78.75	62	6.3	72	57.25	5	48.75	4.67	4.5	0	0
Omic2	7.5	7.5	17.9	1	67.25	63.25	10	69.5	60.25	5	49	4.54	4.5	0	0
Opul	10.5	9.4	7.5	6	70	46	5	75	32	7.5	37.25	6.05	4.5	0	0
Ospl	17.5	20	34.3	1	65.5	52.5	5	57.5	46	2.5	33	5.51	4.5	0	0
Ostr	10.64	7.92	9.4	1	74	56	3.8	64	52	5	43	4.79	4.5	0	0
Pspa	5	7.5	24	1	109	71.5	5	99.5	68.5	2.5	21	5.76	4.5	0	0
Talb	4.5	4.1	9.2	5	67.5	58.5	2.5	67	55	2.5	31.25	4.04	4.5	0	0
Thoe	5.5	4.8	8	2	64	61.5	2.5	57	72	2.5	27.5	4.36	3.5	0	0
Cpen	19	14	0	0	65	34	2.5	28	20	2.5	31.75	8.6	4.5	2	87
Osdeb	5	2.5	0	0	42.5	25.25	2.5	45.75	13.55	2.5	28.25	5.55	4	1	0
Pcan	5	2.7	0	0	51	26	2.5	50	17.5	2.5	26.75	6.1	4.5	1	54.6
Rgran	2.5	1.3	5	12.5	149.5	80.75	12.5	89.25	68.5	7.5	57.25	6.04	4	0	0
Trtor	3.8	3	5.6	10.5	76	57	2.5	58.75	51.5	2.5	38	3.28	4.5	0	0
Mcuc	10	7.5	0	0	57.75	34.75	5	56.75	28.75	3.8	40.25	6.51	4.5	3	92

(Continuación...)

	40	42	43	44	46	47	48	50	52	53	54	57
Taxon	$\mu\text{m}$	$\mu\text{m}$		$\mu\text{m}$	$\mu\text{m}$	$\mu\text{m}$		$\mu\text{m}$		$\mu\text{m}$	$\mu\text{m}$	
Oamp	74	7.5	63	965	0	0	0	0	2	355	85	85
Oasc	0	0	0	3734.5	75	63.6	12	2.5	0	0	0	69
Obic	0	0	0	2540	175.71	125.71	17	3.75	0	0	0	166
Ocav1	0	0	59.5	1871.5	209	172.7	12	5	0	0	0	131
Ocav2	0	0	31	2815	339	190	12	5	0	0	0	106
Oceb	0	0	0	12583	224.5	150	14	3.25	0	0	0	120
Ofla	0	0	19	1233	160	121	19	5	0	0	0	74
Olur	0	0	41.7	4880	257	183	10	4.5	0	0	0	137
Omic1	0	0	22	3240.5	266	174	18	5	0	0	0	211
Omic2	0	0	37.3	2435	246.5	119.5	11	3.75	0	0	0	107
Opul	0	0	48	885	0	0	0	0	4	107.5	50	58
Ospl	0	0	0	4220	237	159	16	5	0	0	0	133
Ostr	0	0	0	1585	188.33	151.67	17	5	0	0	0	84
Pspa	0	0	0	505	0	0	0	0	1	142.5	47.5	35
Talb	0	0	24	1585	182	128	23	2.5	0	0	0	28
Thoe	0	0	28	1545	198.6	121.4	23	3.4	0	0	0	25
Cpen	59.5	5	48	450	0	0	0	0	4	87.5	55	53
Osdub	34	2.5	0	287.5	0	0	0	0	2	50	32.5	47
Pcan	36	2.5	0	187.5	0	0	0	0	1	47.5	25	53
Rgran	0	0	0	415	0	0	0	0	2	70	40	59
Trtor	0	0	57.6	1540	198.2	121.4	29	2.5	0	0	0	25
Mcuc	57.5	6.25	0	405	0	0	0	0	3	117.5	47.5	93

(Continuación...)

