00387

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS

Estudio embriológico comparativo de los subgéneros *Isoloba, Pinguicula* y *Temnoceras* del género *Pinguicula* L. (Lentibulariaceae L. C. Richard)

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:

DOCTORA EN CIENCIAS (BIOLOGÍA)

P R E S E N T A

M. en C. SILVIA ESPINOSA MATÍAS

DIRECTORA DE TESIS: DRA. GUADALUPE JUDITH MÁRQUEZ GUZMÁN

MÉXICO, D.F. SEPTIEMBRE DE 2005

m. 349208

Universidad Nacional Autónoma de México
UNAM
Biblioteca Central
Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

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.

VNIVERSIDAD NACIONAL
AVTONOMA DE
MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

OFICIO FCIE/DEP/0475/05

ASUNTO: Asignación de Sinodales

DRA. GUADALUPE JUDITH MÁRQUEZ GUZMÁN
P r e s e n t e.

Por este conducto me permito comunicarle como Director(a) de Tesis del(a) alumno(a) **M. EN C. SILVIA ESPINOSA MATÍAS**, quién desarrolló el Trabajo de Tesis titulado **"Estudio embriológico comparativo de los subgéneros Isoloba, Pinguicula y Temnoceras del género Pinguicula L. (Lentibulariaceae L. C. Richard)"**, que el Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas en su sesión celebrada el día 15 de agosto del año en curso, designó a los siguientes sinodales para dictaminar si el trabajo que ha desarrollado como tesis el(a) alumno(a) antes mencionado tiene los méritos para obtener el grado de **DOCTOR(A) EN CIENCIAS (BIOLOGÍA):**

PRESIDENTE	DRA.	GUADALUPE JUDITH MÁRQUEZ GUZMÁN
PRIMER VOCAL	DRA.	SONIA VÁZQUEZ SANTANA
SEGUNDO VOCAL	DRA.	PATRICIA DOLORES DÁVILA ARANDA
TERCER VOCAL	DR.	RAÚL ERNESTO ALCALÁ MARTÍNEZ
SECRETARIO	DR.	SERGIO ZAMUDIO RUÍZ
SUPLENTE	DRA.	BEATRIZ LUDLOW WIECHERS
SUPLENTE	DR.	SERGIO RAFAEL SILVESTRE CEVALLOS FERRIZ

Sin más por el momento, aprovecho la ocasión para enviarles un cordial saludo.

A t e n t a m e n t e
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, D. F. 16 de agosto del 2005
JEFE DE LA DIVISIÓN

DRA. DENÍ CLAUDIA RODRÍGUEZ VARGAS

DCRV\ASR\grf*

FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISION DE ESTUDIOS
DE POSGRADO

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional.
NOMBRE: Espinosa Matías Silvia
FECHA: 28 de Septiembre 2005
FIRMA:

DEDICO ESTA TESIS

A MI MAESTRO Y AMIGO
Alejandro Martínez Mena
Por su erudición, generosidad y amistad. Su paciencia y tiempo para brindarme lecciones de vida han dejado una profunda huella en mi formación personal. Por él, este trabajo está concluido.

A MIS PADRES:
Francisco Espinosa Emicente
Sabina Matías Martínez
Por su apoyo incondicional

A MIS HERMAN@S,
A MIS CUÑAD@S
Y A MIS QUERIDISIM@S SOBRIN@S
Por su reconfortante cariño

A G R AD E Z CO

A la Dirección General de Asuntos del Personal Académico (DGAPA) y al Programa de Apoyo a las Divisiones de Estudios de Posgrado (PADEP-TESIS DOCTORAL), Clave del Proyecto: 003369, por haberme otorgado una beca para realizar mis estudios de posgrado en la Universidad Nacional Autónoma de México.

A la Dra. Judith Márquez Guzmán por haber dirigido esta tesis y su invaluable interés en mi formación académica. ¡Gracias Maestra! por sus enseñanzas, paciencia y lecciones, no solo académicas, también de vida.

A la Dra. Patricia Dávila Aranda y al Dr. Sergio Cevallos Ferriz el haber aceptado formar parte del Comité Tutoral que supervisó y dirigió mis estudios de doctorado. Por sus valiosos comentarios y sugerencias que contribuyeron a mi formación académica.

A los integrantes del jurado revisor: Dra. Judith Márquez Guzmán, Dra. Sonia Vázquez Santana, Dra. Patricia Dávila Aranda, Dr. Raúl Alcalá Martínez, Dr. Sergio Zamudio Ruíz, Dra. Beatriz Ludlow Wiechers y Dr. Sergio Cevallos Ferriz, por sus valiosas observaciones y sugerencias que mejoraron sustancialmente el manuscrito.

Al Dr. Sergio Zamudio Ruíz por su amistad, por despertar en mí el interés por estudiar a las pinguiculas, así como su disposición y tiempo para compartir sus conocimientos y aclarar mis frecuentes dudas.

A Biol. Yolanda Hornelas del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología por las imágenes al microscopio electrónico de barrido.

A Dra. Judith Márquez Guzmán, Dra. Guillermina Murguía Sánchez y M. en C. Lourdes López Curto, ellas fueron mis maestras en Embriología Vegetal, me enseñaron lo interesante y apasionante que puede ser estar sentada por horas y horas haciendo cortes, esperando obtener el famoso "corte mediano"....¡la culminación de cualquier embriólogo vegetal!. Por supuesto, yo no lo he obtenido, pero aún conservo sus valiosas enseñanzas.

A los integrantes del Laboratorio de Microcine de la Facultad de Ciencias: Al M. en C. Alejandro Martínez Mena por la toma de las fotografías que ilustran esta tesis, al Biol. Alfredo Gambo Romero por el positivado del material fotográfico, A José Antonio Hernández por el procesamiento digital de las imágenes. A Ana Isabel Bieler Antolín por sus múltiples asesorías en el manejo de los equipos de cómputo del laboratorio. Así como por su valiosa amistad.

A mis apreciables maestros y compañeros del Laboratorio de Desarrollo en Plantas, por hacer tan manifiesto el interés por la superación académica y personal de todos los que hemos tenido la fortuna de estar en ese Laboratorio.

A mis amigas y amigos con quienes he compartido otras cosas, además de la academia, alegrías, esperanzas, largas charlas, viajes, un café, proyectos, etc. Para evitar olvidos nos diré nombres. Gracias por su tiempo y amistad.

ÍNDICE

Resumen 2

Abstract 4

I. Introducción 5

II. Antecedentes 8

- II.1. Embriología y taxonomía
- II.2. Ubicación taxonómica y distribución de la familia Lentibulariaceae.
- II.3. La familia Lentibulariaceae en México
- II.4. Estudios embriológicos en la familia Lentibulariaceae
- II.5. La familia Lentibulariaceae en el orden Lamiales

III. Objetivo 24

IV. Material y Métodos 25

- IV.1. Especies estudiadas y sitios de colecta
- IV.2. Colecta y fijación
- IV.3. Técnicas histológicas
- IV.4. Técnica de microscopía electrónica de barrido

V. Resultados 30

VI. Discusión 74

VII. Conclusiones 102

VIII. Anexos 104

IX. Literatura citada 119

RESUMEN

La información embriológica de la familia Lentibulariaceae se ha establecido de acuerdo con los resultados obtenidos en investigaciones realizadas principalmente en el género *Utricularia*. Los géneros *Pinguicula* y *Genlisea* han sido muy poco estudiados al respecto y la información es escasa. En esta investigación se llevó a cabo el estudio embriológico de *Pinguicula agnata*, subgénero *Isoloba*; *P. oblongiloba*, subgénero *Pinguicula* y *P. crenatiloba*, subgénero *Temnoceras* del género *Pinguicula*, desde botón floral hasta el establecimiento de la plántula. Los resultados indicaron que el desarrollo de la pared de la antera es de tipo dicotiledóneo, el endotecio presenta engrosamientos fibrosos, mientras que el tapete es de tipo secretor. La microsporogénesis es sucesiva con tétradas tetraédricas de microsporas. Los granos de polen maduros son bicelulares de tetracolporados a hexacolporados con la exina tectada perforada. Los óvulos son anátropos y tenuinucelados con un solo tegumento del cual se diferencia un tapete tegumentario. Al término de la meiosis se forman tétradas lineales de megasporas con la funcional en posición calazal, de esta se desarrolla un saco embrionario monospórico de tipo *Polygonum* con fecundación porógama. El desarrollo del endospermo es de tipo celular, durante el desarrollo de la semilla se diferencia un haustorio micropilar y un haustorio calazal. El cigoto es alargado y la primera división que sufre es transversal y desarrolla un suspensor. Las semillas endospérmicas muestran un embrión con 1 ó 2 cotiledones. La cubierta seminal se diferencia a partir de la epidermis externa del tegumento. Se observaron variaciones en la forma de la semilla así como en la ornamentación de la testa. Se disertó la pertinencia de los subgéneros *Isoloba*, *Pinguicula* y *Temnoceras* del género *Pinguicula* a partir de las estructuras y los procesos embriológicos. La consistencia observada en los

caracteres embriológicos y sus estados de carácter pone en duda la división de este género, así como las delimitaciones a nivel de secciones y subsecciones.

ABSTRACT

The embryological information of the family Lentibulariaceae is based mainly on studies done in the genus *Utricularia*, while genus *Pinguicula* and *Genlisea* have received little attention and the information are scanty. In this work the embryology of *Pinguicula agnata*, subgenus *Isoloba; P. oblongiloba*, subgenus *Pinguicula* y *P. crenatiloba*, subgenus *Temnoceras* of the genus *Pinguicula* was carried out in detail, from floral bud until establishment of new plant. The result show that the embryology for the genus *Pinguicula* is characterized by the development of the dicotyledoneous type of the anther wall layers; the endothecium with fibrous thickenings; the secretory tapetum; the simultaneous microsporogenesis; the tetrahedral microspore tetrads; the 2-nucleate mature pollen grains, the tetra- to hexacolporate pollen grain with tectate perforate exine; the anatropous, unitegmic and tenuinucellate ovules, the presence of integumentary tapetum; the linear megaspore tetrads; the functional chalazal megaspore, the development of *Polygonu*m type female gametophyte; the porogamous fertilization, the endosperm cellular type development; the presence of micropylar and chalazal haustoria; the elongate zygote and a first transversal or oblique division, the presence of a suspensor cells, the 1 or 2 cotyledons mature embryo; the persist endosperm in the mature seeds; the seed coat formed by the outer epidermis of the integument; the testa with differences in shape, size and pattern of arrangement of epidermal cells. Considering the embryological features and embryologic process, a discerning about the pertinence of subgenus *Isoloba*, *Pinguicula* and *Temnoceras* was done. The homogeneity of the embryological characters and it characters states refused the current classification into the three subgenera, as well as, the sections and subsections.

I. INTRODUCCIÓN

La familia Lentibulariaceae pertenece al orden Lami ales, está integrada por los géneros *Pinguicula, Utricularia* y *Genlisea.* Son pequeñas plantas insectívoras, herbáceas anuales o perennes que habitan ambientes húmedos o acuáticos. Las hojas presentan modificaciones y estructuras que les permiten atraer, atrapar y digerir pequeños insectos, ácaros, crustáceos y otros microorganismos (Juniper *et al.*, 1989; Taylor, 1989).

En México la familia está representada por 19 especies de *Utricularia* (Olvera, 1996, 1997), aproximadamente 44 especies de *Pinguicula* (Zamudio, 2000) y una sola especie de *Genlisea* (Olvera y Martínez, 2002). Con base en las características morfológicas de la corola de la flor, el género *Pinguicula* fue dividido en los subgéneros: *Isoloba, Pinguicula* y *Temnoceras* (Casper, 1966). Los tres subgéneros están bien representados en México, país que contiene cerca del 50% de las especies conocidas a nivel mundial, de las cuales cerca del 90% son endémicas al territorio nacional por lo que es considerado su centro de diversificación más importante de este género a nivel mundial (Zamudio, 1990, 2000, 2001).

A pesar de la existencia de los trabajos monográficos de *Utricularia* (Taylor, 1989) y de *Pinguicula* (Casper, 1966), el interés de los botánicos por esta familia, es relativamente reciente, por lo que, el conocimiento de su biología permanece incompleto. Se han registrado problemas taxonómicos, como el hecho de que las características morfológicas de *P. emarginata* Zamudio et Rzedowski (Zamudio y Rzedowski, 1986), *P. gracilis* Zamudio (Zamudio, 1988) y *P. immaculata* Zamudio et Lux (Zamudio y Lux, 1992) no coinciden con ninguna de las secciones propuesta por Casper (1966) para el

Temnoceras, y su posición no es clara. Por otro lado, algunos de los ejemplares de los herbarios europeos que se consideraron erróneamente como nuevas especies, han quedado invalidadas después de estudios intensivos y extensivos (Zamudio, 2000, 2001). Por último, se debe mencionar que la información es escasa en temas como la biología de la polinización, el desarrollo floral, la genética, la biología molecular y la embriología.

En México las investigaciones sobre el género *Pinguicula* se han centrado principalmente en estudios taxonómicos (Zamudio, 2000, 2001) y palinológicos (Zamudio y Ludlow-Wiechers, 1993). Otras investigaciones están relacionadas con el estudio ecológico del hábito carnívoro (Alcalá, 2003; Alcalá y Domínguez, 2003), la caracterización morfológica y molecular de posibles híbridos (S. Vázquez, com. per) y la características morfológicas de las semillas (S. Zamudio, com. per). Por otra parte, se ha incrementado el interés por promover especies de este género como plantas de ornato; debido a su rápida y fácil propagación vegetativa a través del corte de hoja y su adaptación a crecer en la sombra (Zamudio, 1995, 2003; A. Ibarra com. per.). A pesar de su fácil propagación, el interés de los horticultores y aficionados por estas plantas para fines ornamentales representa un inminente riesgo para su existencia en el medio silvestre si se realizan colectas intensivas de poblaciones silvestres, sobre todo de las especies endémicas (Zamudio, 2000).

A nivel mundial, los caracteres embriológicos de la familia Lentibulariaceae se conocen por los estudios realizados en aproximadamente el 10% de las especies de *Utricularia.* En cambio, los géneros *Genlisea* y *Pinguicula* han sido poco estudiados y con frecuencia la información disponible está incompleta (Davis, 1966; Johri *et al.*, 1992). Los únicos trabajos con alguna información embriológica que se conocen para *Genlisea* corresponden a los realizados por Merl (1915), Fromm-Trinta (1979, 1981), Taylor (1991) y

Berger (1998 trabajo inédito). La limitada información embriológica existente para *Pinguicula* se ha obtenido principalmente del estudio de las estructuras reproductoras femeninas de las especies europeas *Pinguicula vulgaris* L, *P. alpina* L. y *P. leptoceras* Reichenbach, (Wydler, 1857; Dickson, 1869; Stolt, 1936; Crété, 1956a, 1956b; Haccius y Hartl-Baude, 1956; Kopczynska, 1964; Ibannain y Vallade, 1989). En las especies del continente americano, esta información es aún más limitada (Casper, 1966; Zamudio y Ludlow-Wiechers, 1993, Zamudio, 2001). No existen estudios embriológicos completos que muestren los caracteres embriológicos y sus estados de carácter el género *Pinguicula*.

En la presente investigación se abordó el estudio embriológico comparativo de los subgéneros *Isoloba* (especie: *P. agnata* Casper), *Pinguicula* (especie: *P. oblongiloba* DC) y *Temnoceras* (especie: *P. crenatiloba* DC), que se establecen en México. Se caracterizó embriológicamente al género *Pinguicula*, y desde este punto de vista, se discuten las relaciones entre los subgéneros de *Pinguicula* y los géneros restantes de Lentibulariaceae. Por otro lado, se discuten las relaciones con familias afines del orden Lamiales.

II. ANTECEDENTES

II.1 EMBRIOLOGÍA Y TAXONOMÍA.

La embriología estudia en sentido amplio, el desarrollo y organización de las unidades reproductivas masculinas y femeninas, los procesos de esporogénesis y gametogénesis que suceden en estas unidades, los eventos de la prefertilización, fertilización, embriogénesis cigótica y somática y el desarrollo del endospermo (Maheshwari, 1950; Davis, 1966; Bhojwani y Bhatnagar, 1981; Tobe, 1989; Raghavan, 1997). Los caracteres embriológicos han sido de considerable utilidad en la determinación de afinidades taxonómicas y en ocasiones dan nuevas ideas sobre éstas (Bhojwani y Bhatnagar, 1981; Stuessy, 1990)

La información embriológica de las Angiospermas se haya recopilada en las publicaciones de Maheshwari (1950), Davis (1966), Palser (1975), Bhojwani y Bhatnagar (1981), Herr (1984), Nagendran y Dinesh (1989), Tobe (1989), Stuessy (1990) y Johri *et al.* (1992) y Raghavan (1997). En estos escritos los autores definen a las estructuras asociadas con los procesos embriológicos y los caracteres que de éstos derivan. Coinciden en señalar que la importancia y utilidad de estos caracteres está en función del grupo en estudio y de su nivel jerárquico. Destaca la investigación de Tobe (1989) quien propone una lista de aproximadamente cincuenta caracteres embriológicos de importancia taxonómica y enfatiza la necesidad de definir los estados de carácter para cada uno de éstos. Señala que los caracteres que se consideran consistentes en una familia pueden no serlo en otra, aun perteneciendo al mismo orden. En otros casos, los caracteres pueden ser muy diversos a nivel de familia, pero consistentes a niveles jerárquicos inferiores como:

subfamilia, tribu o género. De acuerdo con Herr (1984) dos taxa pueden ser considerados estrechamente relacionados si comparten un gran número de características embriológicas expresadas de manera similar, especialmente si estas características se correlacionan con otros caracteres.

II. 2. UBICACIÓN TAXONÓMICA Y DISTRIBUCIÓN DE LA FAMILIA LENTIBULARIACEAE.

La familia Lentibulariaceae pertenece al orden Lamiales (Olmstead *et al.*, 1993; Cosner *et al.*, 1994; Williams *et al.*, 1994; Hedrén *et al.*, 1995). Este orden comprende alrededor de 24 familias con aproximadamente 18000 especies (Müller *et al.*, 2001; Judd *et al.*, 2002). La familia Lentibulariaceae comprende a los géneros *Pinguicula*, *Utricularia y Genlisea* y más de 300 especies, tiene una distribución casi cosmopolita. Son plantas carnívoras, herbáceas anuales o perennes, de hábitos terrestres, acuáticos o epífitos (Gibson, 1974; Taylor, 1977, 1989; Juniper *et al.*, 1989; Zamudio y Ludlow-Wiecher, 1993; Alcalá y Domínguez, 2003). Sus miembros crecen tanto en las regiones templadas y tropicales, como en el círculo polar ártico (Gibson, 1974; Fromm-Trinta, 1979, 1981; Juniper *et al.*, 1989; Taylor, 1989; Karlsson *et al.*, 1991; Zamudio y Ludlow-Wiecher, 1993).

El género *Pinguicula* cuenta con aproximadamente 84 especies ubicadas en los subgéneros *Isoloba*, *Pinguicula* y *Temnoceras* distribuidas en las regiones templadas del Hemisferio Norte (excepto el occidente de Estados Unidos y el Centro de Asia), en el sureste de Estados Unidos, México, Centroamérica, las Antillas Mayores, así como en el norte de los Andes, Chile y Tierra de Fuego (Casper, 1966; Zamudio, 1995; Zamudio y Ludlow-Wiecher, 1993, Zamudio, 2000, 2001).

El género *Utricularia* cuenta con aproximadamente 214 especies distribuidas en los subgéneros *Polypompholyx* y *Utricularia*. El primero tiene dos secciones con tres especies y el último 33 secciones con 211 especies (Taylor, 1989). La distribución de las especies es cosmopolita, la mayoría se localizan en las regiones tropicales y subtropicales siendo raras en las regiones árticas, y ausentes en las islas oceánicas y regiones áridas. (Taylor, 1989; Karlsson *et al.*, 1991; Olvera, 1996, 1997).

El género *Genlisea* es el más pequeño en cuanto al número de especies y el menos conocido, cuenta con 21 especies ubicadas en los subgéneros *Tayloria* y *Genlisea* (Claudi-Magnussen, 1982) Las especies de este género se distribuyen en Centro y Sudamérica, Cuba, África tropical y Madagascar (Fromm-Trinta, 1979, 1981; Taylor, 1991; Paiva y Velayos, 2001).

II. 3 LA FAMILIA LENTIBULARIACEAE EN MÉXICO.

En la flora de México la familia Lentibulariaceae está representada por especies de los tres géneros. Casper (1966) reconoció trece especies de *Pinguicula* para México y Centroamérica, sin embargo, durante los últimos años el número de especies conocidas para el país ha aumentado hasta llegar a 44, las cuales representan más de la mitad de las registradas para el mundo (Zamudio, 1990, 2000, 2001). Crecen principalmente en las regiones montañosas del país, en lugares húmedos, sobre peñas o laderas muy inclinadas de los bosques mesófilos de montaña, de *Pinus*, del bosque mixto de *Pinus-Quercus*, o con menor frecuencia en el bosque tropical caducifolio o en matorrales xerófilos, sin que se conozca su presencia en los bosques tropicales húmedos. La mayoría son de distribución muy restringida y no existen en la Península de Baja California, ni en los desiertos

Sonorense y Chihuahuense. Están ausentes también en las planicies costeras del Istmo de Tehuantepec y en la Península de Yucatán (Zamudio, 1993; Zamudio y Ludlow-Wiecher, 1993).

Los sustratos que ocupan las especies de este género son principalmente calcáreos y yesosos, su presencia en rocas ígneas es menos frecuente. Crecen en un intervalo altitudinal de 450 a 3000 m s.n.m., aunque la mayoría de las especies se encuentran por arriba de los 2000 m s.n.m. (Zamudio, 2000).

Las 44 especies de *Pinguicula* conocidas para México y Centroamérica se sitúan en los subgéneros *Isoloba, Pinguicula* y *Temnoceras* (Casper, 1966; Zamudio, 1999, 2000):

Subgénero *Isoloba*. Se caracterizan por tener la corola dividida en cinco lóbulos iguales o casi iguales, enteros, profundamente divididos o emarginados, el tubo de la corola es cilíndrico, con o sin paladar, el espolón es igual o más corto que el tubo de la corola. El subgénero está dividido en 5 secciones: *Cardiophyllum, Discoradix Isoloba, Agnata Heterophylla* de las cuales 3 se encuentran en México. La sección *Isoloba* con 3 especies y las secciones endémicas *Agnata* y *Heterophylla* con 2 y 7 especies respectivamente (Cuadro 1).

Cuadro 1. Especies del subgénero *Isoloba* conocidas para México (Zamudio, 2000).

SUBGÉNERO	SECCIÓN	ESPECIES	DISTRIBUCIÓN DE LA SECCIÓN EN MÉXICO
Isoloba	*Isoloba*	*P. lilacina* Schl. et Cham *P. takakii* Zamudio et Rzedowski *P. sharpii* Casper et Kondo	Chiapas, Jalisco, Michoacán, Oaxaca, Querétaro, San Luis Potosí, Tamaulipas, y Veracruz.
	Agnata	*P. agnata* Casper *P. gigantea* Lhurs	Guanajuato, Hidalgo, Oaxaca Querétaro, San Luis Potosí y Tamaulipas

SUBGÉNERO	SECCIÓN	ESPECIES	DISTRIBUCIÓN DE LA SECCIÓN EN MÉXICO
Isoloba	*Heterophyllum*	*P. acuminata* Benth *P. heterophylla* Benth *P. imitatrix* Casper *P. kondoi* Casper *P. mirandae* Zamudio *P. parvifolia* Robinson *P. rotundiflora* Studnicka	Chiapas, Distrito Federal, Durango, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Morelos Nuevo León, Oaxaca, Querétaro, San Luis Potosí Tamaulipas.

Subgénero *Pinguicula*. Se caracteriza por tener una corola claramente bilabiada, el labio superior es más corto que el inferior, los lóbulos son enteros, y rara vez alguno de ellos es emarginado, de coloración purpúrea, morada, roja o blanca, el tubo de la corola es claramente infundibuliforme de longitud variable, sin paladar, el espolón es igual o más largo que el tubo de la corola. Está dividido en 5 secciones, de las cuales 4 se encuentran en México: sección *Orcheosanthus* con 13 especies, *Longitubus* con 5 especies, *Pinguicula* con 2 especies y *Homophyllum* con 1 especie (Cuadro 2).

Cuadro 2. Especies del subgénero *Pinguicula* conocidas para México (Zamudio, 2000).

SUBGÉNERO	SECCIÓN	ESPECIES	DISTRIBUCIÓN DE LA SECCIÓN EN MÉXICO
Pinguicula	*Orcheosanthus*	*P. colimensis* McVaugt et Mickel *P. cyclosecta* Casper *P. ehlersiae* Speta et Funchs *P. elizabethiae* Zamudio *P. esseriana* Kirchner *P. gypsicola* Brandegee *P. macrophylla* HBK. *P. mesophytica* Zamudio *P. moctezumae* Zamudio et R.Z. Ortega *P. moranenesis* HBK. *P. oblongiloba* DC. *P. orchidioides* DC: *P. zecherii* Speta et Funchs	Aguascalientes, Chihuahua Colima, Durango, Edo. de México, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Nuevo León Oaxaca, Querétaro, San Luis Potosí, Tamaulipas, Sinaloa, Sonora y Zacatecas.
	Homophyllum	*P. greenwoodii* Check	Oaxaca

SUBGÉNERO	SECCIÓN	ESPECIES	DISTRIBUCIÓN DE LA SECCIÓN EN MÉXICO
Pinguicula	*Pinguicula*	*P. debbertiana* Speta et Fuchs *P. laxifolia* Luhrs	San Luis Potosí, Tamaulipas
	Longitubus	*P. crassifolia* Zamudio *P. hemiepiphytica* Zamudio et Rzedowski *P. laueana* Speta et Fuchs *P. utricularioides* Zamudio et Rzedowski *P. calderoniae* Zamudio	Hidalgo, Oaxaca, Querétaro y San Luis Potosí

Subgénero *Temnoceras*. Se caracteriza por tener la corola bilabiada con los labios desiguales, en general el labio superior es más corto que el labio inferior, los lóbulos son marcadamente partidos (crenados, dentados o emarginados), el lóbulo medio del labio inferior generalmente es más grande que los laterales, el tubo de la corola es ampliamente cónico-cilíndrico, igual o más corto que el tubo, con paladar, pelos ordenados en tres líneas, el espolón es cónico-sacado o rara vez cónico-cilíndrico. Se divide en 3 secciones *Temnoceras, Ampullipalatum* y *Micranthus*, de las cuales *Temnoceras* está en México con cinco especies endémicas (Cuadro 3).