	58	59	62	63	64	65	69	70	71	76	77
Taxon		$\mu\text{m}^2$			$\mu\text{m}^2$	$\mu\text{m}$		$\mu\text{m}^2$			
Oamp	1	213520	558	3	4170.3	2.5	1	109900	49.38	75	2
Oasc	6	72601.46	149	3	2109.7	3.75	5	93886	13.91	48	4
Obic	3	99302.5	83	2	6358.5	2.5	10	196878	15.44	161	4
Ocav1	2	24437.42	0	0	0	0	4	121165	9.51	162	4
Ocav2	2	52634.25	0	0	0	0	1	94906.5	8.96	123	4
Oceb	5	16499.41	139	1	5220.3	5	4	69080	3.47	177	8
Ofla	1	18095	31	1	2826	3	1	27083	14.47	58	2
Olur	3	167008.75	284	4	4553	3.75	25	320672.5	9.75	320	7
Omic1	4	84623	256	2	6397.8	5	3	169560	12.37	219	4
Omic2	3	16921.63	203	3	3493.3	3.75	1	73299	12.1	98	4
Opul	1	27357.25	217	3	1570	2.5	1	41212.5	24.27	87	2
Ospl	4	111548.5	399	2	16602.8	2.5	28	214776	10.28	125	4
Ostr	2	24923.75	79	2	3689.5	2.5	1	54165	14.17	64	3
Pspa	1	64370.3	66	2	1531	2.5	1	124894	50	33	1
Talb	1	19860.5	0	0	0	0	1	34147.5	15.06	29	2
Thoe	1	8752.75	0	0	0	0	1	16406.5	10.97	20	1
Cpen	1	17813.74	102	1	1334.5	2.5	1	42508	40.14	40	2
Osdeb	1	24894.5	150	2	1393.4	2.5	1	13188	59.57	22	1
Pcan	1	7106.41	182	3	1275.7	2.5	1	5299	54.54	27	1
Rgran	1	119477	34	1	2826	2.5	1	227650	76.32	26	1
Trtor	1	14015.91	0	0	0	0	1	20724	12.79	19	1
Mcuc	1	19832.36	890	5	2276.5	2.5	1	29830	35.71	90	3

(Continuación...)

	78	80	81	82	83	84	85	87	88	89
Taxon	$\mu\text{m}^2$			$\mu\text{m}^2$		$\mu\text{m}^2$		$\mu\text{m}$	$\mu\text{m}$	$\mu\text{m}$
Oamp	289430	262	3	5967	2	576504	58.96	0	0	0
Oasc	21260	70	1	1335	1	37366	10.54	147	89	6.25
Obic	133529	96	2	5692	4	263760	12.99	200.9	117.3	4
Ocav1	114329	12	1	4397	6	244920	10.82	130.9	85.5	4.38
Ocav2	97733	4	1	5103	5	188400	6.81	165	130	4.38
Oceb	57606	216	2	4249	3	109900	4.45	197	151	4
Ofla	32421	58	1	2709	1	51810	12.15	166	134	5
Olur	419818	356	4	5221	8	127563	15.28	128	94	5
Omic1	445135	284	3	10362	3	885873	20.71	184	113	3.13
Omic2	128910	218	3	5103	2	261405	13.63	219	117	4.38
Opul	103306	430	5	2002	1	202844	35.23	0	0	0
Ospl	128819	205	2	15465	4	203315	10.17	220	139	4.38
Ostr	58130	87	3	2866	1	114296	16.88	123	83	5.63
Pspa	147777	72	2	2866	1	287075	59	0	0	0
Talb	18998	0	0	0	1	28260	11.13	178	133	2.88
Thoe	12639	0	0	0	1	22451	8.93	145	117	3.13
Cpen	45988	161	2	2444	2	130624	51.49	0	0	0
Osdub	56415	112	2	1767	1	65940	68.63	0	0	0
Pcan	12122	32	1	1335	1	40271	61.36	0	0	0
Rgran	195465	15	1	3768	1	894115	69.61	0	0	0
Trtor	15020	0	0	0	1	24492	15.48	134	96	3.25
Mcuc	64076	198	4	2041	2	101265	33.08	0	0	0



Apéndice II. Matriz básica de datos del clado *Lophiariis* y géneros relacionados. Las hileras son caracteres y las columnas son taxa.  
 Para las abreviaturas ver cuadro 3. Para la lista de caracteres ver el cuadro 4.