Cuadro 3. Especies del subgénero *Temnoceras* conocidas para México (Zamudio, 2000).

SUBGENERO	SECCIÓN	ESPECIES	DISTRIBUCIÓN DE LA SECCIÓN EN MÉXICO
Temnoceras	*Temnoceras*	*P. clivorum* Standl. et Steyerm *P. crenatiloba* DC *P. emarginata* Zamudio et Rzedowski *P. gracilis* Zamudio *P. immaculata* Zamudio et Lux	Chiapas, Edo. de México, Guerrero, Jalisco, Michoacán, Nayarit, Nuevo León Oaxaca, Sinaloa, Sonora, y Tamaulipas.

Por otra parte, como resultado de la revisión del género *Utricularia* para la República Mexicana, se reconocen 19 especies de las cuales *U. hintonii* P. Taylor, *U. perversa* P. Taylor y *U. petersoniae* P. Taylor son endémicas en México (Olvera, 1996, 1997). Las especies de este género en el país se les localizan en altitudes que van desde el nivel del mar hasta 3100 m s.n.m. Crecen en los bosques mesófilos de montaña, de *Pinus*, bosques mixtos de *Pinus-Quercus* y selvas bajas inundables en lugares saturados de humedad, en bordes de pequeños riachuelos, cañadas, pantanos, lagunas, charcas someras a profundas o escurrideros de agua. Algunas están restringidas a las planicies costeras del Pacífico y del Golfo de México (Cuadro 4).

Cuadro 4. Especies de *Utricularia* subgénero *Utricularia* registrados para México (Olvera, 1996, 1997)

ESPECIE	DISTRIBUCIÓN EN MÉXICO
U. amethystina Salzm.ex A.St.-Hil. et Girard	Chiapas, Edo. de México, Guerrero y Veracruz.
U. erectiflora A.St.-Hil. et Girard	Chiapas
U. foliosa L.	Campeche, Chiapas, Guerrero, Jalisco, Oaxaca, Quintan Roo, Tabasco, Tamaulipas y Veracruz.
U. gibba L	Campeche, Chiapas, Coahuila, Distrito Federal, Durando, Edo. de México, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Puebla, Quintana Roo, San Luis Potosí, Tabasco, Tamaulipas, Veracruz, Yucatán y Zacatecas.
U. hintonii P. Taylor	Edo. de México
U. hispida Lam.	Chiapas, Tabasco y Veracruz.
U. hydrocarpa Vahl.	Tabasco
U. jamesoniana Oliv.	Chiapas
U. juncea Vahl.	Chiapas, Tabasco y Veracruz.
U. livida E. Mey.	Chiapas, Chihuahua, Distrito Federal, Durango, Edo. de México, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nayarit, Puebla, Oaxaca, San Luis Potosí, Sonora, Tlaxcala, Veracruz y Zacatecas.

ESPECIE	DISTRIBUCIÓN EN MÉXICO
U. macrorhiza Leconte	Baja California Sur, Coahuila, Distrito Federal, Edo. de México, Michoacán y Puebla.
U. perversa P. Taylor	Chihuahua, Guanajuato e Hidalgo
U. petersoniae P. Taylor	Guerrero
U. purpurea Walter	Quintana Roo y Tabasco.
U. pusilla Vahl.	Chiapas, Guerrero, Jalisco, Nayarit y Veracruz.
U. radiata Small	Tabasco
U. resupinata B.D. Greene ex Bigelow	Tabasco
U. simulans Pilg., Notizbl. Königl.	Chiapas
U. subulata L.	Chiapas, Edo. de México, Hidalgo, Jalisco, Nayarit y Tabasco.

Finalmente, el género *Genlisea* está representado por *Genlisea filiformis* A.St.-Hil. et Girard que hasta hace poco se le conocía de Centroamérica desde Belice hasta Colombia. Su descubrimiento en México amplia su distribución. Fue colectada en el municipio de Ocosingo, Chiapas en un claro de sabana rodeado por selva baja subcaducifolia donde predominan *Metopium brownei* y *Guettarda combsii* (Cuadro 5)(Olvera y Martínez, 2002).

Cuadro 5. Distribución de *Genlisea* en México (Olvera y Martínez, 2002).

ESPECIE	DISTRIBUCIÓN EN MÉXICO
Genlisea filiformis A.St.-Hil. et Girard	Chiapas

II. 4. ESTUDIOS EMBRIOLÓGICOS EN LA FAMILIA LENTIBULARIACEAE.

Los estudios sobre el hábito carnívoro y sobre la biología de Lentibulariacae tienen su origen en la publicación de las investigaciones de Charles Darwin sobre las plantas carnívoras en 1875.

La familia como un todo, es interesante, los géneros que la conforman muestran características peculiares y variadas en el desarrollo del saco embrionario, el embrión y el endospermo a partir de sus haustorios. El primer trabajo en este campo de la investigación fue el de Kamienski (1877 citado en Kausik, 1938), quien estudio la ontogenia de las trampas y las primeras divisiones celulares del embrión en *Utricularia vulgaris*. La siguiente contribución fue hecha por Merz (1897 citado en Kausik, 1938), quien realizó un estudio comparativo sobre el desarrollo del saco embrionario y el embrión en diferentes especies de *Utricularia* y *Pinguicula vulgaris*. Este autor puso especial atención en la naturaleza del haustorio en relación con el tejido nutritivo.

II.4.1. Estudios embriológicos en el género *Pinguicula*

La información embriológica que presenta Casper (1966) en la monografía del género *Pinguicula,* está basada en los resultados de las investigaciones de Wydler (1857), Dickson (1869), Stolt (1936), Crété (1956a, 1956b), Haccius y Hartl-Baude (1956), así como de sus propias observaciones en *Pinguicula. vulgaris*, *P. alpina*, *P. leptoceras*, *P. crenatiloba*, *P. moranensis* y *P. gypsicola.*

La ontogenia de las estructuras reproductoras masculinas del género *Pinguicula* es poco conocida (Davis. 1966; Johri *et al.*, 1992). En las flores maduras se han observado

estaminodios o más de los dos estambres (Wydler, 1857; Dickson 1869; Barnhart, 1916; Casper, 1966. Los estudios sobre la morfología del gametofito masculino mostraron que estos son suboblados a subprolados, oblado esferoidal a suboblado, prolado esferoidal o esferoidales, muestran de 3 a 8 aberturas y pueden se colporados o colporoidados de ectoaberturas largas con membranas lisas y endoaberturas variables. La exina es tectada perforada, tectada verrugada, semitectada, reticulada, ligeramente reticulada o rara vez puntitegilada (Erdtman, 1952; Sohma, 1975b; Zamudio y Ludlow-Wiechers, 1993; Moore *et al.*, 1991; Berger, 1998, trabajo inédito; Zamudio, 2001). Los granos de polen se dispersan con dos células (Casper, 1966).

El conocimiento sobre la embriología de las estructuras reproductoras femeninas en este mismo género también es limitado, las investigaciones desde este punto de vista se han realizado principalmente en las especies europeas *Pinguicula vulgaris*. *P. alpina* y *P. leptoceras* (Johri *et al.*, 1992). En *P. vulgaris* el ovario es súpero, globoso, bicarpelar y unilocular con un corto estilo y estigma bilabiado (Casper, 1966; Wydler, 1857; Kopczynska, 1964). En esta misma especie se ha observó que el óvulo es anátropo, unitégmico y tenuinuceldo. Se forman tétradas lineales de megasporas con la megaspora funcional en posición calazal (Kopczynska, 1964; Casper, 1966).

El endospermo es de tipo celular con haustorios en la calaza y/o micrópilo se ha observado en *P. vulgaris* (Stolt, 1936; Kopczynska,1964; Casper, 1966), *P. alpina* (Crété, 1956b; Casper, 1966), *P. leptoceras*, *P. crenatiloba*, *P. moranensis* y *P. gypsicola* (Casper, 1966).

De acuerdo con los resultados de Casper (1966) y Zamudio (2001) las semillas son pequeñas y cilíndricas con la testa generalmente reticulada. Estudios anatómicos de las semillas mostraron que la testa es uniestratificada y los embriones pueden presentar uno o

dos cotiledones (Stolt, 1936; Crété, 1956a; Haccius y Hartl-Baude, 1956 Kopczynska, 1964 Ibannain y Vallade, 1989; Degtjareva *et al.*, 2004).

II.4.2. Estudios embriológicos en el género *Utricularia*.

El género *Utricularia* ha sido objeto de repetidas y variadas investigaciones morfológicas, taxonómicas, fisiológicas y embriológicas (Davis, 1966; Khan, 1970; Nagendran y Dinesh, 1989; Johri *et al.*, 1992; Taylor, 1989).

Desde las investigaciones de Merz (1897 citado en Kausik, 1938) hasta la fecha han sido numerosas las especies que se han estudiado desde el punto de vista embriológico. En dichas investigaciones se ha estudiado también la morfología de las flores, y estas son zigomorficas y espolonadas con el cáliz y la corola bilabiados, el labio inferior generalmente presenta un paladar (Compton, 1909; Kausik y Raju, 1955; Farooq, 1964a, 1965a, 1965b, 1966; Farooq y Siddiqui,1964, 1967; Shivaramiah, 1964a; Farooq y Bilquis, 1966; Siddiqui, 1978b; Subramanyan y Narayana, 1969, 1978; Narayana y Satyavathi, 1988).

En este género se presentan otros tipos de desarrollo de la pared de la antera, además del dicotiledóneo, así como alteraciones en el número de estratos en las capas de la pared de la antera, dando especial atención al tipo de tapete y su origen (Kausik, 1938; Khan, 1954; Kausik y Raju, 1955; Farooq y Siddiqui, 1964, 1967; Shivaramiah, 1964a, 1964b, 1967; Begun, 1965; Farooq, 1965a, 1965b, 1966; Farooq y Bilquis, 1966; Siddiqui, 1978a, 1978c).

La microsporogenesis en *Utricularia* puede ser simultánea o sucesiva, en ambos casos, sincrónica o no, y muestra una amplia variedad en los tipos de tétrada (Khan, 1954; Shivaramiah, 1964a, 1964b, 1967; Begun, 1965; Farooq y Siddiqui, 1964, 1967; Farooq,

1965a, 1965b, 1966; Farooq y Bilquis, 1966 Siddiqui, 1968,1978a, 1978c). Los granos de polen maduros se han descritos como oblados, prolados, subprolados, suboblados, esféricos con exina tectada lisa o tectada reticulada, semireticulada y equinada. El número de aberturas va desde rara vez 3-4 a 28 y generalmente son colporados. Se han observado aberraciones en la forma y número de células en los granos de polen, en este último caso, se mencionan más de tres células. Algunos autores han indicado que existe una relación entre la morfología de los granos de polen con el hábitat o la morfología vegetativa (Kausik, 1938; Erdtman, 1952; Khan, 1954; Faegri e Iversen, 1964; Shivaramiah, 1964a, 1964b, 1967; Begum (1965; Farooq, 1965a; Thanikaimoni, 1966; Huynh, 1968; Casper y Manitz, 1975; Sohma, 1975a, 1975b; Siddiqui, 1978a; Taylor, 1989; Berger, 1998 trabajo inédito y Lobreau-Callen *et al.*, 1999).

Los caracteres embriológicos y sus estados de carácter de las estructuras reproductoras femeninas se han estudiado ampliamente en *Utricularia*. El gineceo es bicarpelar y unilocular con placentación libre central con numerosos óvulos. El estilo es corto y hueco y el estigma es bilabiados, los labios generalmente son diferentes en tamaño y función, aunque se han mencionado variaciones de éstos (Khan, 1954; Slinger, 1954; Kausik y Raju, 1955; Farooq, 1964a, 1965a, 1965b, 1966; Farooq y Siddiqui, 1964, 1967; Shivaramiah, 1964a, 1964b, 1967; Farooq y Bilquis, 1966; Subramanyam y Narayana, 1969, 1978; Narayana y Satyavathi, 1988).

El género *Utricularia* se caracteriza por presentar óvulos anátropos, unitégmicos y tenuinucelados. Otros tipos de óvulos, y formas intermedias de éstos se han observado en una misma especie. El saco embrionario es monospórico de tipo *Polygonum* con un número variable de células (Kausik, 1935, 1938; Khan, 1953, 1954; Kausik y Raju, 1955; Farooq, 1964a, 1965a, 1965b, 1966; Farooq y Siddiqui 1964, 1965, 1967; Begun, 1965;

Shivaramiah 1964a,1964b; Farooq y Bilquis 1966; Siddiqui, 1968, 1978a, 1978c). Durante los procesos de la megasporogénesis y megagametogénesis se diferencia más de una célula arquesporial. Tanto el tipo de tétrada de megasporas con el número de megasporas funcionales es variable en una misma especie (Khan 1953; Kausik y Raju, 1965; Shivaramiah, 1964b, Begun, 1965; Farooq, 1965a,1966; Farooq y Bilquis, 1966; Farooq y Siddiqui, 1967; Siddiqui, 1968, 1978b, 1978c; Shivaramiah *et al.*, 1975),

En *Utricularia* el desarrollo del endospermo es de tipo celular y se caracteriza por la diferenciación de un endospermo haustorial calazal y micropilar que invaden y consumen los tejidos adyacentes. El cigoto es tubular y en la madures el embrión es indiferenciado de forma elíptica, esférica o discoidal. En algunas especies la viviparidad es común (Compton 1909; Kausik, 1935, 1938; Khan, 1954; Kausik y Raju 1955, 1956; Farooq, 1964, 1965a, 1965b, 1966; Farooq y Bilquis 1966; Farooq y Siddiqui 1967; Shivaramiah 1967; Siddiqui, 1968, 1975, 1978a, 1979; Suddiqui y Farooq 1974; Shivaramiah *et al*, 1975).

Aunque diversos grupos de insectos actúan como polinizadores de las flores de *Utricularia*, se han observado granos de polen germinando en el interior de las anteras y otras especies se han descrito como cleistogamas (Kausik, 1935, 1938; Khan 1954; Slinger 1954; Kausik Raju 1955; Farooq 1964, 1965a, 1965b, Farooq y Bilquis 1966; Farooq y Siddiqui 1967; Shivaramiah 1967; Begun 1969; Kondo 1972; Shivaramiah *et al.*1975; Siddiqui 1978a, 1979), (Kausik y Raju, 1955).

Entre las especies de *Utricularia* la forma, el tamaño de las semillas, así como la ornamentación de la testa son variables y complejas, permiten diferenciar a las especies (Abraham y Subramanyam, 1965; Farooq, 1965a, 1965b, 1966; Farooq y Bilquis, 1966; Siddiqui, 1968, 1978; Kondo *et al*, 1978; Robins y Subramanyam, 1980; Taylor, 1989).

II.4.3. Estudios embriológicos en el género *Genlisea*.

De acuerdo con la información presentada por Davis (1966), Nagendran y Dinesh (1989) y Johri *et al.*, (1992) el género *Genlisea* es el menos estudiado desde el punto de vista embriológico. Hasta el momento no hay estudios completos sobre la morfología de los granos de polen de las especies de *Genlisea*, Las observaciones al respecto se hayan en los trabajos de Erdtman (1952), Fromm-Trinta (1979), Taylor (1989) y Berger (1998, trabajo inédito). Fromm-Trinta (1979) y Merl (1915) han estudiado en tipo de óvulo y el desarrollo del endospermo. Por otro lado, Taylor (1991) señaló que las flores parecen estar bien adaptadas a la polinización por insectos pero es probable que presenten autopolinización.

II.5. LA FAMILIA LENTIBULARIACEAE EN EL ORDEN LAMIALES

Las Lamiales pertenecen al clado asteride como lo indican las secuencias de ADN, las corolas simpétalas, los óvulos con un solo tegumento y el megasporangio con paredes muy finas (http//www.mobot.org/MOBOT/Research).

Las Lamiales consisten de 24 familias y 17,800 especies. Las familias más diversas en cuanto al número de especie son Avicenniaceae, Oleaceae, Buddlejaceae, Bignoniaceae, Myoporaceae, Scrophulariaceae, Orobanchaceae, Plantaginaceae, Gesneriaceae, Lentibulariaceae, Acanthaceae, Verbenaceae y Lamiaceae (Olmstead *et al.*, 1993; Cosner *et al.*, 1994; Williams *et al.*, 1994; Hedrén *et al.*, 1995).

El orden Lamiales es claramente monofilético e incluye familias parásitas e insectívoras. El orden se caracteriza por la presencia de tricomas glandulares, oligosacáridos que reemplazan al almidón como producto de reserva, la producción frecuente de 6-oxi-flavonas, las inclusiones de proteínas en los núcleos de las células del

mesófilo de la hoja, la presencia de tejido parenquimatoso el cual se extiende desde el conectivo de la antera hacia los lóbulos, a menudo se observan estomas diacíticos. También muestran un embrión con desarrollo generalmente Onagrado, y el endospermo con un haustorio micropilar muy conspicuo (Judd *et al.*, 2002).

En el orden Lamiales, las familias Oleaceae, Tetrachondraceae y Plocospermataceae probablemente son probablemente basales debido a que presentan generalmente flores actinomorfas con solo dos estambres, mientras que las familias Gesneriaceae y Verbenaceae muestran francamente 4 estambres, dos largos y dos cortos (Judd *et. al.*, 2002). En el resto del orden, las familias tienen flores zigomorfas bilateralmente simétricas con un patrón de 2 + 3, esto es, con dos pétalos superiores y tres inferiores formando una corola con dos lóbulos opuestos (bilabiado). El orden Lamiales también se caracteriza por presentar tricomas glandulares, estomas anomociticos y hojas opuestas. También muestran un endospermo con haustorios en la región micropilar. El fruto en todas las familias es una cápsula (http//www.mobot.org/MOBOT/Research).

La familia Lentibulariaceae pertenece al grupo de las plantas carnívoras. Debido al hábito carnívoro esta familia ha llamado la atención de los botánicos, horticultores y aficionados a las plantas exóticas. La condición de la carnivoría permite que estas plantas obtengan nutrimentos a partir de la asimilación de pequeñas presas (Juniper *et al.*, 1992)

En las angiospermas la carnivoría ha evolucionado en diferentes grupos: en las Poales (*Brocchinia* y *Catopsis*), Oxalidales (*Cephalotus*), Caryophyllales (*Dionea*, *Drosera* y *Nepenthes*), Ericales (*Sarracenia* y *Darlingtonia*) y Lamiales (*Pinguicula*, *Utricularia* y *Genlisea*) (Albert *et al.*, 1992; Müller *et al.*, 2003).

Dentro de las Lamiales, la familia australiana Byblidaceae (*Byblis*) y la familia americana Martynaceae (*Ibicella* y *Proboscidea)*, muestran atributos propios de las

especies carnívoras como son la presencia de tricomas glandulares para atraer y atrapar presas, pero carecen de tricomas productores de enzimas digestivas, por lo que son llamadas proto-carnivoras. Esto sugiere que la carnivoría y sus estados preliminares (proto-carnivoras), evolucionaron independientemente más de una vez en el orden Lamiales (Albert *et al.*, 1992; Müller *et al.*, 2003)

Con base en los análisis moleculares recientes sobre la evolución de la carnivoría se ha establecido que las Lentibulariaceae (con los géneros *Pinguicula, Utricularia* y *Genlisea*), es un grupo monofilético, siendo *Pinguicula* el grupo hermano del clado formado por *Utricularia* y *Genlisea* (Jobson y Albert, 2002; Jobson *et al.*, 2003; Müller *et al.*, 2004). Los géneros *Utricularia* y *Genlisea* muestran una amplia diversidad en la forma de las hojas, tallos y trampas y carecen del sistema radicular (Juniper *et al.*, 1989; Taylor, 1989). En estos géneros las trampas son órganos extremadamente complejos dentro del reino vegetal (Juniper *et al.*, 1989) y han perdido el típico cuerpo vegetativo de una angiosperma el cual consiste de raíz, tallo o rizoma y hojas (Jobson y Albert, 2002). En el caso particular de *Utricularia,* la amplia variación en la forma y estructura de las trampas le ha permitido tener éxito en la ocupación de ambientes inhabitables para otras angiospermas. Estas trampas les permiten la captura de presas de la meiofauna (organismos altamente especializados que viven entre los granos de arena de las costas o riveras) de ambientes acuáticos y terrestres (Juniper *et al.*, 1989; Jobson y Albert, 2002; http//www.awi_bremerhaven.de/Benthic/coastalEco/population_ecology/PE_meiofauna1.html). En contraste en *Genlisea* las trampas en forma de sacacorchos parecen estar muy especializadas a la captura de microfauna (Taylor, 1989; Jobson y Albert, 2002).

III. OBJETIVO

Caracterizar embriológicamente al género *Pinguicula* a partir del estudio detallado de una especie representativa de los subgéneros *Isoloba*, *Pinguicula* y *Temnoceras* y establecer la variación embriológica que éstos presentan dentro de la familia Lentibulariaceae y en el orden Lamiales.

IV. MATERIAL Y MÉTODOS

IV.1. ESPECIES ESTUDIADAS Y SITIOS DE COLECTA

Para la realización de este trabajo se selecciono una especie representativa de cada subgénero del género *Pinguicula* y son las siguientes:

1) *Pinguicula agnata* Casper (subgénero *Isoloba*), una especie perenne y heterófila. La floración y fructificación se presenta de septiembre a noviembre. Las plantas crecen sobre rocas sedimentarias, calcáreas o lutitas. Las poblaciones colectadas se ubican en el arroyo Tolimán, municipio de Zimapán, Hidalgo (20° 49. 344' N; 99°26. 225' W) a 1150 m s.n.m. y en la cañada de La Culebra, municipio de Cadereyta, Querétaro (20° 56'18'' N; 99° 40'38'' W) a 1800 m s.n.m. La vegetación de estos sitios corresponde a un matorral desértico con elementos de bosque tropical caducifolio (Rzedowski, 1978).

   Colectas: S. Zamudio y E. Pérez-Calix 9517 y 9771.

2)*Pinguicula oblongiloba* DC (subgénero *Pinguicula*), es una especie perenne y heterófila que produce dos tipos de roseta y dos tipo de hoja durante un ciclo anual. La floración y fructificación se presentan de mayo a agosto. Las plantas crecen en suelos arcillosos rojizos o café-rojizos, derivados de rocas ígneas extrusivas. Los ejemplares se colectaron en la ladera noroeste del Cerro Blanco, municipio de Pátzcuaro, Michoacán (19°31'57''N, 101°36' 03''W) a 2150-2200 m s.n.m. Esta es un área perturbada y erosionada con remanentes de la vegetación original formada por un bosque de pino-encino (Rzedowski, 1978).

   Colectas: S. Zamudio 9520, 9522, 9517 y 9817.

3) *Pinguicula crenatiloba* DC (subgénero *Temnoceras*), es una especie anual y homófila. Las flores y frutos aparecen de agosto a diciembre. Las plantas crecen en suelos arcillosos rojizos o café-rojizos, derivados de rocas ígneas extrusivas. Se colectaron en la loma de Santa María, al sur de Morelia, Michoacán (19 °41'N, 101°11.3' W) a 2300 m s.n.m., y en la ladera noroeste del Cerro Blanco municipio de Pátzcuaro, Michoacán (19°31'57''N, 101°36' 03''W) a 2150-2200 m s.n.m., sobre musgo en sitios abiertos del bosque de pino-encino (Rzedowski, 1978).

Colectas: S. Zamudio 9564, 10151 y S. Zamudio y E. Pérez 9246.

Se hicieron visitas periódicas a las poblaciones de cada una de las especies durante las épocas de floración y fructificación, con el propósito de colectar material en las diferentes etapas del desarrollo. En cada caso los ejemplares de respaldo se depositaron en el herbario del Instituto de Ecología A.C., Centro Regional del Bajío (IEB)

En cada una de las especies seleccionadas se estudió:

a) la morfología y anatomía de los verticilos sexuales

b) los procesos embriológicos del androceo para determinar el tipo de desarrollo de la pared de la antera, la microsporogénesis y la microgametogénesis

c) los procesos embriológico del gineceo para determinar el tipo de megasporogénesis, megagametogénesis y el tipo de óvulo

d) el tipo de fecundación

e) el desarrollo del embrión y el endospermo y la aplicación de pruebas histoquímicas cualitativas para determinar los materiales de reserva en la semilla madura

f) el desarrollo del ovario y óvulo y se determinan los cambios de estas estructuras para dar origen a la pared del fruto y la cubierta seminal

g) las características morfológicas y micromorfológicas de la cubierta seminal y de los granos de polen maduros por medio del microscopio electrónico d barrido

IV.2. COLECTA Y FIJACIÓN

El material biológico fue fijado directamente en el campo usando FAA (formol, ácido acético, etanol al 96%, agua 2:1:10:7) como solución fijadora. El material colectado consistió de:

a) botones florales en diferentes etapas del desarrollo
b) flores en etapa de preantesis y antesis
c) frutos en varias etapas de desarrollo
d) semillas maduras
e) anteras con granos de polen maduros

Las semillas maduras y las anteras maduras se colocaron en bolsas de papel absorbente y se dejaron secar a temperatura ambiente.