	Oamp	Oasc	Obic	Ocav1	Ocav2	Oceb	Ofal	Olur	Omic1	Omic2	Opul	Ospl	Ostr	Pspa	Talb	Thoe	Cpen	Osdub	Pcan	Rgan	Trtor	Mcuc
1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	6.1	1	7.6	10	11.8	0	10	5	10	7.5	10.5	17.5	10.6	5	4.5	5.5	19	5	5	2.5	3.8	10
3	8.6	5	7.9	13.5	14.2	2.5	11.5	7.2	7.5	7.5	9.4	20	7.9	7.5	4.1	4.8	14	2.5	2.7	1.3	3	7.5
4	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0
5	1	0	1	1	1	0	0	1	2	2	1	2	2	0	1	1	0	0	0	1	1	0
6	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
7	2	2	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0
8	7.5	10	7.5	7.5	7.5	18.3	18	8.8	20.6	17.9	7.5	34.3	9.4	24	9.2	8	0	0	0	5	5.6	0
9	1	1	3.5	5	4	1	1	3	1	1	6	1	1	1	5	2	0	0	0	12.5	10.5	0
10	2	0	2	1	2	0	2	2	2	2	2	1	2	2	1	1	2	2	2	2	1	2
11	3	0	1	1	1	0	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	3	3	3	1	1	1
12	74	0	106	87.3	87	0	87.5	73.5	78.8	67.3	70	65.5	74	109	67.5	64	65	42.5	51	149.5	76	57.8
13	40	0	60	57.6	53.5	0	57.5	51	62	63.3	46	52.5	56	71.5	58.5	61.5	34	25.3	26	80.8	57	34.8
14	1	0	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	1	1	1	2	2	2
15	7.5	0	5	5	7.5	0	8.8	6.3	6.3	10	5	5	3.8	5	2.5	2.5	2.5	2.5	2.5	2.5	2.5	5
16	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
17	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0
18	1	0	1	1	1	2	1	1	2	1	0	1	1	1	1	1	2	2	2	1	1	0
19	63	71.5	91.5	96.3	85.5	57.5	69	73	72	69.5	75	57.5	64	99.5	67	57	28	45.8	50	89.3	58.8	56.8
20	46.5	38	60.5	70.8	54.5	51.5	65.5	53.5	57.3	60.3	32	46	52	68.5	55	72	20	13.6	17.5	68.5	51.5	28.8
21	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0
22	5	2.5	5	6.3	5	7.5	7.5	5	5	5	7.5	2.5	5	2.5	2.5	2.5	2.5	2.5	2.5	7.5	2.5	3.8
23	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
24	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0
25	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0
26	39.5	43	46	42.8	53.5	38.3	45	35.5	48.8	49	37.3	33	43	21	31.3	27.5	31.8	28.3	26.8	57.3	38	40.3
27	10.7	4.3	6.6	3.4	5.8	7.5	2.8	7.5	4.7	4.5	6	5.5	4.8	5.8	4	4.4	8.6	5.5	6.1	6	3.3	6.5
28	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	2	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1
29	4.5	4	4.5	4.5	4.5	4	4	4.5	4.5	4.5	4.5	4.5	4.5	4.5	4.5	3.5	4.5	4	4.5	4	4.5	4.5
30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
31	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1
32	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0
33	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1
34	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
35	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1
36	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	1	0	0	3
37	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	2	0	0	2
38	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	2
39	11.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	87	0	54.6	0	0	92
40	74	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	59.5	34	36	0	0	57.5
41	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	2	0	0	2
42	7.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	2.5	2.5	0	0	6.3
43	63	0	0	59.5	31	0	19	41.7	22	37.3	48	0	0	0	24	28	48	0	0	0	57.6	0
44	965	3734.5	2540	1871.5	2815	12583	1233	4880	3240.5	2435	885	4220	1585	505	1585	1545	450	287.5	187.5	415	1540	405
45	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0
46	0	7.5	17.5	7	20.9	33.9	224.5	160	237	266	246.5	0	237	188.3	0	182	198.6	0	0	0	198.2	0
47	0	63.6	125.7	172.7	190	150	121	183	174	119.5	0	159	151.7	0	128	121.4	0	0	0	0	121.4	0

(Continuación...)