IV.3. TÉCNICAS HISTOLÓGICAS

En el laboratorio se establecieron diferentes etapas de desarrollo de las especies en estudio, tomando como criterio de selección el tamaño del material biológico. Una vez establecidas las etapas se procedió a procesar las muestras para su inclusión en paraplast y en la resina JB-4.

Inclusión en Paraplast (Johansen, 1940; Ruzin, 1999).

El material biológico seleccionado se lavó en agua corriente por 2 horas. Posteriormente se deshidrataron en una serie gradual de etanoles (30%, 50%, 70%, 85%, 96%, 100%, 100%) durante dos horas en cada uno.

El material deshidratado se infiltró colocándolo en diferentes proporciones del solvente del material de inclusión (xilol), y el material de inclusión (paraplast), con el fin de que este último penetre en los tejidos: xilol-paraplast (2:1), xilol-paraplast (1:1), xilol-paraplast (1:2) y paraplast puro. Durante el proceso de infiltración se mantuvieron a una temperatura constante de 56 ^{0}C por 24 horas en cada una de las mezclas.

El material se incluyó en moldes de plástico orientándolo para su corte tanto longitudinal y transversal. Los bloques obtenidos se cortaron en un micrótomo de rotación American Optical 820 a 8 -10 μm de grosor.

Los cortes obtenidos se desparafinaron e hidrataron. Con ellos se realizaron pruebas histoquímicas para detectar polisacáridos insolubles (APS-Reactivo de Schiff), proteínas (Azul negro de naftol) y lípidos (rojo "O" de aceite).

Las laminillas seleccionadas se observaron y fotografiaron con microscopía fotónica en un fotomicroscopio Olympus Provis AX70.

Inclusión en la resina JB-4 (Ruzin, 1999).

El material biológico seleccionado se lavó en agua corriente por 2 horas. Posteriormente se deshidrató en concentraciones graduales de acetona (30%, 50%, 70%, 85%, 96%, 100%, 100%) durante dos horas en cada uno.

La infiltración del material se llevo a cabo en una mezcla del Componente A y el catalizador por 12 horas, a 4 ^{0}C. Por último la inclusión se realizó en una mezcla de los tres reactivos que conforman el kit del JB-4 (componente A, catalizador y componente B). El material se colocó en cápsulas Been, previamente etiquetadas, dándoles la orientación

requerida. Hecho lo anterior, las cápsulas se sellaron para permitir la polimerización a temperatura ambiente en ausencia de oxígeno.

Los bloques obtenidos se cortaron con cuchillas de vidrio a 1-2 μm de grosor, en un ultramicrótomo Sorvall MT2-B. Los cortes se tiñeron con azul de Toluidina.

Las laminillas seleccionadas se observaron y fotografiaron con microscopía fotónica en un fotomicroscopio Olympus Provis AX70.

IV.4. TÉCNICA DE MICROSCOPÍA ELECTRÓNICA DE BARRIDO (Bozzola y Russell, 1999).

Las semillas y los granos de polen deshidratados se montaron en portamuestras de aluminio sobre cinta conductiva de carbón de doble cara y se cubrieron con una delgada capa de oro en una ionizadora Denton Vacuum Desk II. Las muestras se observaron en un microscopio electrónico de barrido Jeol JMS-35 y Jeol JSM5310LV y se tomaron fotografías en placas fotográficas de 4x5 pulgadas de las estructuras observadas.

V. RESULTADOS

Debido a la consistencia de los caracteres embriológicos y sus estados de carácter observada en *Pinguicula agnata*, *P. oblongiloba* y *P. crenatiloba* de esta investigación (ver Cuadro 6 y 7 al final de este capítulo), los resultados que a continuación se presentan, se refieren a las tres especies estudiadas y se menciona a la especie o las especies que presenten diferencias.

V.1. CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS DE LA COROLA DE LA FLOR

En *Pinguicula agnata* la corola es subisoloba. El color de la corola generalmente es blanca con los márgenes de los lóbulos de color violáceo a púrpura, con algunas manchas más oscuras en la garganta de la corola (Fig. 1). La corola en *P. oblongiloba* es bilabiada, el labio superior es más pequeño que el labio inferior, éste, tiene lóbulos enteros obovados. El color de la corola varía de púrpura a rosa (Fig. 2). En *P. crenatiloba* la corola es fuertemente bilabiada de color blanco. El labio superior es más pequeño que el labio inferior, éste, se caracteriza por presentar un paladar en la base. Los lóbulos son crenados (Fig. 3)

V.2. ANATOMÍA Y MORFOLOGÍA FLORAL

Las plantas de esta investigación tienen flores hermafroditas con corola gamopétala y cáliz gamosépalo. El cáliz persiste hasta la etapa de fructificación. El androceo consiste de dos estambres epipétalos situados lado a lado en la zona anterior o inferior de la flor,

justo abajo del labio estigmático discoidal que se arquea sobre ellos, cubriéndolos (Fig. 4). Las anteras jóvenes son bitecadas o bilobuladas y tetrasporangiadas (Fig. 5), sin embargo, conforme las anteras alcanzan la madurez, el tejido que separa a los esporangios se degrada, por lo que en la etapa de antesis, la antera se vuelve secundariamente monotecada o monoesporangiada (Fig. 6). Los filamentos son blancos, hialinos, cilíndricos y ligeramente curvos con tricomas esparcidos. Las anteras son dorsifijas (Figs. 6, 17).

El ovario es súpero y globoso (Fig. 4). La pared del ovario joven presenta de 6 a 7 estratos celulares de naturaleza parenquimática, delimitados por una epidermis uniestratificada. Se observan tricomas glandulares dispersos que se desarrollan de las células epidérmicas. La célula epidérmica que dará origen a un tricoma crece y sobresale del resto de las células. Posteriormente ésta se divide transversalmente y origina una célula basal grande y una ápical de menor tamaño la cual sufre varias divisiones longitudinales para dar origen a la glándula propiamente dicha. En la preantesis y antesis algunos de los estratos celulares del ovario maduro presentan almidón (Fig. 7).

En el ovario maduro, las paredes celulares de los dos estratos internos se observan engrosadas (Fig. 8). Finalmente, el fruto maduro consiste de la epidermis y los dos estratos con engrosamientos celulósicos, los cuales al deshidratarse facilitan la dehiscencia del fruto (Fig. 9).

El gineceo consiste de dos carpelos fusionado formando un solo loculo con placentación libre central. La placenta es masiva de forma esférica, excepto en la zona en donde se une a la corta columna, la cual surge de la base del ovario (Fig. 10). Los óvulos son pequeños y numerosos, y ocupan la superficie de la placenta (Figs. 6, 10).

El ovario se ensancha y origina un estilo corto. Las células que delimitan al tejido del canal estilar son grandes con respecto al tejido adyacente y se caracterizan por presentar citoplasma denso y núcleo evidente (Fig. 11).

El estigma es bilabiado con labios desiguales. El labio estigmático posterior o punta estigmatoide es pequeño y con escasos tricomas. Por su parte, el labio estigmático anterior está bien desarrollado y tiene forma discoidal. La superficie adaxial y abaxial del labio estigmático anterior presenta tricomas de diferente morfología y función (Fig. 12). De estas superficies, la adaxial es considerada la zona receptiva, muestra tricomas papilosos de función glandular, los cuales tienen cutícula delgada y lisa (Fig. 13). Las papilas son unicelulares con el núcleo evidente y el citoplasma denso (Fig. 14). En la superficie abaxial, los tricomas son largos, multicelulares con cutícula rugosa. Estos tricomas atrapan a los granos de polen de la misma flor evitando que alcancen la zona receptiva del estigma (Fig. 15). Por su parte, los tricomas del margen del labio anterior tienen la misma morfología que los de la superficie abaxial (Fig. 16).

Durante la ontogenia de la flor, el labio estigmático anterior cubre a las anteras cuyas líneas de dehiscencia están dirigidas hacia la cara abaxial de éste (Fig. 17). Cuando los estambres maduran, la base de los filamentos se tuerce, y el ovario en desarrollo va empujando gradualmente a las anteras de tal forma que durante la antesis, las anteras dehiscentes quedan dirigidas hacia el tubo de la corola (Figs. 6, 18). Con la nueva posición de las anteras, los granos de polen de la misma flor caen hacia la parte interna del tubo de la corola o quedan adheridos a los tricomas de la superficie abaxial del labio anterior del estigma.

V.3. DESARROLLO DE LA PARED DE LA ANTERA

Los verticilos florales surgen a partir del meristemo, siendo los primordios de la antera los que crecen y se diferencian más rápido (Fig. 19).

En un botón floral, el primordio de la antera es una masa de tejido indiferenciado rodeado por la protodermis uniestratificada. Las células subprotodérmicas son de mayor tamaño y presentan un núcleo evidente, éstas corresponden al tejido arquesporial uniestratificado (Fig. 20). Una vez que la protodermis se ha diferenciado en la epidermis, las células arquesporiales se dividen periclinalmente para dar origen a dos capas celulares, la externa, adyacente a la epidermis, corresponde a la capa parietal primaria, y la interna al tejido esporógeno (Fig. 21).

La capa parietal primaria se divide periclinalmente, lo cual origina las capas parietales secundarias externa e interna (Fig. 22). La interna adyacente al tejido esporógeno se diferencia en las células del tapete. Por su parte, la externa se divide nuevamente periclinalmente dando lugar a la capa media y al endotecio (Fig. 23). De esta forma, la pared de la antera joven consiste de cuatro capas uniestratificadas y su desarrollo corresponde al tipo dicotiledóneo. Las capas que lo constituyen son la epidermis persistente, el endotecio, la capa media y el tapete de tipo secretor uni o binucleado (Fig. 24). Las células del tejido conectivo de la antera, adyacentes al tejido esporógeno toman las características morfológicas y funcionales de tejido tapetal, incrementan su contenido citoplásmico y pueden o no presentar mitosis (Fig. 25).

Simultáneamente con la diferenciación de los granos de polen, la pared de la antera presenta los siguientes cambios morfológicos:

1) Durante la meiosis de las células madres de las microsporas, el tapete alcanza su máxima tamaño, el núcleo se hace más evidente y el citoplasma es más denso lo cual sugiere una intensa actividad metabólica (Fig. 25).

2) En la etapa de formación de microsporas libres uninucleadas, las células tapetales entran en lisis, el contenido citoplásmico disminuye y las paredes celulares se hacen visiblemente más delgadas, las células de la capa media se colapsan y quedan adosadas a los restos de las células tapetales (Fig. 26).

3) Una vez que las células tapetales han concluido con sus funciones, los restos del citoplasma de este tejido se vierten al interior del esporangio y sus paredes celulares se adosan al endotecio, junto con las paredes de la capa media (Fig. 27).

4) En la etapa de microsporas libres uninucleadas, algunas células del endotecio de *Pinguicula crenatiloba* se dividen periclinalmente dando origen a dos estratos (Fig. 28). Estos estratos no se observaron en *P. agnata* y *P. oblongiloba.*

5) En la etapa de grano de polen binucleado, la pared de la antera consiste solo de la epidermis y el endotecio. Las células de este último tejido alcanzan su máximo desarrollo, se elongan radialmente y producen engrosamientos en forma de barra en la pared anticlinal y tangencial interna (Fig. 29).

V.4. MICROSPOROGENESIS Y MICROGAMETOGENESIS

Simultáneamente con el desarrollo de la pared de la antera, el tejido esporógeno se diferencia en las células madres de las microsporas, las cuales están cubiertas por una gruesa pared de calosa y rodeadas a su vez por las células del tapete (Fig. 30).

Como resultado de la meiosis se originan tétradas tetraédricas de microsporas rodeadas también por la pared de calosa (Fig. 25, 31). Cuando esta pared se degrada, las microsporas uninucleadas se separan (Fig. 26, 32). Las microsporas uninucleadas o granos de polen joven presentan ornamentaciones en sus paredes y un núcleo evidente (Fig. 32). El núcleo de la microspora se divide mitóticamente dando como resultado a la célula vegetativa y a la célula generatriz, que pueden ser del mismo tamaño como en *P. crenatiloba* (Fig. 33) o de diferente tamaño como en *P. agnata* y *P. oblongiloba* (Fig. 34). Los granos de polen maduros se dispersan en su etapa bicelular y salen a través de la línea de dehiscencia (Figs. 6, 18).

V.5. MORFOLOGÍA DE LOS GRANOS DE POLEN

En esta investigación sólo los granos de polen de *Pinguicula agnata* se estudiaron con microscopía de luz y microscopía electrónica de barrido. *Pinguicula oblongiloba* y *P. crenatiloba* se estudiaron únicamente con MEB debido a que la descripción palinológica fue realizada por Casper (1966) y Zamudio y Ludlow-Wiechers (1993). Para fines comparativos se incluirán los resultados de estos autores en la siguiente presentación.

Pinguicula agnata

En *P. agnata* algunos granos de polen son oblados, de 35(37)40 x 35(37)41 µm (Fig. 35). La vista polar es pentagonal, de 35(37)40 µm de diámetro (Fig. 36). Son tetra a pentacolporados con una larga ectoabertura (Fig. 37) con membrana lisa (Fig. 38). La exina es de 2 µm de grosor, tanto la sexina como la nexina miden 1 µm de grosor (Fig. 36). La exina es tectada perforada (Fig. 39). *Pinguicula agnata* también tiene granos de polen prolados de 34(36)40 x 25(27.3)33 µm (Fig. 40). La vista polar es circular con 4 ó 5

lóbulos de 20(25.4)32 µm de diámetro. Son tetra a pentacolporados, con una larga ectoapertura con membrana lisa. La exina es de 2 µm de grosor, tanto la sexina como la nexina miden 1 µm de grosor. La exina es tectada perforada.

Las muestras de granos de polen observados con MEB revelaron que en un mismo grano de polen la exina varía de tectada perforada en la zona ecuatorial a escasamente tectada perforada en la zona polar (Fig. 41). Con esta herramienta se confirmó la presencia de granos de polen prolados (Fig. 42), así como la de granos de polen tetracolparados o pentacolporados y rara vez hexacolporados en vista polar (Fig. 43).

Aproximadamente el 20% de los granos de polen de esta especie presentan formas anormales sin un patrón específico (Fig. 44), mientras que otros permanecen rodeados por los restos de la pared de calosa (Fig. 45).

Pinguicula oblongiloba

Los granos de polen de *P. oblongiloba* han sido descritos como esferoidales de 27(33)39 x 24(29)36 µm. La vista polar es circular con 4 ó 5 lóbulos de 28(33)39 µm de diámetro. Son pentacolporados a hexacolporados, algunas veces tetra a heptacolporados, con largas ectoaberturas con membrana lisa. La exina es de es 3 µm de grosor, tanto la sexine como la nexina miden 1.5 µm de grosor. La exina es tectada perforada (Casper, 1966; Zamudio y Ludlow-Wiechers, 1993).

Al igual que en *P. agnata* en *P. oblongiloba* se observaron granos de polen oblados y prolados, así como amorfos (Fig. 46). La vista polar de los oblados es de 5 lóbulos en prolados es de 4 lóbulos (Fig. 47). En ambos casos, la exina es tectada perforadaen en la zona ecuatorial y escasamente tectada perforada en la zona polar. Los granos de polen tetra a pentacolporados con largas ectoaberturas son comúnes, mientras que los granos de polen hexalcolpados son escasos. Estos últimos con la exina tectada perforadaen en la zona

ecuatorial y escasamente tectada perforada en la zona polar (Fig. 48). En otros granos de polen la vista polar muestra 4 lóbulos. Los granos de polen amorfos comprenden casi el 40%.

Pinguicula crenatiloba

Los granos de polen de *P. crenatiloba* han sido descritos como esferoidales, de 22(24)26 x 23(25)28 µm. La vista polar es circular, con 7 a 8 lóbulos de 23(25)29 de diámetro. Son hepta a octacolporado, algunas veces hexacolporados, con largas ectoaperturas con membranas lisas. La exina es de 2 µm de grosor, tanto la sexina como la nexina tienen 1 µm de grosor. La exina es tectada perforada y verrugada (Zamudio y Ludlow-Wiechers, 1993).

En las muestras observadas con el MEB, el 80% de los granos de polen son oblados y solo el 15% son prolados. En ambos tipos, la vista polar es tetra (Fig. 49) penta (Fig. 50) y hexa-colparados (Fig. 51) con la exina tectada perforada y verrugada.. Solamente el 5% de los granos de polen mostraron anormalidades en sus formas, otros se observan rodeados por la pared de la calosa (Fig. 52).

V. 6. MEGASPOROGENESIS Y MEGAGAMETOGENESIS

En la placenta, el tejido de la nucela abarca de 2 a 3 estratos delimitados por una protodermis nucelar uniestratifica (Fig. 53). Las células de la nucela son isodiamétricas, con citoplasma denso y núcleo muy evidente (Fig. 54). Posteriormente el tejido nucelar se diferencia asincrónicamente en numerosos lóbulos o primordios de óvulo. Los situados en la región apical de la placenta se encuentran en etapas más avanzadas del desarrollo, con respecto a los situados en la región basal (Fig. 55).

Los primordios óvulo están delimitados por la epidermis nucelar. En estos primordios de óvulo, la nucela sufre continuas y numerosas divisiones mitóticas (Fig. 56). Del tejido nucelar, una célula crece y se diferencia más rápido que el resto de las células. Esta célula corresponde a la arquesporial (Fig. 57) la cual, se diferencia directamente en la célula madre de la megaspora. Simultáneamente a esta diferenciación, el primordio del único tegumento surge a partir de la epidermis nucelar. El tegumento, que en la madurez presentará de 3 a 4 estratos, crece rápidamente y alcanza el nivel del ápice de la nucela aún antes de que de inicio la meiosis

El óvulo crece sobre un corto funículo, y continúa curvándose al tiempo que el tegumento se diferencia rodeando por completo a la nucela dejando un canal estrecho y corto que corresponde al micrópilo. Al mismo tiempo que la nucela y la célula madre de la megaspora son rodeadas por el tegumento, esta última se cubre de una pared de calosa (Fig. 58). Como resultado de la meiosis que sufre la célula madre de la megaspora se produce una tétrada linear de megasporas, las tres situadas hacia la región micropilar degeneran, mientras que la adyacente a la región calazal actúa como la megaspora funcional que daráorigen al saco embrionario monospórico de tipo *Polygonum* (Fig. 59).

En algunos óvulos de *Pinguicula oblongiloba* se observaron dos megasporas funcionales, generalmente las de los extremos calazal y micropilar, mientras que las intermedias degeneran (Fig. 60). Sin embargo, en esta especie ni en ninguna de las otras de esta investigación, se observaron óvulos con dos sacos embrionarios. Después de las tres divisiones mitóticas que sufre la megaspora funcional, el saco embrionario maduro consiste de tres células antípodas efímeras, una célula central binucleada (Fig. 61) y el aparato del huevo conformado por las células sinérgidas y el gameto femenino u ovocélula (Fig. 62). El óvulo es anátropo, unitégmico y tenuinucelado. El funículo carece de tejido vascular.

Alrededor del saco embrionario la epidermis interna del tegumento se diferencia en tapete integumentario de células rectangulares arregladas perpendicularmente al eje micrópilo-calaza. El tejido nucelar se consume durante el desarrollo del saco embrionario y los restos de este tejido quedan adosados al tapete tegumentario (Fig. 63).

V. 7. DESARROLLO DE LA SEMILLA

La fecundación es de tipo porógama, es decir, el tubo polínico entra a través del micrópilo (Fig. 64). Una vez que el tubo polínico ha descargado a las células espermáticas, las células sinérgicas se colapsan y degeneran. Los núcleos polares de la célula central ya se han fusionado y están listas para la triple fusión (Fig. 65). Como resultado de la doble fecundación se observa al núcleo primario del endospermo y al cigoto (Fig. 66).

Desde el momento de la fecundación y durante las etapas de desarrollo de la semilla, las células del tapete tegumentario degeneran gradualmente en dirección del micrópilo hacia la calaza (Fig. 66).

Como resultado de la triple fusión, el núcleo primario del endospermo da origen al endospermo de tipo celular. La primera división del núcleo primario del endospermo es transversal. A partir de la cual se originan dos células de gran tamaño, las cuales nuevamente se dividen transversalmente originando cuatro células arregladas linealmente. Las células adyacentes a la región calazal y micropilar dan lugar a una cámara endospérmica calazal y una cámara endospérmica micropilar respectivamente (Fig. 67), mientras que las centrales dan origen al endospermo propiamente dicho.

Las células de las cámaras antes mencionadas se dividen activamente para diferenciarse en el endospermo haustorial micropilar y calazal (EHM y EHC). Con respecto

al EHC, las células del EHM son numerosas, de menor tamaño y tienen citoplasma denso (Fig. 68). Este tejido haustorial invade la región del micrópilo (Fig. 69) e interviene en la degradación de las células del tegumento localizadas en esta región (Fig. 70). En etapas avanzadas del desarrollo de la semilla, las células del EHM rodean al suspensor (Fig. 71), Sin embargo, cuando éste degenera ocupa la región micropilar (Fig. 72) hasta que finalmente es consumido por el embrión, quedando solo restos que forman un tapón celular (Fig. 73). Las células del EHC se caracterizan por ser escasas y de mayor tamaño, estas células invaden la región de la calaza (Fig. 74) y gradualmente van degradando a las células del tegumento situadas en esta región (Fig. 75). Al mismo tiempo que se desarrolla el EHM y el EHC, las células que darán origen al endospermo propiamente dicho, continúan dividiéndose en plano transversal (Fig. 76).

El cigoto se elarga adquiriendo una forma tubular hasta alcanzar casi las ¾'s partes de la longitud del saco embrionario. En esta etapa, en el endospermo se aprecian las divisiones principalmente transversales, que sufren las células de este tejido (Fig. 77).

La primera división del cigoto es generalmente transversal y rara vez oblicua. Como resultado de la división transversal se origina la células apical (ca) y la célula basal (cb). Esta última se divide una vez más en plano transversal y da origen a dos células hijas superpuestas (m y ci).

La célula m adyacente a la célula ápical, es pequeña y rectangular y se divide longitudinalmente para dar origen a las células que separan al suspensor del cuerpo del proembrión. En las células del endospermo, se observan divisiones longitudinales principalmente en la región micropilar (Fig. 78). La célula ci se divide transversalmente y da lugar a las células precursoras del suspensor (n' y n) y no se vuelven a dividir. Por su parte, las células del cuerpo del embrión sufren divisiones principalmente longitudinales, en

éste, se observan las etapas de cuadrante (Fig. 79) y octante (Fig. 80). Posteriormente, las células del embrión sufren divisiones tranversales y tangenciales y se produce un embrión globular con polisacáridos insolubles (Fig. 81). En la etapa de embrión globular, las células del suspensor empiezan a colapsarse y el endospermo es consumido en dirección del micrópilo hacia la calaza. El endospermo (Fig. 82) y el suspensor (Fig. 83) presentan polisacáridos insolubles.

El embrión inicia la diferenciación de los cotiledones (Fig. 84). En la etapa de corazón, el embrión se observa inmerso en el endospermo debido a que el suspensor ha degenerado totalmente. Finalmente, alrededor del embrión se observan los restos citoplásmicos del endospermo que se ha consumido, excepto por la única capa uniestratificada (Fig. 85) que persistirá hasta la etapa de semilla madura (Fig. 86).

Cabe destacar que en las semillas maduras de *Pinguicula agnata* y *P. oblongiloba* los cotiledones son más largos que el eje radícula-hipocótilo (Fig. 86), mientras que en *P. crenatiloba* éstos son más cortos o iguales al eje radícula-hipocótilo (Fig. 87). Los embriones de las tres especies presentan abundantes cuerpos proteicos y polisacáridos insolubles en sus paredes celulares (Fig. 88).

En las semillas maduras de las tres especies bajo estudio se observaron embriones maduros con un solo cotiledón (Fig. 89). Estas semillas coexisten en el mismo fruto con aquellas cuyos embriones presentan los dos cotiledones (Fig. 90). Las semillas germinadas mostraron que el otro cotiledón se desarrolla durante el proceso de germinación dando origen al otro primordio foliar (Fig. 91), lo cual se hace más evidente cuando la plántula está muy avanzada en su desarrollo (Fig. 92).

V.8. MICROMORFOLOGIA DE LA CUBIERTA SEMINAL

En el tegumento, los estratos ubicados entre el tapete tegumentario y la epidermis externa gradualmente degeneran (Fig. 74) de tal forma que en la semilla madura, la cubierta seminal o testa está constituida solamente por la epidermis externa del tegumento (Fig. 86, 87). Los restos de los estratos se observan entre las células del endospermo y la testa (Fig. 93). El endospermo rodea al embrión y queda reducido a una sola capa uniestratificada, cuyas células tienen las paredes periclinales externas muy engrosadas. Se detectaron cuerpos proteícos en el endospermo y lípidos en la cutícula de la epidermis nucelar y de la epidermis interna del tegumento (Fig. 94).

En *Pinguicula agnata* las semillas maduras miden en promedio 0.8-1.0 mm de largo, por 0.24-0.26 mm de ancho. Son cilíndricas ligeramente adelgazadas hacia el polo calazal y fuertemente delgadas hacia el polo micrópilar (Fig. 95). Las semillas son de color café. La superficie de la cubierta seminal es reticulada y está formada por hileras longitudinales de células rectangulares que tienen paredes anticlinales uniformemente engrosadas con cimas, las cuales marcan los límites celulares. Los vértices celulares carecen de papilas. Las paredes periclinales externas son lisas y están ligeramente hundidas. La cutícula es lisa (Fig. 96).

En *P. oblongiloba* las semillas maduras miden en promedio 0.8-1.0 mm de largo, por 0.24-0.26 mm de ancho. Son cilíndricas ligeramente adelgazadas hacia el polo calazal y fuertemente delgadas hacia el polo micrópilar (Fig. 97). Las semillas son de color café. La superficie de la cubierta seminal es reticulada y está formada por hileras longitudinales de células rectangulares que tienen las paredes anticlinales uniformemente engrosadas con cimas que marcan los límites celulares. Los vértices celulares se caracterizan por presentar

papilas. Las paredes periclinales externas son lisas y están ligeramente hundidas. La cutícula es lisa (Fig. 98).

En *P. crenatiloba*, las semillas maduras miden 0.33-0.50 mm de largo, por 0.12-0.15 mm de ancho. Son obovoides y tienen un ensanchamiento en la región micropilar. Las semillas son de color café (Fig. 99). La superficie de la cubierta seminal es verrugada y está formada por hileras longitudinales de células irregulares. Las paredes anticlinales están ligeramente onduladas, los vértices de los límites celulares presentan pequeñas papilas, cuyos ápices son verrugados. Las paredes periclinales son cóncavas y en el centro presentan 1 a 2 papilas con sus ápices verrugados. La cutícula presenta ligeras estrías (Fig. 100)

Los siguientes cuadros recapitulan la información antes citada y evidencian las semejanzas y diferencias encontradas durante la ontogenia del androceo y gineceo de *P. agnata*, *P. oblongiloba* y *P. crenatiloba*.

Cuadro 6. Características morfológicas del androceo y gineceo de *Pinguicula agnata, P. oblongiloba y P. crenatiloba.*

Carácter	*P. agnata*	*P. oblongiloba*	*P. crenatiloba*
1. No. de estambres	2		
2. Posición de los estambres	anterior		
3. Tipo de anteras	dorsifijas		
4. No. de esporangios en antera joven	4		
5. No. de esporangios en antera madura	1 por la degradación del los septos		
6. Forma del filamento	cilíndricos, curvos		
7. Tricomas en filamento	presentes		
8. Modificaciones en el filamento	sufren una torción		
9. No. de carpelos	bicarpelar		
10. Estilo	corto		
11. Tipo de estilo	hueco		

Carácter	*P. agnata*	*P. oblongiloba*	*P. crenatiloba*
12. Estigma	bilabiado, labios de diferente forma y función		
13. Labio anterior del estigma	grande, discoidal, cubre a las anteras, con diferencias en la superficie adaxial y abaxial		
14. Superficie adaxial del labio anterior del estigma	considerada la zona receptiva, con la superficie papilosa de función glandular; las papilas son unicelulares con cutícula delgada y lisa		
15. Superficie abaxial del labio anterior del estigma	considerada no receptiva, con tricomas multicelulares largos de cutícula rugosa		
16. Labio posterior del estigma	llamado punta estigmatoide, no receptivo, pequeño,		
17. Ovario	súpero, globosos y unilocular		
18. Placentación	libre central		
19. Placenta	esférica		
20. Tejido nutritivo en la placenta	ausente		
21. Óvulos	numerosos con desarrollo asincrónico		
22. Distribución de los óvulos en la placenta	en toda la placenta		

Cuadro 7. Caracterización embriológica de *Pinguicula agnata, P. oblongiloba* y *P. crenatiloba.* La lista de caracteres fue tomada de Tobe (1989).

Carácter	*P. agnata*	*P. oblongiloba*	*P. crenatiloba*
1. Tipo de desarrollo de la pared de antera	dicotiledóneo		
2. Epidermis	una capa persistente		
3. No. de estratos de la epidermis	1		
4. No. de estrados del endotecio	1		parcialmente 2
5. Engrosamientos del endotecio	fibrosos		
6. No. de estratos de capa media	1		
7. Persistencia de la capa media	efímera		
8. No. de estratos de tapete	1		
9. Tipo de tapete	secretor		
10. Origen de tapete	doble origen: parietal y del tejido conectivo		
11. No. de núcleos en el tapete	1-2		

Carácter	*P. agnata*	*P. oblongiloba*	*P. crenatiloba*
12. Microsporogénesis	sucesiva		
13. Tipo de tétradas de microsporas	tetraédricas		
14. No. de células en grano de polen maduro	2		
15. Dispersión de polen	mónada		
16. Forma de los granos de polen	oblados y prolados		
17. No. de aberturas en los granos de polen	4-5 (6) colporados		4-6 colporados
18. Ectoaberturas	largas		
19. Membrana	lisa		
20. Sexina y nexina	igual grosor		
21. Exina	tectada perforada a ligeramente verrugada		
22. Grosor de exina	2 μm		
23. Porcentaje de granos de polen anormales	20%	40%	5%
24. Anormalidades	morfológicas y calosa persistente		
25. Granos de polen germinando en anteras	no se observaron		
26. Tipo de óvulo	anátropo		
27. No. de tegumentos	1		
28. No. de estratos en el tegumento	3-4		
29. Tejido vascular en el tegumento	ausente		
30. Micrópilo	formado por el único tegumento		
31. Tapete tegumentario	presente		
32. Funículo	corto		
33. Tejido vascular en el funículo	ausente		
34.Células arquesporiales por nucela	1		
35. División de la célula arquesporial	ninguna		
36. Diferenciación de la célula arquesporial	funciona directamente como célula madre de la megaspora		
37. Nucela	tenuinucelada		
38. Tipo de tétrada de megasporas	lineal		
39.Megaspora funcional	en posición calazal		
40. Tipo de desarrollo del megagametofito	*Polygonum*		
41. Células antipodas	3, efímeras		
42. Sinérgicas	2, pequeñas		

Carácter	*P. agnata*	*P. oblongiloba*	*P. crenatiloba*
43. Núcleos polares	3, se fusionan antes de la fecundación		
Carácter	*P. agnata*	*P. oblongiloba*	*P. crenatiloba*
44. Aparato del huevo	intraovular		
45. Sitio de entrada del tubo polínico	por el micrópilo (porógama)		
46. Primera división del núcleo primario del endospermo	transversal		
47. Tipo de desarrollo del endospermo	celular		
48. Cámara calazal del endospermo	presente		
49. Cámara micrópilar del endospermo	presente		
50.Endospermo haustorial micrópilar	muy agresivo con respecto al calazal		
51.Endospermo haustorial calazal.	poco agresivo con respecto al micropilar		
52.Endospermo propiamente dicho	se origina de las células que permanecen entre la cámara micropilar y calazal		
53.Endospermo en semilla madura	un estrato alrededor del embrión		
54. Sustancias de reserva en endospermo de semilla madura	polisacáridos insolubles y proteínas		
55. Forma del cigoto	alargado		
56. Primera división del cigoto	transversal u oblicua		
57. Diferenciación del embrión	bien diferenciado		
58. Cotiledones	1-2		
59. Características de los cotiledones	más largos que el eje radícula-hipócotilo		cortos o iguales al eje radícula-hipócotilo
60. Sustancias de reserva en el cuerpo del embrión	proteínas y polisacáridos insolubles		
61. Suspensor	presente		
62. Sustancias de reserva en el suspensor	polisacáridos insolubles		
63. Características del suspensor	alargado de 2-3 células		
64. Forma de la semilla	cilíndrica alargándose en la zona calazal y micrópilar		obovoide
65. Tamaño de la semilla	0.8-1.0 mm de largo por 0.24.0.26 de ancho.		0.33-0.55mm de largo por 0.12-0.15 de ancho
66. Origen de la cubierta seminal	de la epidermis externa del tegumento		
67. Cubierta seminal	testa		

Carácter	*P. agnata*	*P. oblongiloba*	*P. crenatiloba*
68. Sustancias de reserva en la testa	polisacáridos insolubles		
Carácter	*P. agnata*	*P. oblongiloba*	*P. crenatiloba*
69. Superficie de la cubierta seminal	reticulada		verrugada
70. Forma de las células de la testa	rectangulares		irregulares
71. Arreglo de las células epidérmicas de la testa	en hileras longitudinales		
72. Paredes anticlinales de la cubierta seminal	rectas y uniformemente engrosadas con cimas marcando los limites celulares		ligeramente onduladas
73. Paredes periclinales externas de la cubierta seminal	lisas y ligeramente hundidas		cóncavas con 1-2 papilas de ápices verrugados
74. Vértices celulares	sin papila	con papilas	con pequeñas papilas
75. Cutícula	lisa		estriada
76. Viviparidad	no observada		

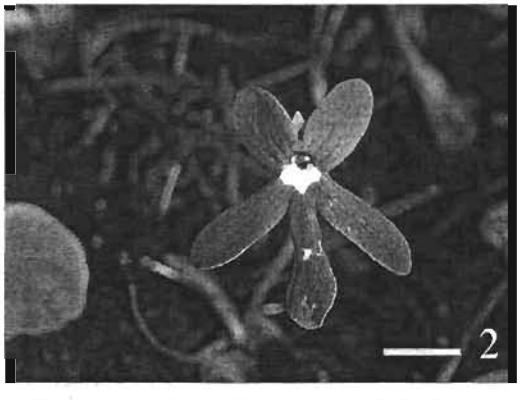
LAMINA I. MORFOLOGÍA FLORAL.

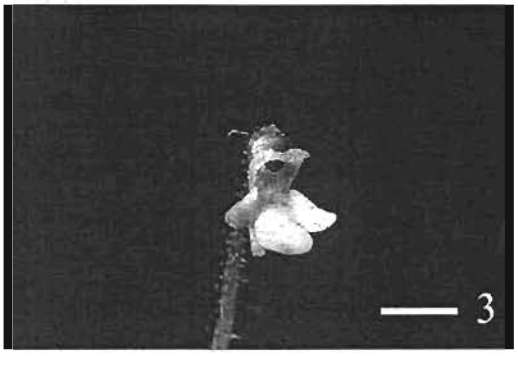
Fig. 1. *Pinguicula agnata* mostrando la corola subisoloba. Escala = 2 cm.

Fig. 2. *P. oblongiloba* mostrando la corola bilabiada. Escala = 1.5 cm.

Fig. 3. *P. crenatiloba* mostrando la corola fuertemente bilabiada. Escala = 0.7 cm

1


2


3

LAMINA II. MORFOLOGIA FLORAL

Fig. 4. *Pinguicula oblongiloba*. Corte longitudinal del botón floral. Se muestra el ovario (OV) súpero y globoso con el labio estigmático anterior de forma discoidal (flecha) cubriendo a las anteras (A) Escala = 39.6 μm.

Fig.5. *P. agnata*. Corte longitudinal de antera joven bilobulada y tetrasporangiada. Las flechas señalan los septos que separan a los esporangios. Escala = 147 μm.

Fig.6. *P. agnata*. Flor en antesis. Se muestra la antera madura secundariamente (A) monotecada o monoesporangiada. Escala 500 6 μm. MEB

Fig. 7. *P. agnata*. Corte longitudinal de la pared del ovario joven. Se observa la epidermis con tricomas glandulares (flechas) y almidón (asteriscos) en los estratos internos Escala = 75 μm

Fig. 8. *P. oblongiloba*. Corte longitudinal de la pared del ovario joven. Se observan engrosamientos celulósicos (flechas) en las paredes celulares de la epidermis interna y estrato adyacente. Escala = 37.5 μm

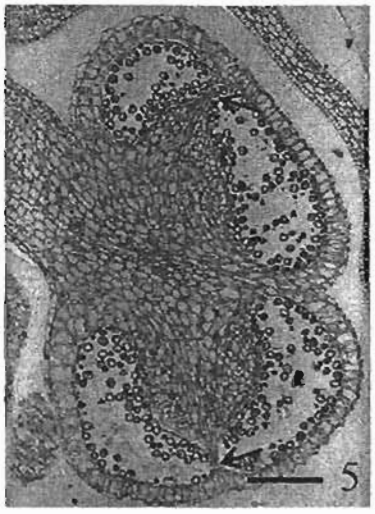
Fig. 9. *P. crenatiloba*. Corte longitudinal de ovario maduro. Se muestra a la epidermis externa (E) y e interna, esta última con engrosamientos celulósicos que favorecen la dehiscencia del fruto (flecha). Escala = 15.38 μm.

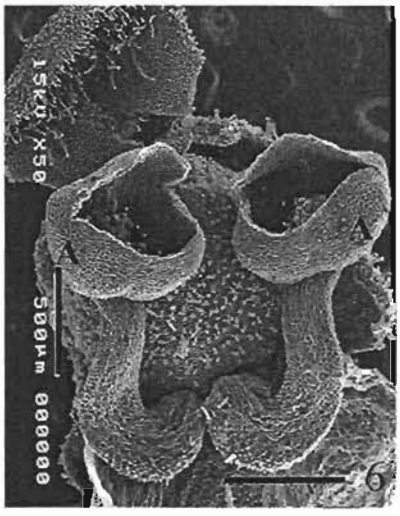
Fig. 10. *P. agnata*. Corte a mano de ovario. Se muestra al gineceo bicarpelar y unilocular con la placenta esférica libre central . Escala = 315 μm.

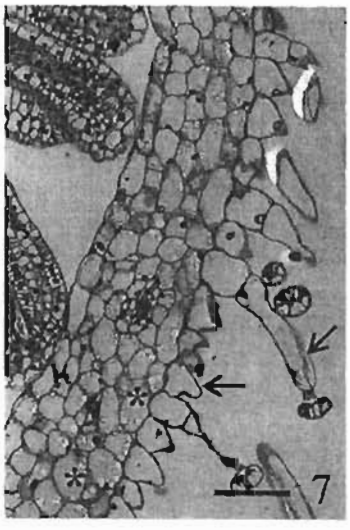
Fig. 11. *P. crenatiloba*. Corte longitudinal de estilo corto (ES) con citoplasma denso y núcleo evidente en las células del canal estilar (flechas). Escala = 36.5 μm.

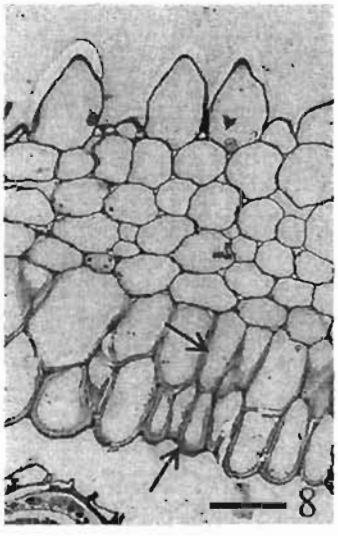
Fig. 12. *P. oblongiloba*. Vista por arriba del estigma bilabiado. Se muestra el labio anterior de forma discoidal (ED) y superficie papilosa, la fecha señala al labio posterior o punta estigmatoide.. Escala = 203 μm.

OV
4

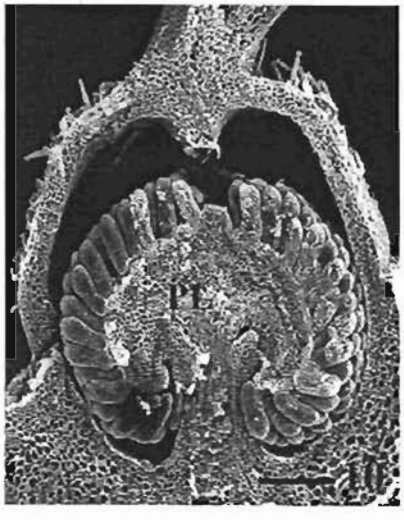

5

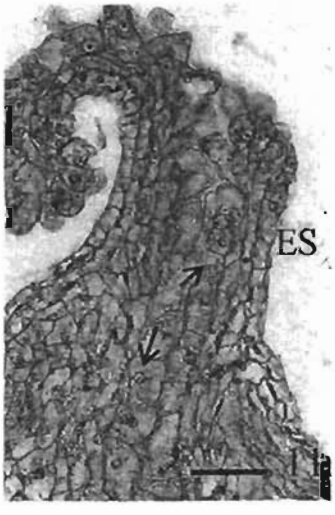

A
A
6

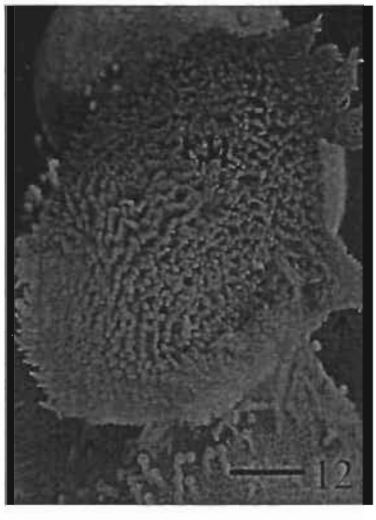

7


8

E
9


PI
10


ES
11


12

LAMINA III. MORFOLOGÍA FLORAL

Fig. 13. *Pinguicula oblongiloba*. Acercamiento a la zona receptiva del labio anterior del estigma. Se observan las papilas o tricomas glandulares con cutícula lisa (flechas). Escala = 37.5 μm.

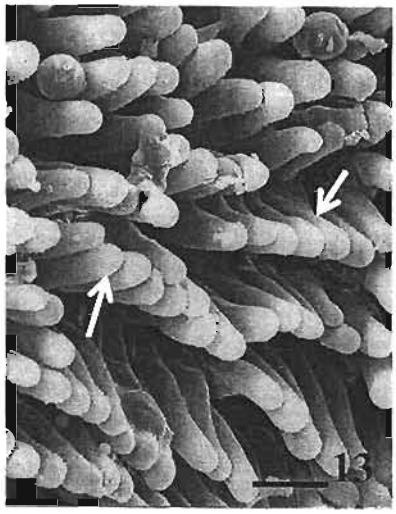
Fig. 14. *P. crenatiloba*. Corte longitudinal de la zona receptiva del labio anterior del estigma. Se muestran los tricomas glandulares unicelulares con el citoplasma denso y el núcleo evidente. Escala = 36.5 μm.

Fig. 15. *P. oblongiloba*. Corte longitudinal a mano del labio anterior del estigma. Se observan los tricomas multicelulares largos (flecha) de la superficie abaxial. Escala = 168 μm.

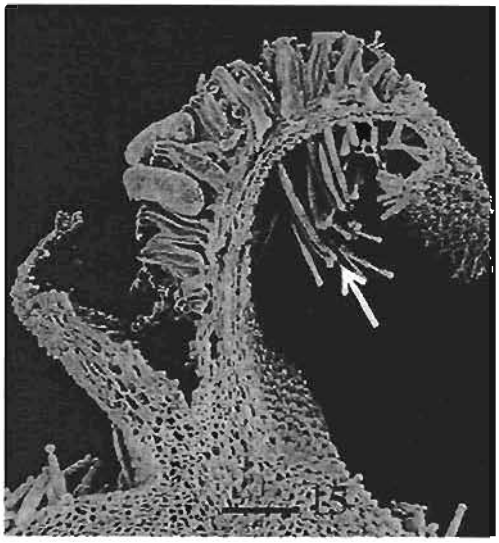
Fig. 16. *P. oblongiloba*, Acercamiento al margen del labio anterior del estigma. Se observan los tricomas multicelulares largos con cutícula rugosa (flechas). Escala = 113 μ

Fig.17. *P. agnata*. Flor en preantesis con los pétalos y sépalos removidos. Se observa el labio anterior o discoidal del estigma (ED) cubriendo a las anteras (A) cuyas líneas de dehiscencia están dirigidas hacia la cara abaxial de este labio. En el estambre el filamento es corto, curvo y con tricomas (flecha). Escala = 362 μm.

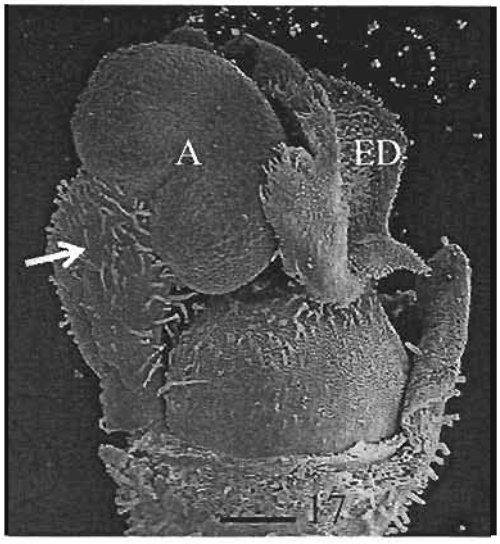
Fig. 18. *P. agnata*. Flor en antesis con los pétalos y sépalos removidos. Se muestra la nueva posición de las anteras debido a la torción de los filamentos, ahora las líneas de dehiscencia de las anteras (A) están dirigidas hacia el tubo de la corola. Escala = 500 μm

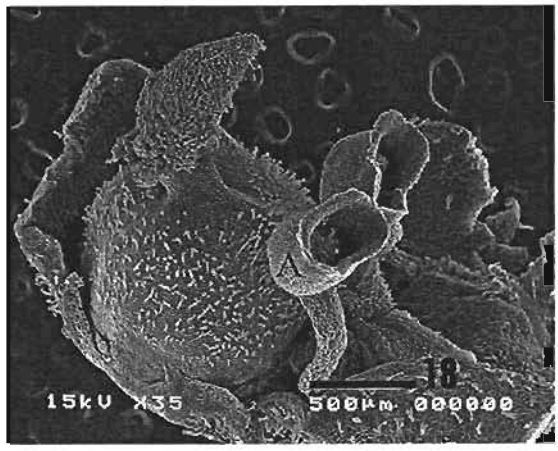

13

14


15

16


A
ED
17


18
15kV X35
500µm 000000

LAMINA IV. DESARROLLO DE LA PARED DE LA ANTERA.

(Figs. 19-26. *Pinguicula agnata*)

Fig. 19. Corte longitudinal de botón floral. Se muestran los primordios de antera (A) y gineceo (G). Escala = 121 μm.

Fig. 20. Corte transversal de antera. Se muestra la protodermis (PR) y al tejido arquesporial (TA). Escala = 14 μm.

Fig. 21. Corte transversal de antera. Se muestra a la epidermis (E) delimitando a la capa parietal primaria (PP) y al tejido esporógeno (TE). Escala = 12.4 μm.

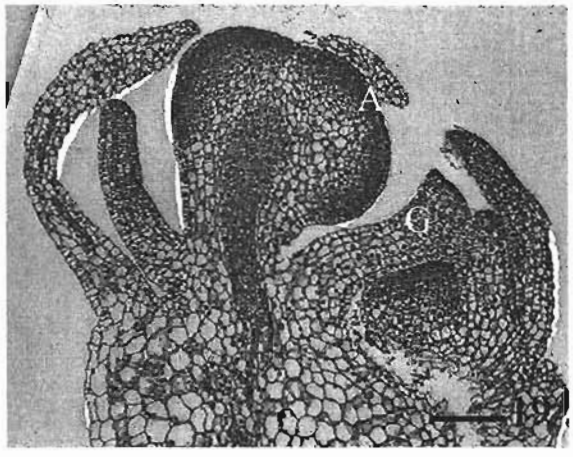
Fig. 22. Corte transversal de antera. Se observa al tejido esporógeno (TE) rodeado por la capa parietal secundaria interna (PSI) y la capa parietal secundaria externa (PSE). Escala = 12.7 μm.

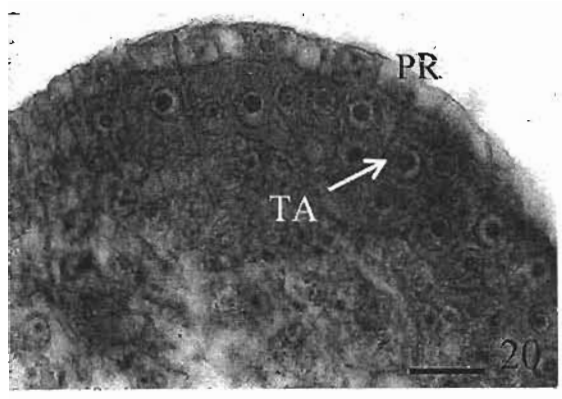
Fig. 23. Corte transversal de antera. Se muestra al endotecio (EN) a la capa media (M) y al tapete (T). Escala = 12.4 μm

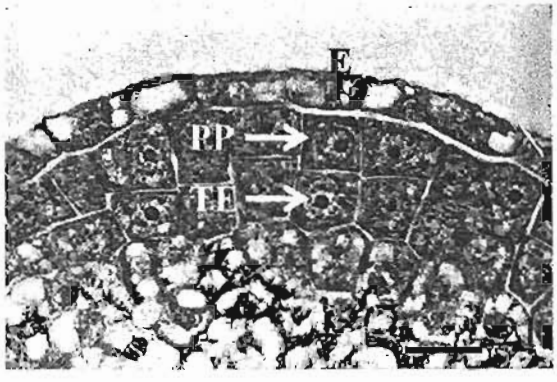
Fig. 24. Corte transversal de antera. Se muestran las cuatro capas uniestratificadas que conforman a la pared de la antera, la mas interna corresponde al tapete secretor (flecha) que rodea a las células madres de las microsporas (CMI). Escala = 35.4 μm

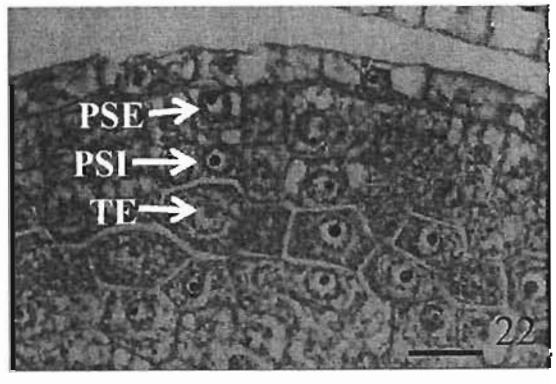
Fig. 25. Corte transversal de antera. Se muestran las células del tejido conectivo que se han diferenciado en tejido tapetal (flechas). En la pared de la antera, las células de la capa media (cabeza de flecha) se observan colapsadas. Escala = 23.8 μm.