	Oamp	Oasc	Obic	Ocav1	Ocav2	Oceb	Ofal	Olor	Omic1	Omic2	Opul	Ospl	Ostr	Pspa	Talb	Thoe	Cpen	Osdub	Pcan	Rgan	Trtor	Menc
48	0	12	17	12	12	14	19	10	18	11	0	16	17	0	23	23	0	0	0	0	29	0
49	0	2	1	1	1	2	2	2	2	2	0	2	2	0	1	1	0	0	0	0	1	0
50	0	2.5	3.8	5	5	3.3	5	4.5	5	3.8	0	5	5	0	2.5	3.4	0	0	0	0	2.5	0
51	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	2
52	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	1	0	0	4	2	1	2	0	3
53	355	0	0	0	0	0	0	0	0	0	107.5	0	0	142.5	0	0	87.5	50	47.5	70	0	117.5
54	85	0	0	0	0	0	0	0	0	0	50	0	0	47.5	0	0	55	32.5	2.5	40	0	47.5
55	1	0	0	0	2	0	0	0	2	2	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
56	0	1	1	2	2	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
57	85	69	166	131	106	120	74	137	211	107	58	133	84	35	28	25	53	47	53	59	25	93
58	1	6	3	2	2	5	1	3	4	3	1	4	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1
59	21352	7260.1	9930.3	2443.7	5263.4	1650	1809.5	16700.9	8462.3	1692.2	2735.7	11154.9	2492.4	6437	1986	875.3	1781.3	24894.5	710.7	11947.7	1401.6	1983.2
60	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1
61	3	4	4	0	0	4	4	3	3	3	1	2	1	3	0	0	4	1	2	4	0	2
62	558	149	83	0	0	139	31	284	256	203	217	399	79	66	0	0	102	150	182	34	0	890
63	3	3	2	0	0	1	1	4	2	3	3	2	2	2	0	0	1	2	3	1	0	5
64	4170.3	2109.7	6358.5	0	0	5220.3	2826	4553	6397.8	3493.3	1570	16602.8	3689.5	1531	0	0	1334.5	1393.4	1275.7	2826	0	2276.5
65	2.5	3.8	2.5	0	0	5	3	3.8	5	3.8	2.5	2.5	2.5	2.5	0	0	2.5	2.5	2.5	2.5	0	2.5
66	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1
67	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	2	1
68	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	2	2	0	0	0
69	1	5	10	4	1	4	1	25	3	1	1	28	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
70	10990	9388.7	19687.9	12116.5	9490.7	6908	2708.3	32067.3	16956	7330	4121.3	21447.7	5416.5	12489.4	3414.8	1640.7	4250.9	1318.9	530	2276.5	2072.4	2983
71	49.4	13.9	15.4	9.5	9	3.5	14.5	9.8	12.4	12.1	24.3	10.3	14.2	50	15.1	11	40.1	59.6	54.5	76.3	12.8	35.7
72	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
73	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	2	1	1	1	0	2	0	0	0	0
74	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
75	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1
76	75	48	161	162	123	177	58	320	219	98	87	125	64	33	29	20	40	22	27	26	19	90
77	2	4	4	4	4	8	2	7	4	4	2	4	3	1	2	1	2	1	1	1	1	3
78	28943	2126	13353	11433	9773.3	5760.6	3242.1	41981.8	44513.5	12891	10330.6	12882	5813	14777.7	1899.8	1264	4598.8	5641.5	1212.2	19546.5	1502	6407.6
79	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1
80	262	70	96	12	4	216	58	356	284	218	430	205	87	72	0	0	161	112	32	15	0	198
81	3	1	2	1	1	2	1	4	3	3	5	2	3	2	0	0	2	2	1	1	0	4
82	5967	1335	5692	4397	5103	4249	2709	5221	10362	5103	2002	15465	2866	2866	0	0	2444	1767	1335	3768	0	2041
83	2	1	4	6	5	3	1	8	3	2	1	4	1	1	1	1	2	1	1	1	1	2
84	57650.4	3736.6	26376	24492	18840	10990	5181	12756.3	88587.3	26140.5	20284.4	20331.5	11429.6	28707.5	2826	2245.1	13062.4	6594	4027.1	89411.5	2449.2	10126.5
85	59	10.5	13	10.8	6.8	4.5	12.2	15.3	20.7	13.6	35.2	10.2	16.9	59	11.1	8.9	51.5	68.6	61.4	69.6	15.5	33.1
86	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0
87	0	147	200.9	130.9	165	197	166	128	184	219	0	220	123	0	178	145	0	0	0	0	134	0
88	0	89	117.3	85.5	130	151	134	94	113	117	0	139	83	0	133	117	0	0	0	0	96	0
89	0	6.3	4	4.4	4.4	4	5	5	3.1	4.4	0	4.4	5.6	0	2.9	3.1	0	0	0	0	3.3	0
90	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1
91	0	0	0	2	0	2	0	0	2	1	0	0	0	0	2	2	0	2	2	2	2	2
92	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	0	0	0