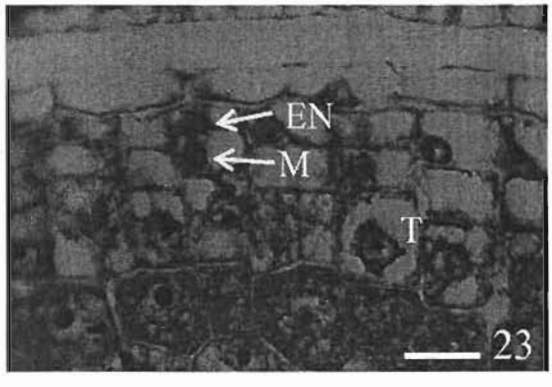
Fig. 26. Corte transversal de antera. Se muestran microsporas libres (MI) en esporangio. En la pared de la antera las células tapetales muestran menor contenido celular y sus paredes se han adelgazado. Escala = 35 μm

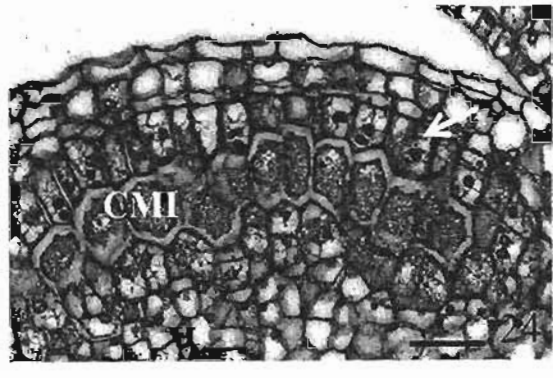

A
G
19


PR
TA
20

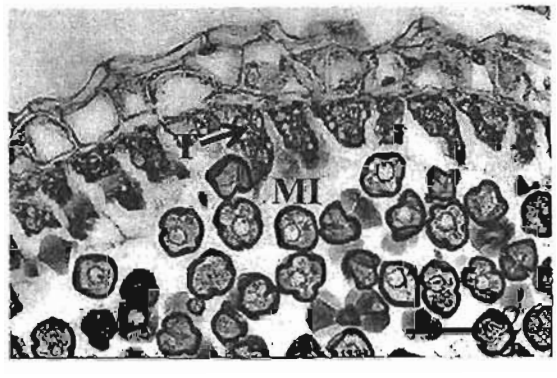

E
PP
TE
21


PSE
PSI
TE
22


EN
M
T
23


CMI
24

25


MI

LAMINA V. MICROSPOROGENESIS Y MICROGAMENTOGENESIS.

Fig. 27. *Pinguicula agnata*. Corte transversal de antera. Se muestran las paredes celulares de la capa media (M) y el tapete (T) adosadas al endotecio (EN). Escala = 14.2 μm.

Fig. 28. *P. crenatiloba*. Corte transversal de antera. Se muestra al endotecio (EN) parcialmente biestratificado (flecha). Escala = 12.1 μm.

Fig. 29. *P. agnata*. Corte transversal de antera madura. Se observa a la pared de la antera conformada por la epidermis (E) y el endotecio (EN) con engrosamientos en forma de barra. La flecha indica los restos de la capa media y el tapete. Escala = 140 μm.

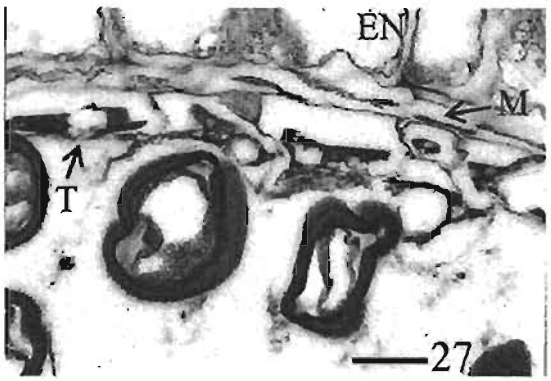
Fig. 30. *P. agnata*. Corte transversal de antera. Se observan a las células del tapete (T) uni o binucledo, las células madres de las microsporas (CMI) se han rodeado por la pared de calosa. Escala = 14.1 μm.

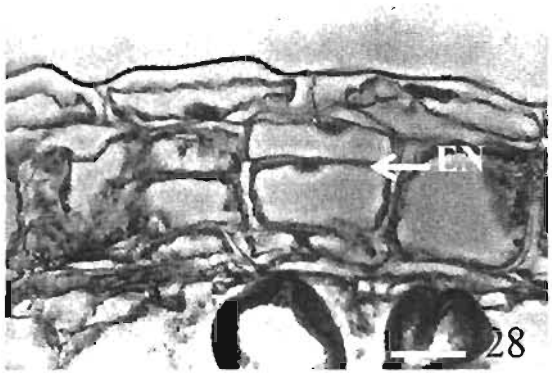
Fig. 31. *P. agnata*. Corte transversal de antera. Se muestran las tétradas tetraédricas de microsporass rodeadas por calosa (flecha). Escala = 12.3 μm.

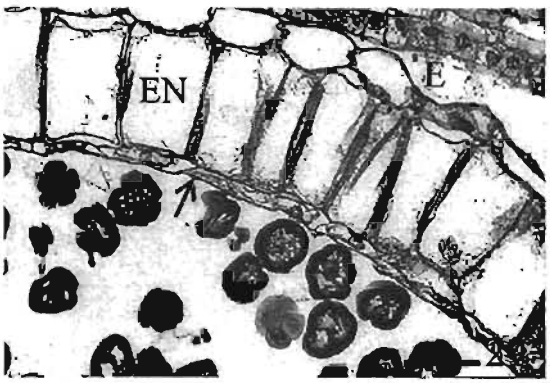
Fig. 32. *P. agnata*. Se observa a la microspora libre uninucleda o grano de polen joven. Escala = 12.1 μm.

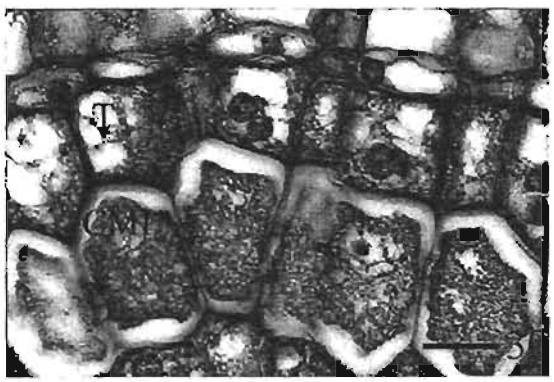
Fig. 33. *P. crenatiloba*. Se muestra un grano de polen bicelular, la célula vegetativa y la generatriz son del mismo tamaño. Escala = 14.5 μm.

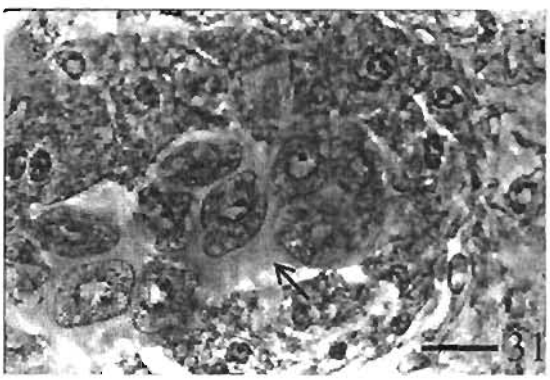
Fig. 34. *P. agnata*. Se muestra un grano de polen bicelular, la célula vegetativa es de mayor tamaño con respecto a la célula generatriz. Escala = 13.8 μm.

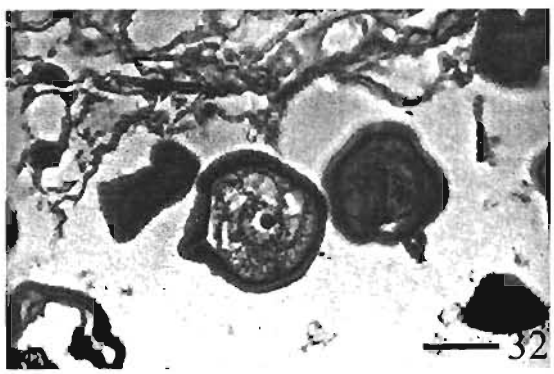

EN
M
T
27

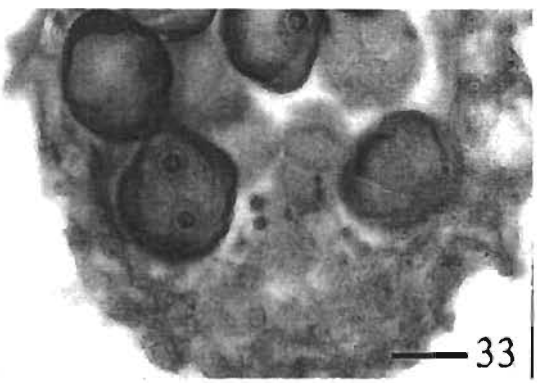

EN
28

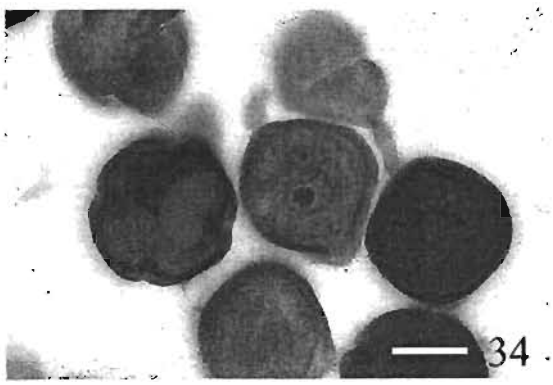

EN
E


T
CM


31


32


33


34

LAMINA VI. MORFOLOGIA DEL GRANO DE POLEN

Fig. 35. *Pinguicula agnata*. Grano de polen oblado. Escala = 12.7 μm.

Fig. 36. *P. agnata*. Grano de polen con vista polar pentacolporado . Escala = 12.9 μm.

Fig. 37. *P. agnata*. Grano de polen con ectoabertura. Escala = 13.1 μm.

Fig. 38. *P. agnata*. Grano de polen con la membrana lisa. Escala = 12.4 μm.

Fig. 39. *P. agnata*. Grano de polen con exina tectada perforada. Escala = 12.5 μm.

Fig. 40. *P. agnata*. Grano de polen prolado. Escala = 13.3 μm.

Fig. 41. *P.agnata*. Grano de polen con exina tectada perforada en la zona ecuatorial y escasamente tectada perforada en la zona polar. Escala = 7 μm.

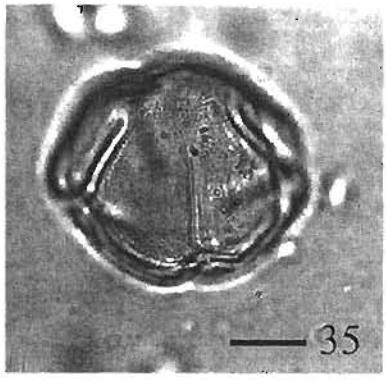
Fig. 42. *P. agnata*. Grano de polen en vista ecuatorial. Escala = 8 μm.

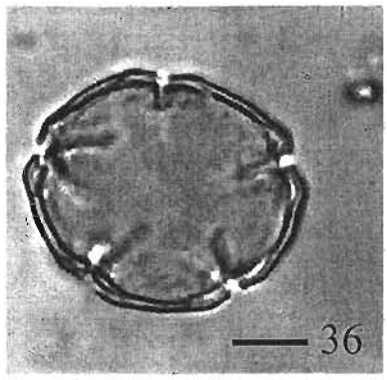
Fig. 43. *P. agnata*. Grano de polen pentacolporado en vista polar. Escala = 6 μm.

Fig. 44. *P. agnata*. Granos de polen con malformaciones. Escala = 11.3 μm.

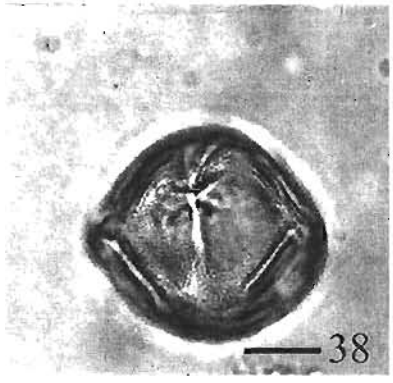
Fig. 45. *P. agnata*. Granos de polen maduros rodeados por restos de calosa (flechas). Escala = 15 μm.

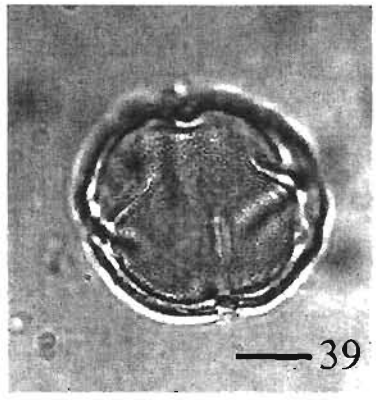
Fig. 46. *P. oblongiloba*. Vista panorámica con granos de polen oblados (flecha) y prolados (asterisco). Escala = 49 μm.

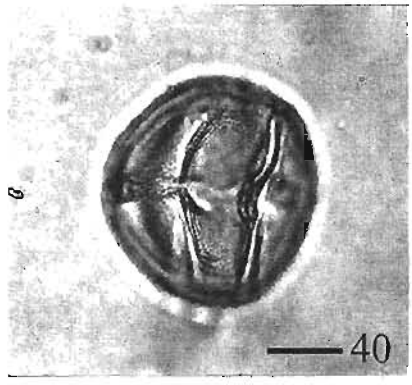

35

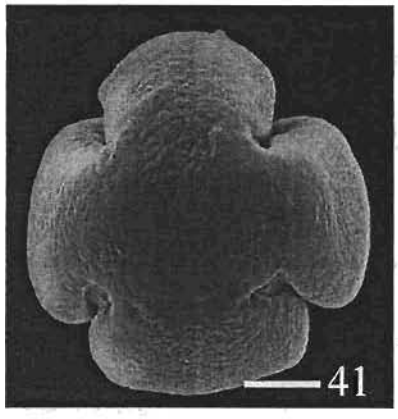

36

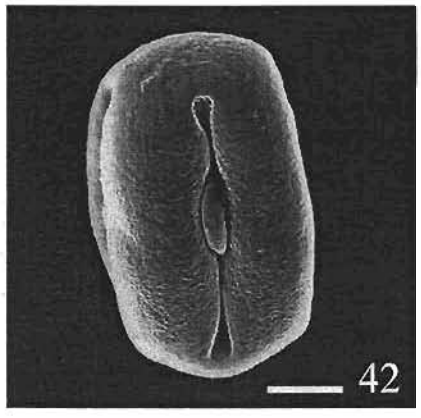
37

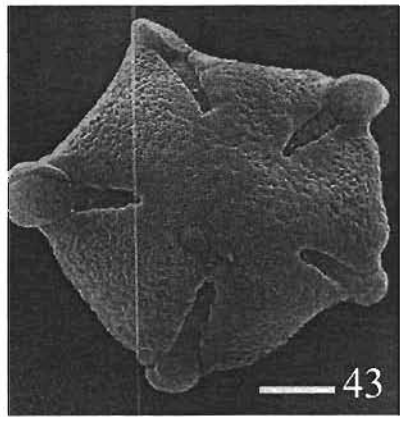

38

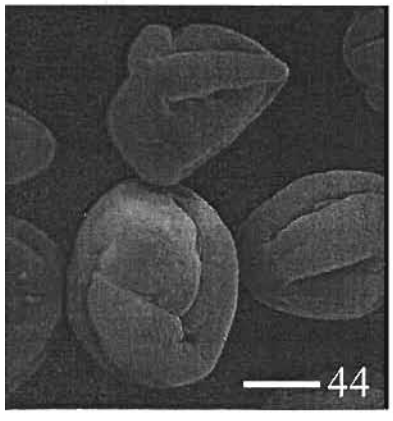

39

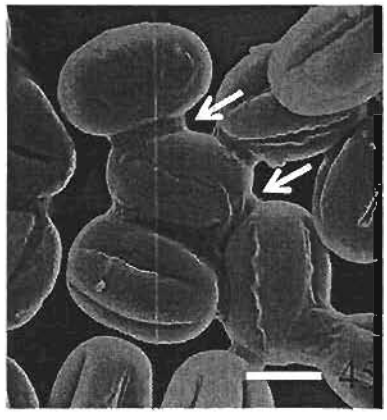

40

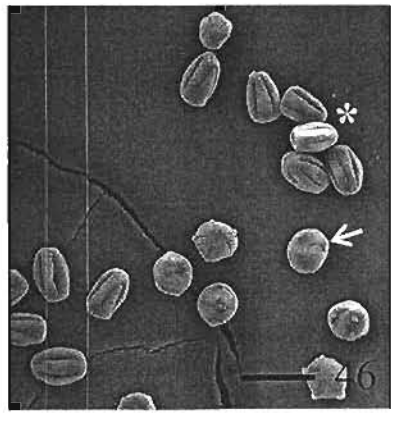

41


42


43


44


45


*
46

LAMINA VII. MORFOLOGIA DE LOS GRANOS DE POLEN.

Fig. 47. *Pinguicula oblongiloba*. Grano de polen tetracolporado en vista polar Escala = 5.3 μm.

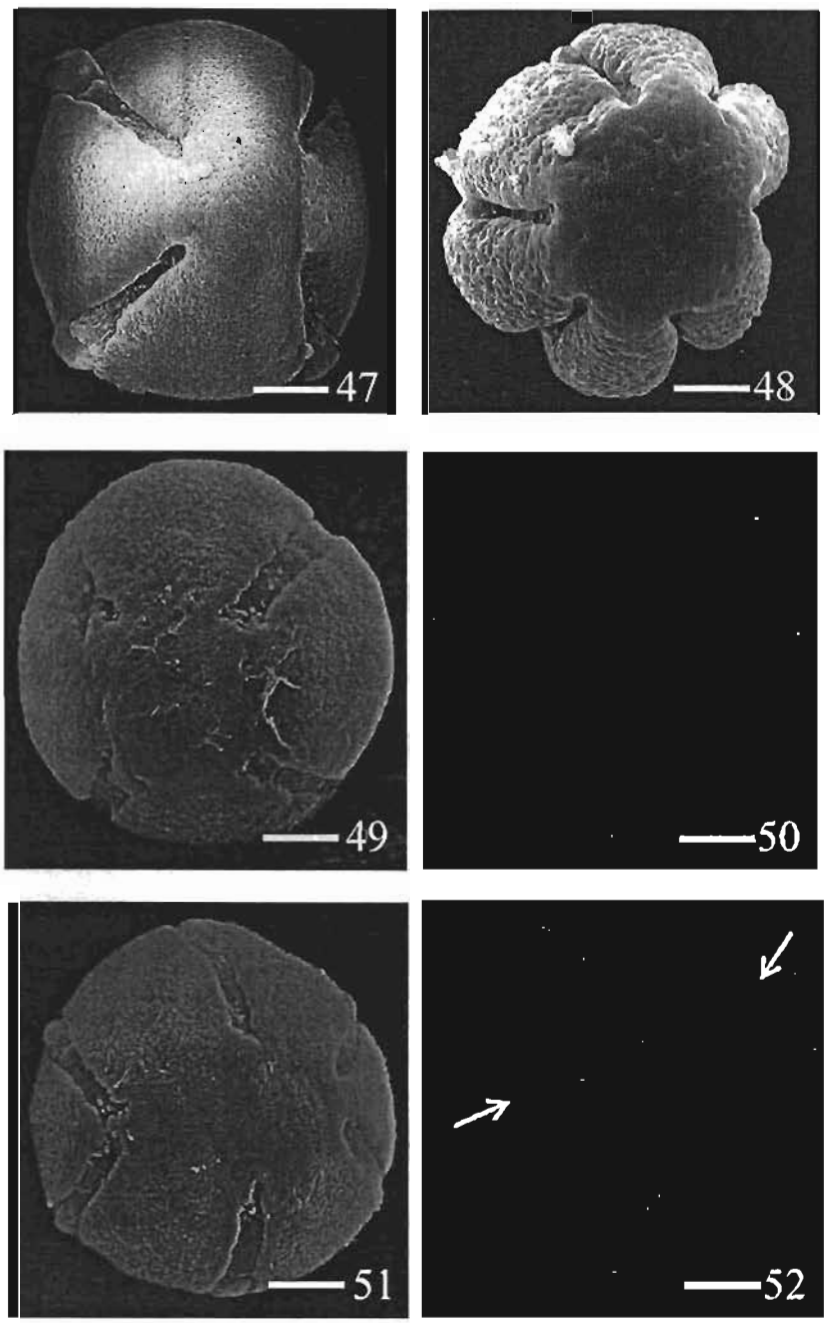
Fig. 48. *P. oblongiloba*. Grano de polen hexacolporado con la exina tectada perforada en la zona ecuatorial y exina escasamente tectada perforada en la zona polar. Escala = 4.5 μm..

Fig. 49. *P. crenatiloba* Grano de polen oblado tetracolporado en vista polar. Escala = 3 μm.

Fig. 50. *P. crenatiloba* Grano de polen oblado pentacolporado en vista polar. Escala = 3.5 μm.

Fig. 51. *P. crenatiloba.* Grano de polen oblado hexacolporado en vista polar. Escala = 4 μm.

Fig. 52. *P. crenatiloba.* Granos de polen unidos por restos de calosa (flechas). Escala = 18 μm


47
48
49
50
51
52

LAMINA VIII. MEGASPOROGENESIS Y MEGAGAMETOGENESIS

Fig. 53. *Pinguicula agnata.* Corte longitudinal de ovario. Se muestra la placenta globosa y libre central (PL) sobre una columna que surge de la base del ovario (OV). La flecha señala el tejido de la antera. Escala = 153 μm.

Fig. 54. *P. agnata.* Corte longitudinal de ovario. Se muestra a la protodermis (PR) delimitando a los estratos del tejido nucelar (NU). Escala = 76.5 μm

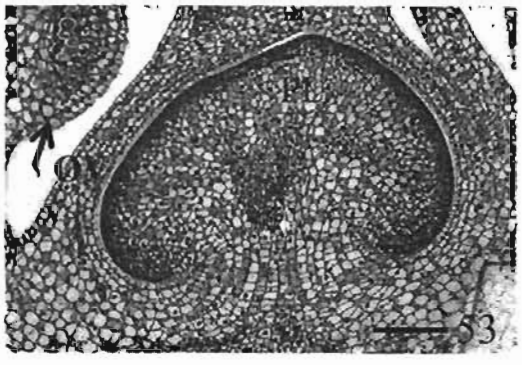
Fig. 55. *P. oblongiloba.* Corte longitudinal de ovario. Se muestra la diferenciación asincrónica de lóbulos o primordios de óvulo (flechas). En la esquina superior izquierda se observa tejido de la antera. Escala = 151 μm.

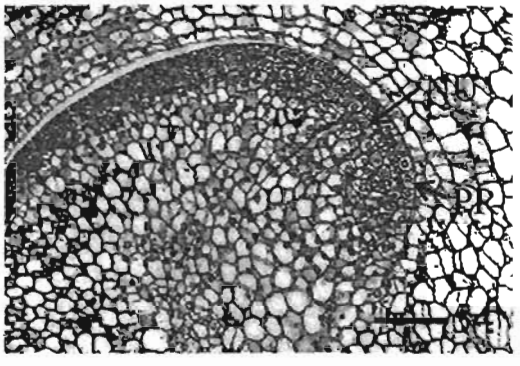
Fig. 56. *P. agnata.* Corte longitudinal de ovario. Acercamiento a los primordios de óvulo que consisten de tejido de la nucela (NU) delimitados por la epidermis nucelar (E). Escala = 38.6 μm.

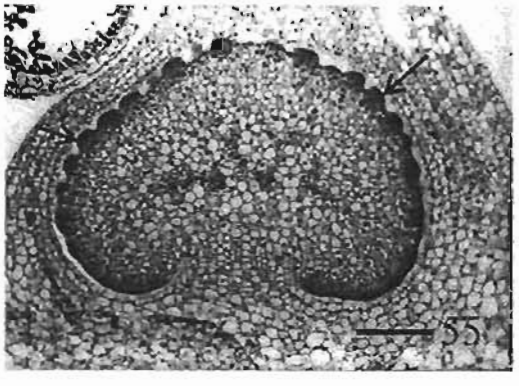
Fig. 57. *P. crenatiloba.* Corte longitudinal de primordio de óvulo. Se muestra a la célula arquesporial (CA) delimitada por la epidermis nucelar (E). Escala = 15.5 μm.

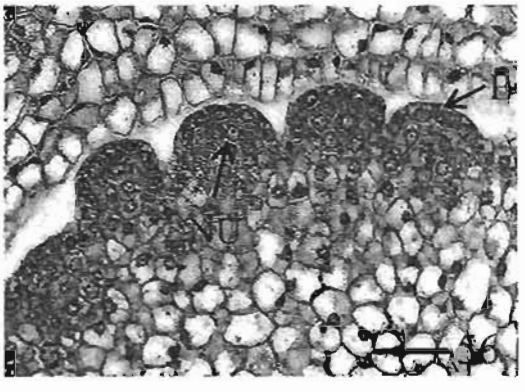
Fig. 58. *P. oblongiloba.* Corte longitudinal de primordio de óvulo. Se muestra a la célula madre de la megaspora (CME) rodeada por el tegumento (TG) que surge de la epidermis nucelar. Escala = 14.8 μm

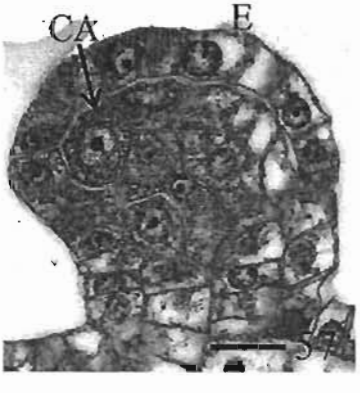
Fig. 59. *P. crenatiloba.* Corte longitudinal de óvulo. Se muestra a la megaspora funcional (MF) en el polo calazal rodeada por tejido nucelar (NU). Escala = 15 μm.

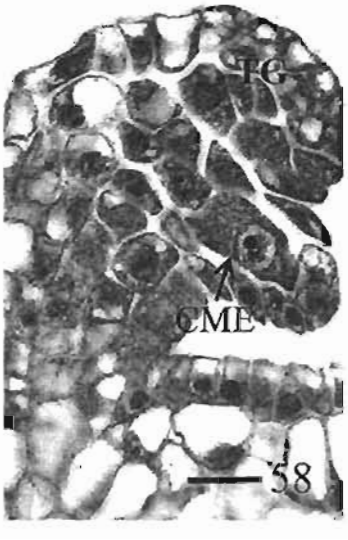

53

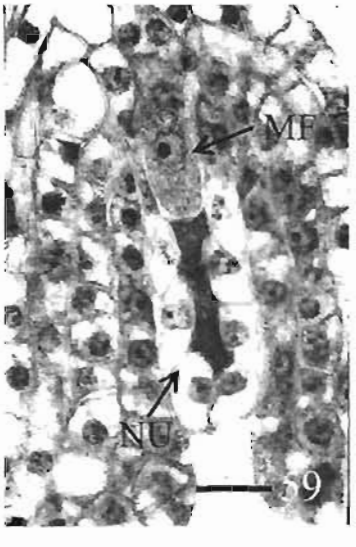

PR
54


55


E
NU
56


CA
E
57


TG
CME
58


MF
NU
59

LAMINA IX. FIGS. 60 a 63. MEGASPOROGENESIS Y MEGAGAMETOGENESIS. FIGS. 64 a 68. DESARROLLO DEL ENDOSPERMO HAUSTORIAL.

Fig. 60. *Pinguicula oblongiloba.* Corte longitudinal de óvulo. Se muestran dos megasporas funcionales una hacia el polo calazal y la otra hacia el polo micropilar. Las megasporas centrales (flecha) han degenerado. Escala = 15 μm

Fig. 61. *P. oblongiloba.* Corte longitudinal de óvulo. Se muestra a los núcleos polares del saco embrionario (flecha). Escala = 14.8 μm.

Fig. 62. *P. crenatiloba.* Corte longitudinal de óvulo. Se observa a la ovocélula (OC) flanqueda por las células sinérgidas (S). Escala = 14.7 μm.

Fig. 63. *P. oblongiloba.* Corte longitudinal de óvulo. Se muestra un óvulo anátropo, tenuinucelado y unitégmico con un corto funículo (F) sin tejido vascular. La flecha señala el micrópilo. Escala = 37.5 μm.

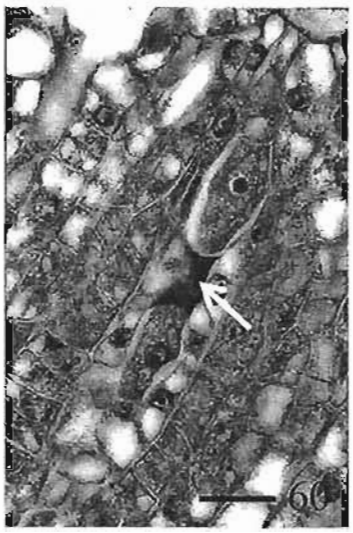
Fig. 64. *P. oblongiloba.* Corte longitudinal de óvulo. Se muestra el tubo polínico (flecha) entrando a través del micrópilo. Escala = 15 μm.

Fig. 65. *P. agnata.* Corte longitudinal de óvulo. Se muestra un óvulo fecundado, el tapete tegumentario (TT) degenera del micrópilo en dirección a la calaza. En el saco embrionario se observan restos de las sinérgidas (flecha) y del tubo polínico.(cabeza de flecha). Escala = 38.2 μm

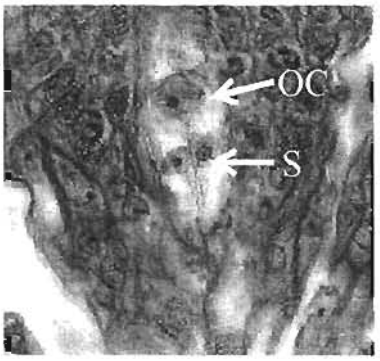
Fig. 66. *P. agnata.* Corte longitudinal de semilla. Se muestra al núcleo primario del endospermo (EC) y al cigoto (C). Escala = 74.3 μm.

Fig. 67. *P. agnata.* Corte longitudinal de semilla. Se muestran las divisiones transversales (flechas) del núcleo primario del endospermo. Las células adyacentes al micrópilo y la calaza darán origen a cámara endospérmica micropilar (CEM) y calazal (CEC) respectivamente. Escala = 37.3 μm.

Fig. 68. *P. crenatiloba.* Corte longitudinal de semilla. Se muestra al endospermo haustorial micropilar (EHM) y calazal (EHC). Las flechas indican las divisiones transversales del endospermo propiamente dicho. Escala = 75.4 μm.


60

61

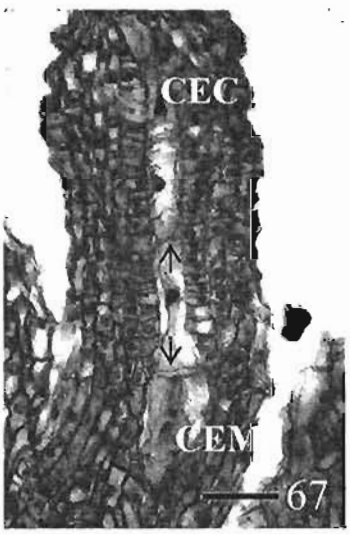

OC
S
62

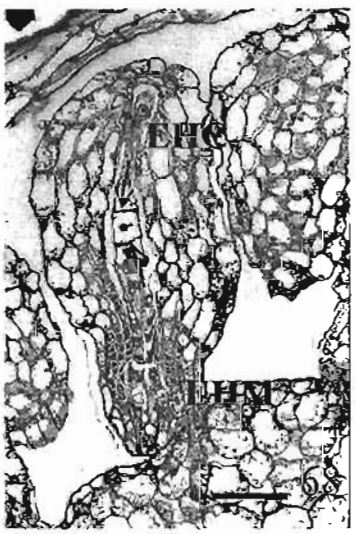
63

64

65

EC
C
66


CEC
CEM
67


EHC
EHM
68

LAMINA X. FIG. 69 a 75. DESARROLLO DEL ENDOSPERMO HAUSTORIAL. FIG. 76 a 77. DESARROLLO DEL ENDOSPERMO CELULAR Y EMBRIOGENESIS.

Fig. 69. *Pinguicula crenatiloba.*Corte longitudinal de semilla. Se muestran las numerosas células del endospermo haustorial micropilar (flechas) invadiendo el polo micrópilar. Escala = 40.3 μm.

Fig. 70. *P. crenatiloba.* Corte longitudinal de semilla. Se muestra al endospermo haustorial micropilar (EHM) consumiendo las células del tegumento (TG) localizadas hacia el micrópilo. Escala = 37.5 μm.

Fig. 71. *P. oblongiloba.* Corte longitudinal de semilla. Se muestra al endospermo haustorial micropilar (EHM) rodeando al suspensor (SU). Escala = 38.5 μm.

Fig. 72. *P. agnata.* Corte longitudinal de semilla. Se muestra al endospermo haustorial micropilar (EHM) invadiendo la zona que ocupó el suspensor. Escala = 37 μm.

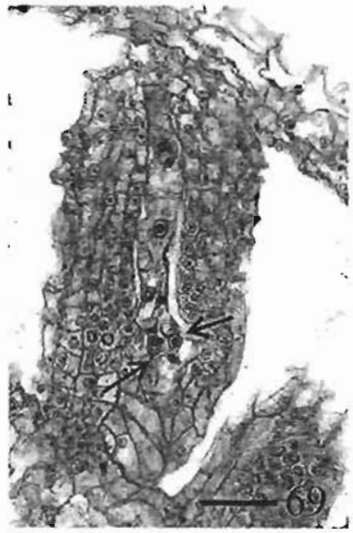
Fig. 73. P. oblongiloba. Corte longitudinal de semilla. Se muestra el micrópilo con el tapón celular (flecha). Escala = 149 μm.

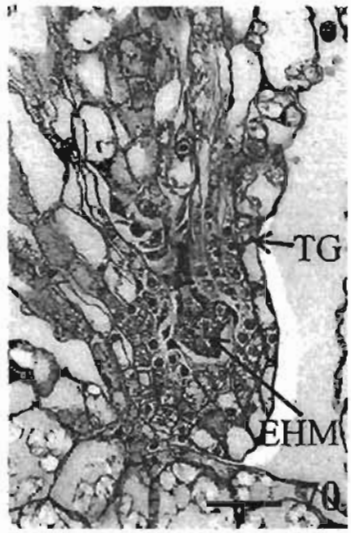
Fig. 74. *P. crenatiloba.* Corte longitudinal de semilla. Se muestra al endospermo haustorial calazal (EHC) invadiendo la zona de la calaza. Escala = 74 μm.

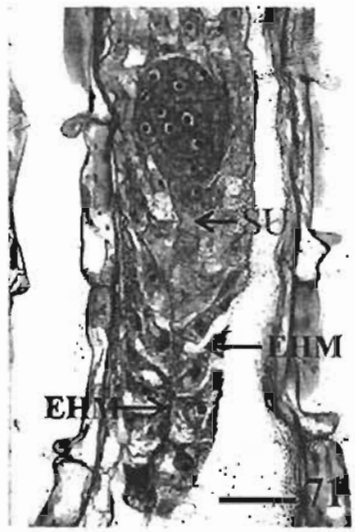
Fig. 75. *P. crenatiloba.* Corte longitudinal de semilla. Se muestra al endospermo haustorial calazal (EHC) consumiendo las células del tegumento (TG) de la zona calazal. Escala = 37.5 μm

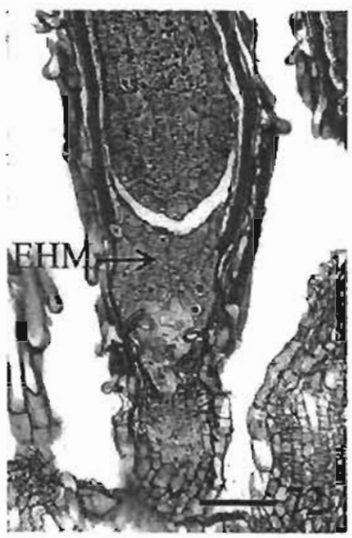
Fig. 76. *P. crenatiloba.* Corte longitudinal de semilla. Se muestran las divisiones transversales y longitudinales (flechas) de las células del endospermo celular (EC) propiamente dicho. Escala = 73 μm.

Fig. 77. *P. agnata.* Corte longitudinal de semilla. Se muestra el cigoto elongado (C) ocupando casi las ¾ 's partes de la longitud de la semilla. Escala = 38 μm.


69


TG
EHM
70


SU
EHM
EH
71


EHM
72

73

EHC
EHC
74

TG
EHC
75

EC
76

C
77

LAMINA XI. DESARROLLO DEL ENDOSPERMO CELULAR Y EMBRIOGENESIS.

Fig. 78. *Pinguicula agnata*. Corte longitudinal de semilla. Se muestra a la célula apical (ca) y a la célula basal (cb) del proembrión. Las cabezas de flecha indican las divisiones de las células del endospermo. Escala = 37.3 μm.

Fig. 79. *P. agnata*. Corte longitudinal de semilla. Se muestra la etapa de cuadrante del embrión y la división transversal de la célula ci. Escala = 36.5 μm.

Fig. 80. *P. agnata*. Corte longitudinal de semilla. Se muestra la etapa de octante del embrión y divisiones longitudinales y transversales (flechas) en el endospermo Escala = 37 μm.

Fig. 81. *P. crenatiloba*. Corte longitudinal de semilla. Se muestra un embrión globular con polisacáridos insolubles (flehas) en sus células. El suspensor (SU) casi ha desaparecido. Escala = 15 μm.

Fig. 82. *P. oblongiloba*. Corte longitudinal de semilla. Se muestra al endospermo rico en polisacáridos insolubles (flechas), y al embrión globular que consume al endospermo del micrópilo hacia la calaza. Escala = 99.6 μm.

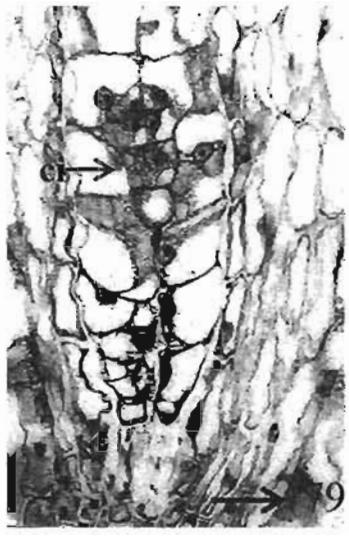
Fig. 83. *P. oblongiloba*. Corte longitudinal de semilla. Se muestra a las células del suspensor con polisacáridos insolubles (flecha). Escala = 37.2 μm.

Fig. 84. *P. agnata*. Corte longitudinal de semilla. Se muestra el inicio de la diferenciación de los cotiledones (flechas) y al suspensor (SU) con escasas células. Escala = 37.7 μm.

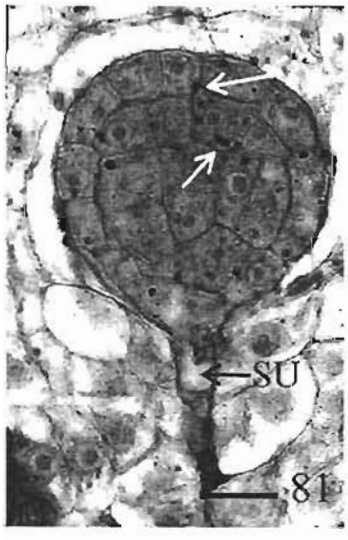
Fig. 85. *P. agnata*. Corte longitudinal de semilla. Se observa el embrión en etapa de corazón inmerso en 1-2 capas de células de endospermo (flechas). Escala = 37 μm.

Fig. 86. *P. oblongiloba*. Corte longitudinal de semilla. Se muestra al embrión con los cotiledones (CO) más largos que el eje formado por la radícula (R) y el hipocótilo (H) y a la testa uniestratificada (TS). Escala = 149 μm

ca
cb
78


79

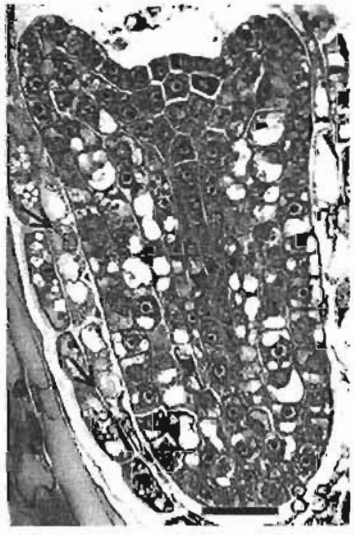
80

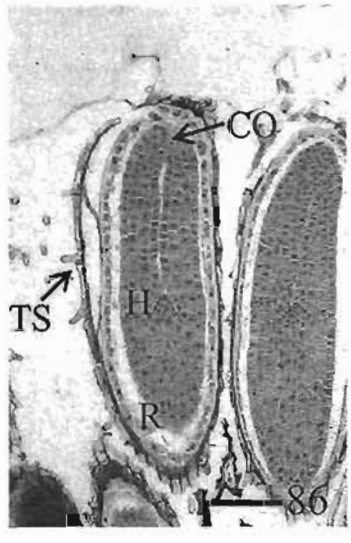

SU
81

82

83

SU
84


85


CO
TS
H
R
86

LAMINA XII. SEMILLA MADURA

Fig. 87. *Pinguicula crenatiloba*. Corte longitudinal de semilla. Se muestra al embrión con los cotiledones (CO) iguales o más cortos el eje formado por la radícula (R) y el hipocótilo (H) y a la testa uniestratificada (TS). Escala = 37 μm.

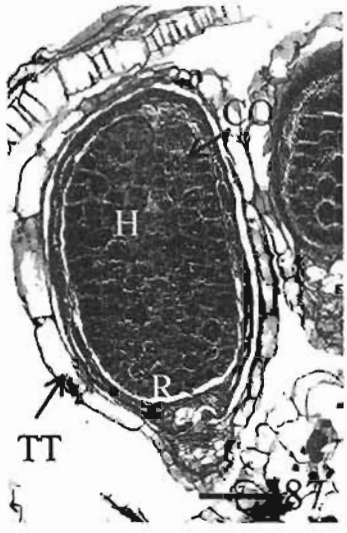
Fig. 88. *P. oblongiloba*. Corte longitudinal de se semilla. Se muestra un acercamiento a las células del embrión con cuerpos proteicos en el citoplasma y polisacáridos insolubles en las paredes celulares. Escala = 14.6 μm.

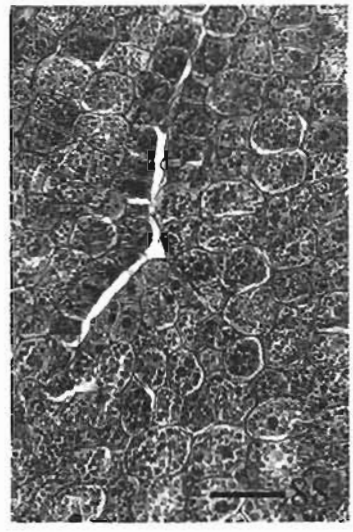
Fig. 89. *P. crenatiloba*. Corte longitudinal de semilla. Se muestra un embrión con un solo cotiledón (CO). Escala = 37 μm.

Fig. 90. *P. crenatiloba*. Corte longitudinal de fruto. Se muestran semillas con un cotiledón y semillas con dos cotiledones. Escala = 145.7 μm.

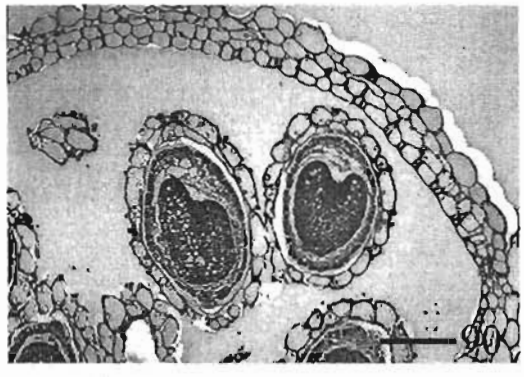
Fig. 91. *P. crenatiloba*. Se muestra una plántula con la segunda hoja cotiledonaria de menor tamaño (flecha). Escala = 148 μm.

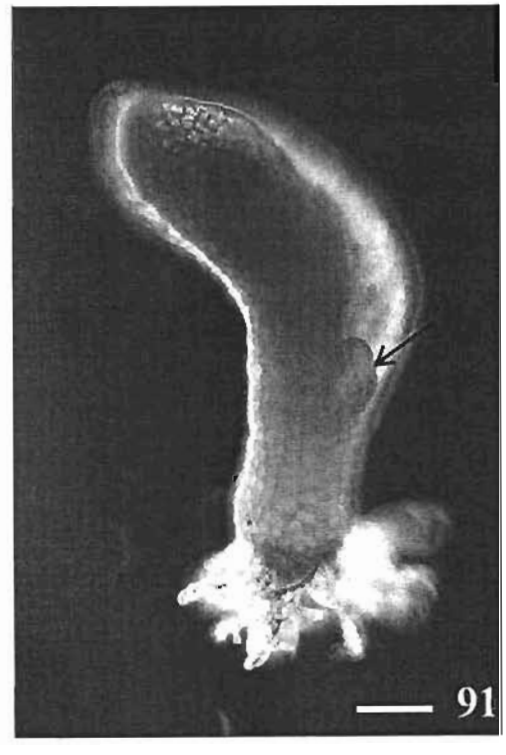
Fig. 92. *P. oblongiloba*. Se muestra una plántula en etapas avanzadas el desarrollo con la segunda hoja cotiledonaria de menor tamaño. Escala = 365 μm.

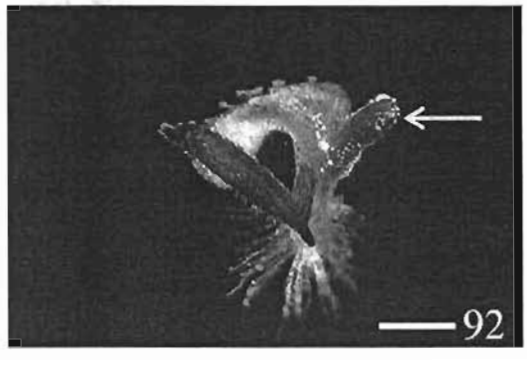

CO
H
R
TT
87


88

CO
89


90


91


92

LAMINA XIII. MICROMORFOLOGIA DE LA SEMILLA MADURA

Fig. 93. *Pinguicula crenatiloba*. Corte transversal de semilla madura. Se muestra a la testa uniestratificada (TS) y al endospermo (EC) reducido a una capa uniestratificada con las paredes periclinales engrosadas rodeando al embrión (EM). Escala = 14.3 μm.

Fig. 94. *P. agnata*. Corte transversal de semilla. Se muestran las cutículas (flechas) de la epidermis nucelar y de la epidermis interna del tegumento rodeando al endospermo uniestratificado. Se observa tejido del embrión (EM) y la testa (TS). Escala = 13.7 μm.

Fig. 95. *Pinguicula agnata*. Semilla madura. Se muestra la forma cilíndrica de la semilla con adelgazamientos muy marcados en el polo calazal (PC) y el polo micropilar (PM). Escala = 119 μm.

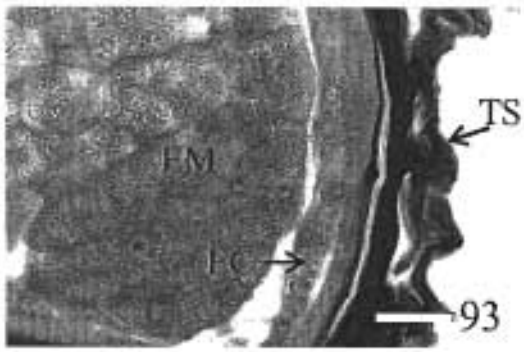
Fig. 96. *P. agnata*. Semilla madura. Se muestra a la testa reticulada formada por hileras longitudinales de células rectangulares con las paredes anticlinales uniformemente engrosadas con cimas que marcan los límites celulares. Escala = 27.4 μm.

Fig. 97. *P. oblongiloba*. Semilla madura. Se muestra la forma cilíndrica de la semilla con adelgazamientos en el polo calazal (PC) y el polo micropilar (PM). Escala = 113 μm.

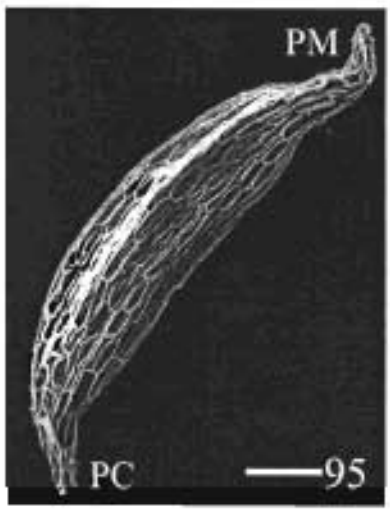
Fig. 98. *P. oblongiloba*. Semilla madura. Se muestra a la testa reticulada formada por hileras longitudinales de células rectangulares con las paredes anticlinales uniformemente engrosadas con papilas (flechas) en los vértices celulares. Escala = 29 μm.

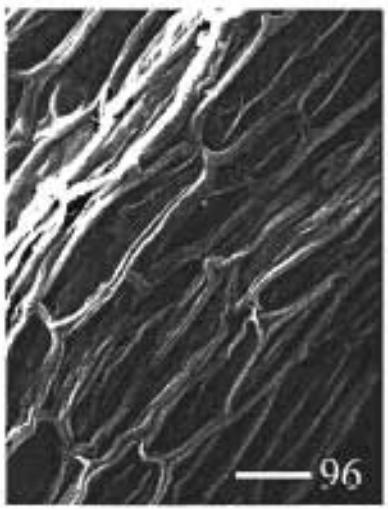
Fig. 99. *P. crenatiloba*. Semilla madura. Se muestra la forma obovoide de la semilla con el polo micropilar ensanchado (flecha). Escala = 59 μm.

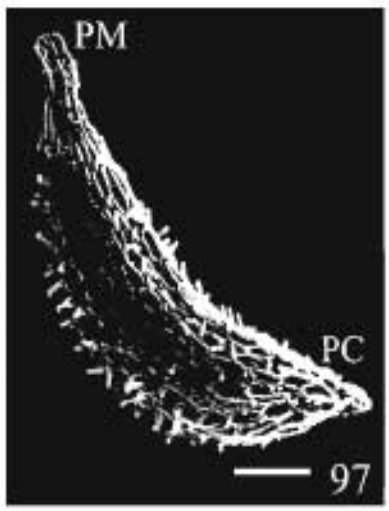
Fig. 100. *P. crenatiloba*. Semilla madura. Se muestra la testa verrugada formada por hileras longitudinales de células irregulares con las paredes anticlinales onduladas, los vértices celulares con papilas de ápices verrugados; las paredes periclinales son cóncavas y también presentan papilas (flechas). Escala = 29.4μm.