Apéndice III.

A. Matriz de disimilitud a partir del Coeficiente de Distancia Taxonómica Promedio.  
Para las abreviaturas ver el cuadro 3.

	Oamp	Oasc	Obic	Ocav1	Ocav2	Oceb	Ofal	Otur	Omic1	Omic2	Opul	Ospl	Ostr	Pspa	Talb	Thoe	Cpen	Osdub	Pcan	Rgran	Trtor	Mcuc
Oamp	1																					
Oasc	-0.16	1																				
Obic	-0.24	0.15	1																			
Ocav1	-0.46	-0.12	0.34	1																		
Ocav2	-0.41	-0.14	0.37	0.79	1																	
Oceb	-0.27	0.62	0.05	0	-0.05	1																
Ofal	-0.41	0.08	0.19	0.21	0.25	0.1	1															
Otur	-0.1	0.09	0.53	0.22	0.17	0.16	-0.07	1														
Omic1	-0.33	-0.11	0.22	0.12	0.18	0.18	0.12	0.31	1													
Omic2	-0.43	-0.02	0.11	0.13	0.3	0.04	0.39	0.16	0.66	1												
Opul	0.24	-0.23	-0.2	-0.19	-0.23	-0.28	-0.15	-0.06	-0.18	-0.06	1											
Ospl	-0.36	0.06	0.3	0.17	0.25	0.11	0.18	0.31	0.43	0.38	-0.16	1										
Ostr	-0.51	-0.06	0.16	0.26	0.34	0.04	0.41	0.09	0.42	0.57	-0.07	0.42	1									
Pspa	0.14	-0.17	-0.17	-0.15	-0.15	-0.26	0.04	-0.24	-0.16	-0.1	0.19	-0.11	-0.11	1								
Talb	-0.42	-0.07	-0.07	0.26	0.2	-0.06	0.18	-0.25	0.01	0.17	-0.28	0.06	0.18	-0.13	1							
Thoe	-0.34	-0.04	-0.02	0.25	0.18	-0.05	0.14	-0.19	-0.09	0.02	-0.31	-0.06	0.01	-0.18	0.75	1						
Cpen	0.57	-0.26	-0.44	-0.42	-0.37	-0.23	-0.27	-0.34	-0.44	-0.47	0.26	-0.29	-0.41	0.07	-0.35	-0.33	1					
Osdub	0.36	-0.08	-0.49	-0.53	-0.53	-0.18	-0.4	-0.35	-0.35	-0.49	0.1	-0.4	-0.36	0.04	-0.22	-0.13	0.49	1				
Pcan	0.45	-0.06	-0.41	-0.52	-0.53	-0.18	-0.4	-0.36	-0.42	-0.52	0.02	-0.47	-0.42	0.03	-0.24	-0.23	0.6	0.8	1			
Rgran	0.16	-0.22	-0.02	-0.11	-0.17	-0.28	-0.14	-0.21	-0.18	-0.24	0.11	-0.41	-0.31	0.25	-0.16	-0.05	0	0.18	0.07	1		
Trtor	-0.33	-0.1	-0.04	0.32	0.23	-0.13	0	-0.16	-0.08	0.05	-0.25	-0.15	-0.02	-0.2	0.75	0.75	-0.28	-0.23	-0.23	0.05	1	
Mcuc	0.54	-0.17	-0.38	-0.43	-0.44	-0.23	-0.41	-0.2	-0.35	-0.37	0.25	-0.33	-0.32	0.03	-0.41	-0.4	0.62	0.41	0.6	0.01	-0.32	1