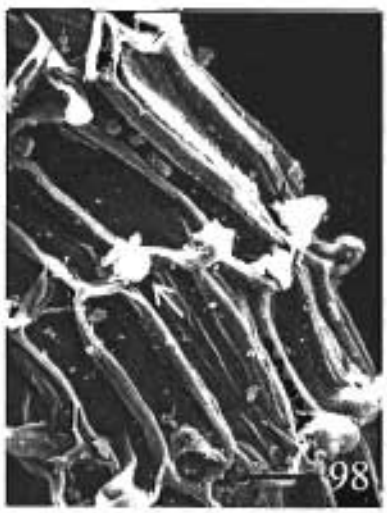

TS
FM
FC
93

FM
94

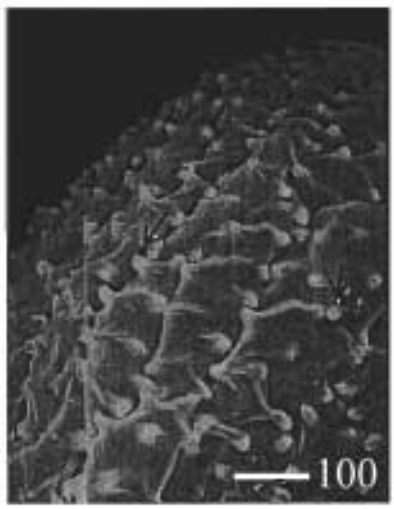

PM
PC
95


96


PM
PC
97


98

PM
99


100

VI. DISCUSIÓN

Los resultados de esta investigación muestran una clara uniformidad en el desarrollo de las estructuras reproductoras tanto masculinas como femeninas entre *Pinguicula agnata* subgénero *Isoloba*, *P. oblongiloba* subgénero *Pinguicula* y *P. crenatiloba* subgénero *Temnoceras*, lo cual sugiere que estos caracteres son expresados consistentemente en el género *Pinguicula*. Al parecer solo los caracteres morfológicos gruesos y los micromorfológicos de los granos de polen y de las semillas son útiles en medida limitada para la caracterización de los subgéneros (Cuadros 6, 7). Es posible que con estudios más finos de dichas estructuras se puedan observar y obtener caracteres que permitan diferenciar claramente a los subgéneros.

En *P. crenatiloba* algunas diferencias como la presencia del endotecio parcialmente biestratificado, alto porcentaje de granos de polen oblados, embriones con cotiledones cortos o iguales a la longitud del eje radícula-hipocótilo y diferencias en el tamaño y forma de la semilla, así como en la ornamentación de la cubierta seminal (Cuadro 7), la separan de las otras dos especies estudiadas.

Los caracteres embriológicos de *Pinguicula* son similares a los observados en *Utricularia*, pero es importante hacer notar que el último género, además, muestra otros caracteres en el desarrollo embriológico que no se han observado en *Pinguicula* (Anexo 2) (Kausik, 1938; Shivaramiah, 1964a, 1964b, 1967; Begum, 1965; Farooq, 1965a, 1966; Davis, 1966; Farooq y Siddiqui, 1967; Siddiqui, 1968, 1978a, 1978b; Khan, 1970; Johri *et al.*, 1992), y que serán discutidos en las siguientes secciones de este capítulo. En cuanto a *Genlisea* la escasa información disponible también será discutida.

ANDROCEO

Generalmente en el orden Lamiales se observan 4 estambres pero algunas veces, como en Lentibulariaceae y los miembros más avanzados de Scrophulariaceae los estambres se han reducido a 2. La combinación de flores zigomorfas con la presencia de dos estambres, pone de manifiesto la afinidad entre Lentibulariaceae y Scrophulariaceae (Khan, 1970; Judd *et al.*, 2002). Dentro de los caracteres florales del orden Lamiales destaca el hecho de que solo la familia Oleaceae se caracteriza por poseer flores actinomórficas con solo dos estambres, mientras que la mayoría de las familias tienen flores zigomorfas formando un patrón de 2 + 3. Solamente en la familia Buddlejaceae la flor se vuelve secundariamente radial con 4 pétalos (Anexo 1)

Una característica del desarrollo de las flores de *Pinguicula* y en general de la familia Lentibulariaceae lo presenta el retraso en el desarrollo de la parte posterior de la flor y el acelerado desarrollo de la parte anterior de la misma (Khan, 1954; Casper, 1966). Esta asincronía da como resultado que el androceo sea el primero de los verticilos sexuales en desarrollarse, lo cual sugiere una dicogamia en *Pinguicula* aunque la protandria es el proceso más común

El número de estambres en las familias Acanthaceae, Scrophulariaceae, Gesneriaceae y Lentibulariaceae fluctúa entre 2 y 4 (Judd *et al.*, 2002). En esta última familia, el androceo está situado en la parte anterior de la flor, el cual tiene solamente dos estambres con anteras dorsifijas y los filamentos están unidos a la corola (Casper, 1966; Fromm-Trinta, 1979; Taylor, 1989; Zamudio, 2000, 2001). En las especies de esta investigación se observaron siempre dos estambres, la presencia de más de dos estambres funcionales o estaminodios en el género *Pinguicula* (Wydler, 1857; Dickson, 1869), se ha interpretado como una anormalidad en el desarrollo del androceo (S. Zamudio, com. per). Los dos estambres de Lentibulariaceae han sido interpretados

como remanentes de un androceo pentámero ancestral (Subramanyam y Narayana, 1969). Sin embargo, no hay evidencias morfológicas que sugieran la reducción o modificación de los estambres (Narayana y Satyavathi, 1988) lo cual se corrobora en la presente investigación. Debido a la falta de evidencias morfológicas, sería conveniente llevar a cabo estudios específicos de desarrollo floral, con herramientas como el microscopio electrónico de barrido, que permitan seguir detalladamente las etapas de desarrollo desde el meristemo floral y poder establecer, si ese es el caso, en que momento detienen su desarrollo. Por último la pentamería a nivel de orden se presenta en Scrophulariaceae y Bignoniaceae. En este caso un quinto estambre se diferencia en un estaminodio (Anexo. 3) (Johri *et al*, 1992).

Las observaciones Casper (1966) y los resultados de la presente investigación (Cuadros. 6 y 7) coinciden al describir a las anteras maduras como secundariamente monotecadas por la degradación del tejido conectivo y de los septos de los esporangios. Estas observaciones podrían explicar el hecho de que Barnhart (1916) haya descrito en *Pinguicula vulgaris* anteras tanto monoesporangiadas o monotecas como biesporangiadas o bitecadas. En *Utricularia* las anteras mantienen durante su desarrollo sus características morfológicas y anatómicas, y no se ha observado la degradación de tejidos. En este género la antera madura puede ser biesporangiada (Shivaramiah, 1964a; Farooq, 1965a), tetraesporangiada (Khan, 1954; Farooq, 1966; Shivaramiah, 1967; Siddiqui, 1978c), pentaesporangiada (Khan, 1954) o hexasporangiada (Siddiqui, 1978c). Aunque para *Genlisea* no se menciona la degradación de tejidos en la antera, éstas son biesporangiadas y posteriormente se observan como monoesporangiadas (Fromm-Trinta, 1979), lo cual sugiere que podría haber un proceso de degradación de tejidos similar al observado en *Pinguicula* (Anexo 1).

GINECEO

Las tres especies de *Pinguicula* de esta investigación comparten en general con las especies de *Utricularia* el ovario súpero, unilocular y bicarpelar con un estilo hueco y corto, así como el estigma bilabiado con labios de diferente forma y función (Cuadro 6, Anexo 1) (Compton, 1909; Kausik, 1938; Khan, 1954; Slinger, 1954; Kausik y Raju, 1955; Farooq, 1964a, 1965a, 1965b, 1966; Farooq y Siddiqui, 1964, 1967; Shivaramiah, 1964a, 1964b, 1967; Farooq y Bilquis, 1966; Subramanyam y Narayana, 1969; Subramanyam y Narayana, 1978; Narayana y Satyavathi, 1988). Sin embargo existen diferencias en el patrón de las estructuras antes mencionadas. En *P. villosa* los labios del estigma son papilados, están enrollados hacia afuera y tienen mismas dimensiones (Heide, 1912), mientras que en *U. arcuata* (Farooq, 1965a), *U. uliginosa* (Farooq, 1965b) y *U. scandens* (Farooq y Bilquis, 1966) los labios muestran las misma diferencias pero están dirigidos hacia el canal estilar. Estas características morfológicas, así como la posición de los labios estigmáticos pudieran estar relacionadas con un probable proceso de autofecundación, lo cual se discutirá en el apartado correspondiente de esta discusión.

Una placentación libre central con una placenta esférica y masiva con numerosos óvulos observada en *Pinguicula agnata*, *P. oblongiloba* y *P. crenatiloba* (Cuadro 6) está también en las especies de *Utricularia* (Anexo. 1) (Khan, 1954; Slinger, 1954; Kausik y Raju, 1955; Farooq, 1964a, 1965a, 1966; Farooq y Siddiqui, 1964; Shivaramiah, 1964a, 1964b, 1967; Farooq y Bilquis, 1966; Subramanyam y Narayana, 1969; Subramanyam y Narayana, 1978; Narayana y Satyavathi, 1988). La ausencia de óvulos en la zona apical de la placenta se ha observado en *Utricularia* (Shivaramiah, 1964a; Farooq, 1965a, 1966) y en *Genlisea* (Fromm-Trinta, 1979), aunque en *Pinguicula*, Casper

(1966) menciona que esto es común, en las tres especies de esta investigación este estado de carácter no se observó.

En el orden Lamiales con excepción de las Gesneriaceae, que muestran placentación parietal y las Lentibulariaceae placentación libre central, el resto de las familias del orden tienen placentación axilar (Judd *et al.*, 2002). El ovario unilocular con placentación libre central de las Lentibulariaceae es una condición derivada, lo que se sustenta en el desarrollo ocasional de un septo incompleto en el ovario de *U. stellaris* var. *inflexa* (Farooq, 1964a), lo cual indica que la presencia de un septo completo pudo ser la condición ancestral. De igual forma, la presencia de una placenta bifurcada con tejido vascular en cada una de las placentas (Farooq, 1964a), sugiere que la condición ancestral en Lentibulariaceae fue probablemente un ovario bilocular con placentación axilar como es el caso de las Scrophulariaceae.

La placenta con tejido nutritivo es un carácter que solo se ha registrado en *Utricularia*. En este género la placenta presenta zonas con células que se caracterizan por ser de mayor tamaño con citoplasma denso rico en nutrimentos (Khan, 1970, Johri *et al.*, 1992). La presencia de este tejido nutritivo se ha relacionado con el comportamiento haustorial del saco embrionario y/o del aparato del huevo, y se discutirá en la sección relacionada con el comportamiento haustorial del saco embrionario.

TIPO DE DESARROLLO DE LA PARED DE LA ANTERA

Las especies de *Pinguicula* revisadas en esta investigación las estudiadas por Casper (1966) y las especies de *Utricularia* (Cuadro 7, Anexo 2) comparten el tipo dicotiledóneo de desarrollo de la pared de la antera, las características de las capas uniestratificadas de la pared de la antera, el tapete de tipo secretor con su doble origen y

el endotecio con engrosamientos fibrosos en forma de barra, Este último género además, se caracteriza por tener otros tipos de desarrollo de la pared de antera, como el monocotiledóneo (Begun, 1965; Farooq, 1965a) y el básico (Siddiqui, 1978a; 1978c).En la familia, *U. dichotoma* es la única especie en donde se ha detectado la coexistencia de estos dos tipos de desarrollo de pared de antera (Kausik y Raju, 1955, 1965a, 1965b, 1966; Begun, 1965;; Farooq y Siddiqui,1964, 1967; Shivaramiah, 1964a, Farooq, 1966; Farooq y Bilquis, 1966; Subramanyan y Narayana, 1969; Siddiqui,1978a, 1978b; Subramanyan y Narayana,1978; Narayana y Satyavathi, 1988).

En *Pinguicula* y *Utricularia* generalmente las capas de la pared de la antera son uniestratificadas, aunque el endotecio y/o el tapete pueden ser parcial o totalmente biestratificados en *U. arcuata*, *U. uliginosa*, *U. striatula* (Farooq, 1965a, 1965b, 1966), *U. scandens* (Farooq y Bilquis, 1966), *U. stellaris* (Farooq y Siddiqui, 1967), *U. dichotoma* (Siddiqui, 1978a) y *U. cornuta* (Siddiqui, 1978c). En contraste, en *Pinguicula*, se documentó en esta investigación el primer registro del endotecio parcialmente biestratificado en *P. crenatiloba* del subgénero *Temnoceras*. La condición bi- tetra o multiestratificada de las capas de la pared de la antera caracteriza a otras familias del orden Lamiales. Por ejemplo en Bignoniaceae el endotecio es multiestratificado y en Scrophulariaceae puede presentar de 2 a 6 estratos, mientras que en Oleaceae y Pedaliaceae el endotecio es biestratificado. Con respecto a la capa media, ésta puede ser biestratificada (Scrophulariaceae, Orobanchaceae, Pedaliaceae), triestratificada (Pedaliaceae) ó tetraestratificada (Bignoniaceae, Orobanchaceae) (Johri *et al.*, 1992). El tapete biestratificado observado en *Utricularia*, es un carácter que, dentro del orden, solo lo comparte con Oleaceae (Anexo 4).

El tapete de tipo secretor se encuentra en el orden Lamiales (Anexo 4) (Johri *et al.*, 1992; Judd *et al.*, 2002), aunque ocasionalmente en *U. scandens* las paredes de las

ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA

células tapetales se rompen y el citoplasma de estas células forma un coenocito dentro del lóculo (Farooq y Bilquis, 1966). Esta observación sugiere que probablemente el tapete de tipo plasmodial también se encuentra en Lentibulariaceae, específicamente en *Utricularia*. Si esto se confirma, esto representaría el primer registro de este estado de carácter a nivel de familia y de orden. Sin embargo este hallazgo debe ser corroborado, pues existe la probabilidad de que el uso de material biológico senescente por parte de Farooq y Bilquis (1966) haya conducido a una mala interpretación del tipo de tapete.

MICROSPOROGENESIS Y MICROGAMETOGENESIS

El tipo de microsporogénesis en las células madres de las microsporas observada en las especies de *Pinguicula* revisadas en este trabajo, corresponde al tipo sucesivo y es totalmente sincrónico (Cuadro 7). En contraste, en *Utricularia* además del tipo sucesivo también se presenta el tipo simultáneo. Sin embargo, a diferencia de lo que ocurre en *Pinguicula,* estos procesos ocurren también de forma asincrónica, observándose al mismo tiempo en el microsporangio tanto a las células madres de las microsporas como a las tétradas de microsporas y las microsporas libres uninucleadas (Maheshwari, 1950; Khan, 1954; Davis, 1966; Farooq, 1965b, 1966; Farooq y Bilquis, 1966; Shivaramiah, 1967; Siddiqui, 1978a, 1978c; Bhojwani y Bhatnagar, 1981). Es probable que tal asincronía se deba a una interrupción entre las conexiones plasmodésmicas de las células madres de las microsporas, en una etapa temprana del desarrollo.

Pinguicula y *Utricularia* tienen en común las tétradas tetraédricas de las microsporas. Sin embargo, en *Utricularia* además tiene tétradas isobilaterales, en forma de T, decusadas y romboidales, destacando el hecho de que un mismo esporangio tienen mas de un tipo de éstas (Khan, 1954; Farooq y Siddiqui, 1964a; Shivaramiah, 1964a,

1964b, 1967; Begun, 1965; Farooq, 1965a, 1965b, 1966; Farooq y Bilquis, 1966; Farooq y Siddiqui, 1964, 1967; Siddiqui, 1968, 1978a, 1978c). El caso extremo de esta diversidad se encuentra en *U. cornuta* (Siddiqui, 1978c) en la cual se han observado cinco tipos de tétradas: tetraédrica, decusada, romboidal, isobilateral y en forma de T (Anexo 2)

Así como en Lentibulariaceae, en las familias Scrophulariaceae, Acanthaceae, Pedaliaceae y Gesneriaceae son comunes las tétradas tetraédricas, isobilaterales y decusadas, mientras que a nivel de orden las tétradas en forma de T son las menos frecuentes (Anexo 4) (Johri *et al*, 1992).

El número de células en los granos de polen que están listos para la dispersión es un estado de carácter que distingue a *Pinguicula* y *Utricularia* (Anexo 2). En el género *Pinguicula* (Cuadro 7), así como en Scrophulariaceae, Acanthaceae y Gesneriaceae (Anexo 4), los granos de polen se dispersan en etapa bicelular. En *Utricularia* (con excepción de *U. graminifolia* (Begun, 1965›) los granos polen al dispersarse son tricelulares (Khan, 1954; Kausik y Raju, 1955; Farooq, 1965b; Farooq y Bilquis, 1966b; Farooq y Siddiqui, 1967; Shivaramiah, 1964a, 1964b, 1967; Siddiqui, 1968; 1978a; 1978c).

En *Pinguicula* las modificaciones morfológicas de los granos de polen suceden generalmente en el tamaño y la forma (Sohma, 1975a; 1975b; Taylor, 1989). Sin embargo, en *P. agnata, P. oblongiloba* y *P. crenatiloba* de esta investigación se observaron bajos porcentajes de granos de polen con modificaciones solo en sus formas (Cuadro 7). En contraste, *P. zecheri* presenta casi el 90 % de los granos de polen con diferencias tanto en la forma como en el tamaño. Estos resultados sugieren que *P. zecheri* es de origen hibrido aun en proceso de diferenciación y sin reproducción sexual (Zamudio y Ludlow-Wiechers, 1993). A diferencia de lo antes mencionado, en

Utricularia se señalan modificaciones como en el número elevado de células espermáticas (Khan, 1954; Farooq, 1965a; Farooq y Bilquis, 1966; Siddiqui, 1978c), también se han observado granos de polen con dos núcleos de gran tamaño (vegetativos) y dos núcleos pequeños (generatrices) que pueden o no estar separados por una delgada pared (Khan, 1954; Farooq, 1965a, 1965b; Farooq y Bilquis, 1966; Farooq y Siddiqui, 1967; Siddiqui, 1978b), en otros ejemplos, los granos de polen tienen 3-4 núcleos de igual tamaño (Begun, 1965; Siddiqui, 1968, 1978c). De igual forma se ha observado que las cuatro microsporas de la tétrada desarrollan una exina común que persiste hasta la dispersión del polen (Khan, 1954; Farooq, 1965a, 1965b), mientras que los granos de polen de gran tamaño y amorfos son también comunes (Sohma, 1975a, 1975b; Taylor, 1989). Estas y otras anormalidades que comúnmente forman parte de los granos de polen de *Utricularia* se encuentran resumidas en las investigaciones de Khan (1954), Kausik y Raju (1955), Farooq y Siddiqui (1964, 1967), Shivaramiah (1964a, 1964b, 1967), Begun (1965), Farooq (1965a, 1965b, 1966), Farooq y Bilquis (1966) y Siddiqui (1968, 1978a, 1978c). De acuerdo con Casper y Manitz (1975) y Araki (2000) las anormalidades morfológicas de los granos de polen están relacionadas con la esterilidad masculina de las especies y/o con los bajos niveles de germinación del polen.

COMPARACIÓN POLÍNICA

Dentro del orden Lamiales, la palinología de la familia Lentibulariaceae es la más conocida, principalmente la del género *Utricularia* (Thanikaimoni, 1966; Huynh, 1968; Casper y Manitz, 1975; Shoma, 1975a, 1975b; Taylor, 1989; Berger, 1998 trabajo inédito; Lobreau-Callen *et al.*, 1999), mientras que en los otros géneros se han realizado pocos estudios.

Las formas de los granos de polen observadas en esta investigación concuerdan con lo descrito en otras especies de *Pinguicula* (Sohma, 1975b; Zamudio y Ludlow-Weichers, 1993 Berger, 1998 trabajo inédito), *Utricularia* (Erdtman, 1952; Faegri e Iversen, 1964; Shoma, 1975a; Berger, 1998 trabajo inédito) y *Genlisea* (Erdtman, 1952; Fromm-Trinta, 1979; Berger. 1998 trabajo inédito). Estos granos de polen son prolados a prolado esferoidales, oblado esferoidales, suboblados o esferoidales.

La escultura de la exina en los granos de polen de la familia Lentibulariaceae es variable, se ha descrito como lisa o rugosa, principalmente en *Utricularia* (Kausik, 1938; Erdtman, 1952; Shivaramiah, 1964a, 1964b, 1967; Begum, 1965; Farooq, 1965a; Thanikaimoni, 1966; Huynh, 1968; Siddiqui, 1978a). Otros tipos de escultura observados en la familia son la exina tectada reticulada, tectada microreticulada, tectada psilada a escarbada, tectada escabrada perreticulada, tectada finamente reticulada o tectada perforada verrugada y tectada ligeramente reticulada a puntitegilada (Thanikaimoni, 1966; Khan, 1970; Heusser, 1971; Casper y Manitz, 1975; Sohma, 1975a,1975b; Fromm-Trinta, 1979, 1981; Johri *et al.*, 1992; Zamudio y Lux, 1992; Zamudio y Ludlow-Weichers, 1993; Berger, 1998 trabajo inédito; Zamudio, 2001). La excepción a estos patrones en la escultura se encuentra en *Utricularia neottioides* y *U. oliveriana* de la sección *Avesicaria* en las cuales la exina tiene espinas agudas y delgadas (Lobreau-Callen *et al.*, 1999). Estas son las únicas especies de la familia, que presentan la escultura de la exina muy ornamentada.

En Lentibulariaceae el número de aberturas en los granos de polen varía de 3 a 28. Las variaciones en este estado de carácter representan la diferencia más importante entre los géneros de esta familia. En *Genlisea* y *Pinguicula* los granos de polen son generalmente tricolporados a rara vez octacolporados (Erdtman, 1952, Casper, 1966; Heusser, 1971; Fromm-Trinta, 1979, 1981; Sohma, 1975b; Zamudio y Lux, 1992;

Zamudio y Ludlow-Weichers, 1993; Berger, 1998 trabajo inédito; Zamudio, 2001). En *Pinguicula* se han observado granos de polen tetra a heptacolporados, mientras que *Genlisea* estos son tri a tetracolporasos (Taylor; 1989; Jobson *et al.*, 2003). En contraste, en *Utricularia* son raras las especies que tienen granos de polen tri a tetracolporados.

Taylor (1989) considera que los granos de polen de *Pinguicula* son aparentemente similares en la forma y el número de aberturas a los tipos primitivos de *Utricularia*. Estos tipos primitivos se observan en las especies terrestres y epífitas cuyos granos de polen son oblados a prolados con 3-4 aberturas. El resto de las especies de *Utricularia* son consideradas como derivadas e incluye a las especies acuáticas, las cuales muestran granos de polen con un mayor número de aberturas, estas van de de 5 a 28 y generalmente son sinorados o sincolpado con un cinturón ecuatorial (Thanikaimoni, 1966; Huynh, 1968; Casper y Manitz, 1975; Shoma, 1975a, 1975b; Taylor, 1989; Berger, 1998 trabajo inédito; Lobreau-Callen *et al.*, 1999). Coincidiendo con la propuesta de Taylor (1989), las especies de *Pinguicula* hasta el momento estudiadas tienen granos de polen tetra a hexacolporados. Ejemplos de este caso son *P. cyclosecta*, *P. morarensis* y *P. moctezume* (Zamudio, 2001), así como en las especies de esta investigación: *P. agnata*, *P. oblongiloba* y *P. crenatiloba*. También existe el caso en *P. crenatiloba* la cual presenta granos hepta a octacolporados (Zamudio y Ludlow-Wiechers, 1993), lo cual difiere con los resultados de la presente investigación, en esta especie, no se observaron granos de polen con más de seis aberturas. En contraste con *Utricularia*, en *Pinguicula* tampoco se han observado granos de polen sinorados o sincolpados (Erdtman, 1952; Heusser, 1971; Sohma,1975b; Zamudio y Ludlow-Wiechers, 1993; Zamudio, 2001).

Para el género *Pinguicula*, Zamudio (2001) sugiere que la forma y el número de aberturas de los granos de polen no proporcionan estados de carácter que permitan diferenciar a las especies. Menciona que la exina debe ser estudiada a detalle con otras herramientas como el microscopio electrónico de barrido y transmisión para mostrar diferencias sutiles y determinar si existe alguna correlación entre la ornamentación y la ultraestructura de la exina con los subgéneros.

TIPO DE ÓVULO

En las tres especies de esta investigación los óvulos tienen un funículo corto que carece de tejido vascular. Son anátropos, tenuinucelados y unitégmicos con la epidermis interna del tegumento diferenciado en un tapete tegumentario, el cual delimita al saco embrionario (Cuadro 7). Estos resultados coinciden con las observaciones realizadas en *P. vulgaris* (Kopczynska, 1964), *Genlisea* (Fromm-Trinta, 1979, 1981) y, especies de *Utricularia* (Anexo 2). En este último género, también se han observado óvulos hemianátropos, ortótropos y anacampilótropos y es común que coexistan más de un tipo en un mismo ovario. Así mismo, existen estados intermedios entre el tipo anátropo y el hemianatropo y entre los óvulos ortótropos y hemianátropos (Kausik, 1935, 1938; Khan, 1953, 1954; Kausik y Raju 1955; Farooq, 1964a, 1965a,1965b, 1966; Farooq y Siddiqui 1964, 1965, 1967; Farooq y Bilquis, 1966; Shivaramiah 1964a, 1964b, 1967; Begum 1965; Farooq y Bilquis 1966; Siddiqui, 1968, 1978a, 1978c).

De acuerdo con varios autores, la variación observada en los óvulos de un mismo ovario no interfiere con la viabilidad, de manera que todos los óvulos son funcionales (Khan, 1954; Farooq, 964a, 1965a, Farooq y Bilquis, 1966). A nivel de orden, además de las Lentibulariaceae solamente en la familia Acanthaceae se desarrolla

más de un tipo de óvulo. En esta familia se han observado óvulos hemianátropos, campilótropos y anátropos, siendo este último el que predomina en el orden Lamiales (Anexo 4)(Johri *et al.*,1992).