Apéndice III.  
(Continuación)

B. Matriz de similitud a partir del Coeficiente de Correlación Momento-Producto de Pearson.  
Para las abreviaturas ver el cuadro 3.

	Oamp	Oasc	Obic	Ocav1	Ocav2	Oceb	Ofal	Olur	Omic1	Omic2	Opul	Ospl	Ostr	Pspa	Talb	Thoe	Cpen	Osdub	Pcan	Rgran	Trtor	Mcuc
Oamp	1																					
Oasc	-0.16	1																				
Obic	-0.24	0.15	1																			
Ocav1	-0.46	-0.12	0.34	1																		
Ocav2	-0.41	-0.14	0.37	0.79	1																	
Oceb	-0.27	0.62	0.05	0	-0.05	1																
Ofal	-0.41	0.08	0.19	0.21	0.25	0.1	1															
Olur	-0.1	0.09	0.53	0.22	0.17	0.16	-0.07	1														
Omic1	-0.33	-0.11	0.22	0.12	0.18	0.18	0.12	0.31	1													
Omic2	-0.43	-0.02	0.11	0.13	0.3	0.04	0.39	0.16	0.66	1												
Opul	0.24	-0.23	-0.2	-0.19	-0.23	-0.28	-0.15	-0.06	-0.18	-0.06	1											
Ospl	-0.36	0.06	0.3	0.17	0.25	0.11	0.18	0.31	0.43	0.38	-0.16	1										
Ostr	-0.51	-0.06	0.16	0.26	0.34	0.04	0.41	0.09	0.42	0.57	-0.07	0.42	1									
Pspa	0.14	-0.17	-0.17	-0.15	-0.15	-0.26	0.04	-0.24	-0.16	-0.1	0.19	-0.11	-0.11	1								
Talb	-0.42	-0.07	-0.07	0.26	0.2	-0.06	0.18	-0.25	0.01	0.17	-0.28	0.06	0.18	-0.13	1							
Thoe	-0.34	-0.04	-0.02	0.25	0.18	-0.05	0.14	-0.19	-0.09	0.02	-0.31	-0.06	0.01	-0.18	0.75	1						
Cpen	0.57	-0.26	-0.44	-0.42	-0.37	-0.23	-0.27	-0.34	-0.44	-0.47	0.26	-0.29	-0.41	0.07	-0.35	-0.33	1					
Osdub	0.36	-0.08	-0.49	-0.53	-0.53	-0.18	-0.4	-0.35	-0.35	-0.49	0.1	-0.4	-0.36	0.04	-0.22	-0.13	0.49	1				
Pcan	0.45	-0.06	-0.41	-0.52	-0.53	-0.18	-0.4	-0.36	-0.42	-0.52	0.02	-0.47	-0.42	0.03	-0.24	-0.23	0.6	0.8	1			
Rgran	0.16	-0.22	-0.02	-0.11	-0.17	-0.28	-0.14	-0.21	-0.18	-0.24	0.11	-0.41	-0.31	0.25	-0.16	-0.05	0	0.18	0.07	1		
Trtor	-0.33	-0.1	-0.04	0.32	0.23	-0.13	0	-0.16	-0.08	0.05	-0.25	-0.15	-0.02	-0.2	0.75	0.75	-0.28	-0.23	-0.23	0.05	1	
Mcuc	0.54	-0.17	-0.38	-0.43	-0.44	-0.23	-0.41	-0.2	-0.35	-0.37	0.25	-0.33	-0.32	0.03	-0.41	-0.4	0.62	0.41	0.6	0.01	-0.32	1