MEGASPOROGENESIS Y MEGAGAMETOGENESIS

Las tres especies de esta investigación comparten la presencia de una célula arquesporial en posición hipodérmica (Cuadro 7). Este estado de carácter también se ha observado en *Utricularia* (Anexo 2) y en el resto de los miembros del orden Lamiales (Anexo 4). De igual forma, en este orden es común que el tejido arquesporial sea multicelular, es decir, con más de una célula arquesporial. En tales casos, solo una célula arquesporial se diferencia en la célula madre de la megaspora (Johri *et al.*, 1992). En contraste, en Lentibulariaceae, específicamente en el género *Utricularia*, todas las células arquesporiales, de 1 a 4, se diferencian en el mismo número células madres de la megaspora. Ejemplo de esto se observa en *U. reticulata* var. *parviflora*, en la cual las cuatro células arquesporiales se diferencian, cada una, en una célula madre de las megaspora (Khan, 1953; Kausik y Raju, 1965; Shivaramiah, 1964a; Begun, 1965; Farooq, 1965a, 1966; Farooq y Bilquis, 1966; Farooq y Siddiqui, 1967; Siddiqui, 1968, 1978b, 1978c; Shivaramiah *et al.*, 1975).

A pesar de estas variaciones, lo común en el orden Lamiales (Cuadro. 7, Anexo 2, 4) es que haya solo una célula arquesporial hipodérmica como funcional. La presencia de un mayor número de estas células, como en *Utricularia*, podría interpretarse como una desviación en el patrón de desarrollo.

En los géneros *Pinguicula* y *Utricularia* (Anexo 2) predominan las tétradas lineales de megasporas, coincidiendo con observado en el orden Lamiales (Anexo 4).

Sin embargo, en este orden las familias Lentibulariaceae, Bignoniaceae, Orobanchaceae, Oleaceae y Pedaliaceae presentan más de un tipo de tétrada de megaspora (Johri *et al.*, 1992). Siendo la familia Lentibulariacea, específicamente el género *Utricularia*, el que muestra la variación más amplia, ya que incluye además a las tétradas isobilaterales, en forma de T, romboidales, en forma de L y T invertida (Farooq, 1964a, 1965a, 1965b,1966; Farooq y Siddiqui, 1964, 1967; Kopczynska, 1964; Shivaramiah, 1964b; Farooq y Bilquis, 1966; Siddiqui, 1968; 1978b). Además en este género, los óvulos de un mismo ovario muestran diferentes tipos de tétrada de maegaspora. La mayor variación de este estado de carácter se presenta en *U. stellaris* var. *inflexa* con cinco tipos de tétrada funcionales: lineales, en forma de L, en forma de T invertida (⊥), en forma de T y decusadas (Farooq, 1964).

De acuerdo con Johri *et al.*, (1992) la presencia de una megaspora funcional en posición calazal que da origen a un saco embrionario monospórico de tipo *Polygonum* son estados carácter constantes en el orden Lamiales (Cuadro 7, Anexo2). Sin embargo en este trabajo se observó que en la familia Lentibulariaceae, los géneros *Pinguicula* y *Utricularia* pueden desarrollar 2, 3, ó 4 megasporas funcionales, cada una a partir de una megaspora de la tétrada. Invariablemente, en el género *Pinguicula* solo una de las megasporas funcionales sufre la mientras que en *Utricularia*, cada megaspora funcional pasa por la megagametogenesis para dar origen a un saco embrionario. La diferenciación de cada megaspora funcional puede ser sincrónica o asincrónica. En este último caso, los óvulos tienen sacos embrionarios en diferentes etapas del desarrollo (Farooq, 1964a, 1965a, 1966; Farooq y Siddiqui, 1964;; Farooq y Bilquis, 1966; Siddiqui, 1968, 1978b, 1978c; Shivaramiah *et al.*, 1975). La presencia de más de una megaspora funcional explica la poliembrionía observada en el género *Utricularia*.

Los sacos embrionarios en *Pinguicula* son siempre heptacelulares y octanucleados, mientras que en *U. stellaris* var *inflexa* (Farooq, 1964a), *U. vulgaris* var. *americana, U. stellaris* (Farooq y Siddiqui, 1965, 1967), *U. cornuta* y *U. dichotoma* (Siddiqui, 1978a, 1978c) tienen diferencias en la organización de los tejidos y el número de núcleos en el saco embrionario. Ejemplos de tales diferencias son: 1) la presencia de numerosos núcleos polares, 2) la desorganización del tejido calazal, 3) el aparato del huevo con solo dos células, 4) los sacos embrionarios con cuatro núcleos libres y nueve células o con siete núcleos libres, etc.

COMPORTAMIENTO HAUSTORIAL DEL SACO EMBRIONARIO

En el orden Lamiales, las familias que los conforman se caracterizan por presentar un tapete tegumentario que puede o no rodear por completo al saco embrionario (Anexo 4) (Davis, 1966; Johri *et al,* 1992). En este orden, la familia Lentibulariaceae se distingue por que sus géneros además de tener el tapete tegumentario tienen otros tejidos nutritivos en el óvulo y la placenta que contribuyen con la nutrición del embrión (Davis, 1966; Nagendran y Dinesh, 1989; Johri *et al,* 1992).

El tapete tegumentario solamente se presenta en *Pincuicula* (Crété, 1956a; Kopczynska, 1964; Khan, 1970; Johri *et al,* 1992), mientras que en *Genlisea* y *Utricularia*m, además del tapete tegumentario, la calaza, el micrópilo, y excepcionalmente el funículo, tienen tejidos nutritivos. El género *Utricularia* se distingue de los demás por ser el único que desarrolla tejido nutritivo en la placenta y asociado a esto, sacos embrionarios fuera de los tejidos del óvulo (Merl, 1915; Kausik, 1935, 1938; Khan, 1953,1954, 1970; Kausik y Raju 1955; Farooq 1964a, 1965a, 1965b,

1966; Farooq y Siddiqui 1964, 1965, 1967; Shivaramiah 1964a, 1964b, 1967; Begum 1965; Farooq y Bilquis 1966; Siddiqui, 1968, 1978a, 1978b, 1978c).

En las especies de esta investigación, así como en *P. vulgaris* (Kopczynska, 1964) los sacos embrionarios y/o el aparato del huevo, nunca salen del óvulo ni se proyectan más allá del micrópilo, como sucede en *Utricularia*. En este último género se menciona que el saco embrionario tiene un comportamiento haustorial debido a que sale total o parcialmente del óvulo e invade el tejido nutritivo de la placenta (Davis, 1966; Johri *et al.*, 1992). Se han descrito generalmente tres tipos de comportamiento haustorial, ninguno de los cuales se ha observado en *Pinguicula*. El primero es conocido como parcialmente intraovular. En este caso, los ápices de las dos sinérgidas o de una de ellas se extienden y salen a través del micrópilo hasta entrar en contacto con el tejido nutritivo de la placenta. Este comportamiento se ha observado en *U. wallichiana* (Shivaramiah, 1964b), *U. uliginosa* (Farooq, 1965b), *U. stellaris* (Farooq y Siddiqui, 1967) y *U. cornuta* (Siddiqui, 1978c). El segundo tipo es conocido como extraovular. En esta ocasión, se tiene que es el aparato del huevo el que sale totalmente del óvulo a través del micrópilo y entra en contacto con el tejido nutritivo de la placenta. Asimismo, en este sitio generalmente se lleva a cabo la fecundación. El tipo extraovular es el más común en las especies de *Utricularia* (Kausik, 1935, Khan, 1953, 1954; Kausik y Raju, 1955; Farooq, 1964a, 1965b,1966; Shivaramiah, 1964a, 1964b; Begun, 1965; Farooq y Siddiqui, 1965, 1967; Siddiqui, 1978c). El tercer tipo es conocido como intraovular y es el menos frecuente. En este caso, el saco embrionario permanece en el interior del óvulo, y es la epidermis externa del tegumento la que crece hasta alcanzar el tejido nutritivo de la placenta. Este comportamiento se ha observado en *U. flexuosa* (Khan, 1954), *U. stellaris* var *inflexa* (Farooq, 1964a), *U. arcuata* (Farooq, 1965a) y *U. scandens* (Farooq y Bilquis, 1966).

La ausencia de tejido vascular en el óvulo, de las especies estudiadas de *Pinguicula* y *Utricularia* sugiere que la fuente de nutrimentos para el desarrollo del embrión se encuentra en el tapete tegumentario, y en los tejidos nutritivos de la zona calazal, la zona micrópilar, el funículo y/o la placenta según el género de que se trate.

DESARROLLO DE LA SEMILLA

a) Endospermogénesis.

El endospermo de tipo celular y su diferenciación en haustorios en la región calazal y micropilar son estados de carácter que se presentan comúnmente en los géneros *Pinguicula* y *Utricularia,* así como en las familias Acanthaceae, Byblidaceae, Gesneriaceae, Pedaliaceae y Scrophulariaceae (Anexo 2 y 4) (Krishna, 1940a, 1940b; Davis, 1966; Kopczynska, 1964; Khan, 1970; Johri, *et al.*, 1992).

A diferencia de *Pinguicula,* en la cual los haustorios del endospermo no salen del óvulo y sólo degradan los tejidos de la calaza y el micrópilo, en las especies de *Utricularia* el endospermo haustorial micropilar es un tejido muy agresivo que puede salir del óvulo e invadir y absorber los nutrimentos del tejido nutritivo de la placenta.
De igual forma, el endospermo haustorial calazal hace lo propio tomando los nutrimentos de la calaza o del funículo (Compton, 1909; Kausik, 1935, 1938; Khan 1954; Kausik y Raju 1955, 1956; Farooq, 1965a, 1965b, 1966; Farooq y Bilquis 1966; Farooq y Siddiqui 1967; Shivaramiah 1967, Siddiqui, 1968, 1975, 1978a, 1979; Begun 1969; Siddiqui y Farooq 1974; Shivaramiah *et al*, 1975; Siddiqui, 1978b; Johri *et al.*, 1992).

La invasión y degradación gradual de los tejidos por parte del endospermo haustorial tanto calazal como micropilar se asocia con el desarrollo de la semilla. Estas estructuras funcionan como una vía de entrada de nutrimentos para el embrión. En todas

las especies investigadas de Lentibulariaceae, Scrophulariaceae, Acanthaceae, Gesneriaceae, Byblidaceae y Pedaliaceae el endospermo propiamente dicho surge de las células centrales situadas entre la cámara calazal y micropilar (Johri, *et al.*, 1992)

b) Embriogénesis

Dentro del orden Lamiales, solamente en la familia Lentibulariaceae, específicamente en el género *Pinguicula*, la división oblicua de la célula apical del proembrión provoca una asimetría, la explica el hecho de que algunos embriones tengan un solo cotiledón (Haccius y Hartl-Baude, 1956; Ibannain y Vallade, 1989; Degtjareva *et al.*,2004). De acuerdo con la secuencia del desarrollo observada en esta investigación y coincidiendo con lo observado por Haccius y Hartl-Baude (1956) e Ibannain y Vallade (1989), como resultado de la división oblicua antes mencionada se producen dos células de diferente tamaño. La célula de mayor tamaño da origen al cotiledón que se observa en las semillas maduras, mientras que la célula de menor tamaño permanece indiferenciada hasta la germinación de la semilla. Bajo el estímulo de la germinación, dicha célula se reactiva y origina al otro cotiledón. El hecho de que coexistan semillas con embriones con un cotiledón y otras cuyos embriones presentan dos cotiledones, sugieren que una vez que se ha diferenciado el proembrión bicelular, éste, puede sufrir tanto divisiones longitudinales como oblicuas.

El grado de diferenciación de los embriones en las semillas maduras de los géneros *Pinguicula* y *Utricularia* es contrastante (Anexo 2). En *Pinguicula*, los embriones están morfológica y estructuralmente bien diferenciados, mientras que en *Utricularia* son indiferenciados. Estos últimos embriones, tienen por una región compuesta por tres o cuatro estratos de células pequeñas de naturaleza meristemática. El resto del cuerpo del embrión está formado por células poligonales de mayor tamaño con

gránulos de almidón como material de reserva. En estos embriones los cotiledones, la plúmula y la radícula están ausentes. Ellos son generalmente esféricos, discoidales o elipsoidales, sin ningún tipo de polaridad. En muy pocos casos hay ligeros indicios de lo que podrían ser los cotiledones o una corta plúmula (Khan, 1954, 1970; Farooq, 1958; Farooq y Siddiqui, 1964, 1967; Farooq, 1965a, 1966; Shivaramiah, 1965; Farooq y Bilquis, 1966; Siddiqui, 1968, 1975, 1978b, 1978c; Siddiqui y Farooq, 1974; Kondo *et al.*, 1978; Taylor, 1989). Sin embargo de forma similar a lo que sucede en Orobanchaceae y Orchidaceae, los embriones de *Utricularia* nunca dan origen a una verdadera radícula, plúmula o cotiledones (Judd *et al.*, 2002). En *Genlisea* aún no se tiene información sobre la anatomía y morfología de los embriones, pero se ha propuesto que son similares a los observados en *Utricularia* (Jobson y Albert, 2002). La presencia de embriones indiferenciados es un estado de carácter poco frecuente y generalmente se observan en especies saprófitas o parásitas, como en las familias Cuscutaceae y Orobanchaceae (Tiagi, 1951; Bhojwani y Bhatnagar, 2000; Judd *et al.*, 2002).

En *Pinguicula* las zonas meristemáticas de los embriones maduros corresponden a los meristemos de la radícula y de la plúmula, que al diferenciarse dan lugar a una planta con raíz, tallo, hojas y flores respectivamente. Por su parte, la zona meristemática de *Utricularia* da origen a primordios de trampas, estolones o primordios foliares (Kondo *et al.*, 1978). En *Utricularia* y *Genlisea* las trampas son las primeras estructuras en diferenciarse. Posteriormente se forman los reducidos cotiledones, los cuales, no son fotosintéticos, por lo que las plantas dependen de la captura de presas para la obtención de compuestos orgánicos. El hecho que las trampas sean las primeras estructuras en diferenciarse, se ha interpretado como una alta dependencia a la carnivoría de estos grupos (Müller *et al.*, 2004).

La poliembrionia en Lentibulariaceae, solo se conoce en *Utricularia* (Farooq, 1965a). En este género los embriones adventicios pueden diferenciarse de las células del proembrión o de las células del tegumento. En este último caso, en los óvulos no fecundados, las células del tapete tegumentario degradan sus paredes transversales formando una cavidad o nódulo, en cuyo interior se localizan los núcleos de cada una de las células. Posteriormente, los nódulos invaden el espacio que ocupó el saco embrionario y los núcleos libres originan embriones adventicios (Khan, 1963, 1970; Farooq, 1964a; Farooq y Siddiqui, 1964a). Este tipo de embriones se desarrollan también partir de las sinérgidas. En otras familias del orden Lamiales, el origen de los embriones adventicios es de las células sinérgidas como en Plantaginaceae y Oleaceaeo; o de las células del suspensor como sucede en Acanthaceae y Scrophulariaceae (Johri *et al.*, 1992)

Dentro de las especies del género *Pinguicula,* se ha señalado que *P. lignicola* es la única que se caracteriza por presentar viviparidad (C. Panfet, com. per; S. Zamudio, com. per.). En el resto de las especies estudiadas de este género, el proceso de germinación de la semilla y crecimiento de la nueva planta se lleva a cabo una vez que las semillas se han dispersado, nunca en el interior del fruto. Las primeras observaciones de este estado de carácter en Lentibulariaceae corresponden a las realizadas en *Utricularia* (Merl, 1915; Farooq, 1965a; Farooq y Siddiqui, 1967; Khan, 1970; Taylor, 1989). En este último género, el embrión maduro produce dos o más primordios foliares, a partir de las células de naturaleza meristemáticas y sucede cuando las semillas se encuentran adheridas a los restos del tejido de la placenta y el fruto está unido a la planta madre.

POLINIZACIÓN Y FECUNDACIÓN EN LENTIBULARIACEAE

Diversas observaciones han mostrado que las flores de *Utricularia* son visitadas por miembros de himenoptera, diptera y lepidoptera (Taylor, 1989). En el caso de las especies de *Pinguicula* de ambientes templados y tropicales no se conocen con certeza a los polinizadores. Sin embargo, de acuerdo con las observaciones de S. Zamudio (com. pers.) los polinizadores de las especies tropicales del género *Pinguicula* podrian ser pequeñas mariposas. En contraste, las especies árticas y subárticas las flores son visitadas por pequeñas moscas (Muscidea, Anthomyiidae, *Diptera* y Syrphidae), abejas, pequeñas mariposas (Geometridae), escarabajos, lepidópteros diurnos, y abejorros (Müller, 1881 citado en Molau, 1993; Heide, 1912; Molau, 1993).

A pesar de la presencia de polinizadores, la autopolinización es común en *Utricularia* (Taylor, 1989; Jérémie, 1989). En este género, a diferencia de lo observado en *Pinguicula* (Casper, 1966; Zamudio-Ludlow-Weichers, 1993), los granos de polen germinan en el interior de las anteras indehiscentes. Esto ha llevado a plantear que la cleistogamia es un proceso que ocurre normalmente en *Utricularia* (Khan, 1954; Farooq, 1964; 1965a; 1966; Farooq y Bilquis, 1966, Farooq y Siddiqui, 1967; Kondo, 1972; Siddiqui, 1978c). En casos como *U. dimorphantha* y *U. geminiscapa* la inflorescencia presenta flores casmógamas en el ápice y cleistógamas en la base. Las flores cleistógamas generalmente tienen corolas reducidas con respecto a las casmógamas. Este dimorfismo puede deberse a factores ambientales, posiblemente humedad y temperatura durante la ontogenia del escapo (Taylor, 1989). Por otra parte, las investigaciones realizadas por Kondo (1972) mostraron que el número de flores cleistógamas es tres veces mayor que el de las flores casmógamas.

Aunque las flores parecen estar adaptadas a la polinización por insectos, las especies árticas *Pinguicula alpina, P. vulgaris* y *P. villosa,* son autocompatibles (Heide, 1912). Las observaciones que apoyan esta afirmación se realizaron en 1)*P. vulgaris*, en la cual el labio anterior del estigma está enrollado de tal manera que la superficie receptiva entra en contacto con el polen de la misma flor; y 2) en *P. villosa* el estigma no cubre por completo a las anteras, de manera que los granos de polen liberados se depositan y germinan en el estigma papiloso de la misma flor.

Tanto en *Utricularia* como en *Pinguicula* la autogamia es común en los ambientes árticos y templados, en los cuales los polinizadores son escasos (Jérémie, 1989). Además en el primero de estos géneros, la autogamia se ha observado en especies donde el lóbulo anterior o receptivo del estigma, entra en contacto con los estambres en el momento de la dehiscencia de las anteras, de manera que las flores son capaces de producir semillas usando su propio polen ((Johri *et al.,* 1992; Araki, 2000). Se ha observado que cuando los insectos no visitan a las flores casmógamas de *U. cornuta* y *U. juncea,* los bordes del estigma se enrollan hasta que la zona receptiva del estigma queda en contacto con las anteras dehiscentes. Con esta modificación morfológica, la autogamia ocurre, pudiendo ser ésta la única forma de polinización de estas especies (Kondo, 1972). Conclusiones similares se han reportado para *Pinguicula* (Oliver, 1895 citado en Kondo, 1972) y *Genlisea* cuyas especies también están adaptadas a la polinización por insectos (Taylor, 1991).

Uno de los mecanismos que evita la autopolinización es la dicogamia, la cual estimula, a la fecundación cruzada (Eguiarte *et al.*, 1999). El primer registro de la dicogamia en la familia Lentibulariaceae corresponde a la especie ártica *Pinguicula alpina*. En esta especie las anteras y los granos de polen se desarrollan antes que los óvulos y que el estigma sea receptivo (Heide, 1912). Este mecanismo se ha encontrado

en las especies *P. agnata*, *P. oblongiloba* y *P. crenatiloba*, en estas, los granos de polen se desarrollan y maduran antes que los óvulos, y las anteras abren y dejan expuesto el polen antes de que el estigma sea una estructura receptiva.

Otro mecanismo floral observado en Lentibulariaceae que reduce la autopolinización es la hercogamia. En este caso la separación espacial de los órganos sexuales masculinos y femeninos es una barrera para evitar la autopolinización. En *Utricularia transrugosa* (Slinger, 1954), se describe por primera vez la rotación de 180^0 de las anteras a consecuencia de la torsión que sufren los filamentos en su base. Esta rotación coloca a las anteras hacia la boca del espolón y lejos del ovario y del estigma. Este separación de los verticilos sexuales se registra por primera vez en *Pinguicula agnata*, *P. oblongiloba* y *P. crenatiloba*. En estas especies los estambres sufren una rotación gradual que provoca un cambio en la disposición de las anteras. En la antesis, las anteras maduras dehiscentes quedan dirigidas hacia el espolón, de está forma los granos de polen se adhieren a la superficie abaxial y no receptiva del estigma o caen en el interior del espolón.

En las especies de *Pinguicula* y *Utricularia*, la ubicación de las anteras maduras con respecto al estigma, así como el hecho de que los granos de polen de la misma flor caigan al interior del es espolón, sugieren que se lleva a cabo la polinización cruzada, debido a que los granos de polen deben ser removidos y transportados por un polinizador a otras flores. Al respecto Heide (1912) y Schnell (1976) argumentan que debido a la ubicación de las anteras en el tubo de la corola y a estar totalmente cubiertas por el labio anterior del estigma dehisciendo por debajo de éste, se requiere la intervención de un polinizador para la remoción de los granos de polen. Estos autores coinciden en señalar que cuando el polinizador introduce la parte anterior de su cuerpo en el tubo de la corola, este, deposita los granos de polen de otra flor sobre la zona

receptiva del estigma (Fig. 101A). Una vez dentro, el polinizador toma los granos de polen y al retirarse dobla en sentido contrario el labio anterior del estigma (Fig. 101B). Bajo estas circunstancias se evita la autopolinización. Durante el tiempo que dura la antesis (aproximadamente 20 días), las flores están expuestas a la visita de los polinizadores.

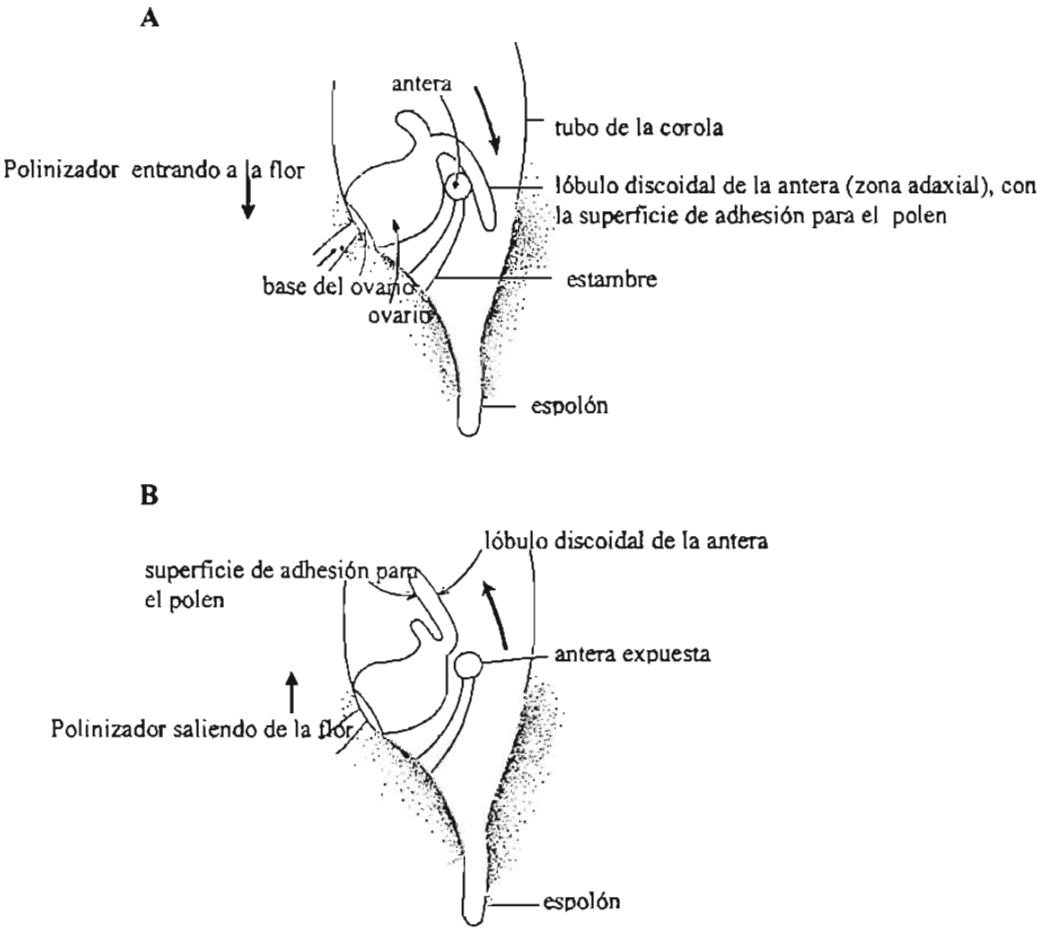


Fig. 101. Flor de Lentibulariaceae. A. Muestra la posición que guardan las estructuras reproductoras en el momento en que el polinizador entra a la flor y deposita los granos de polen en la zona receptiva del estigma. B. Cuando el polinizador se retira de la flor, dobla el labio discoidal del estigma evitando la autopolinización. (Schnell, 1976).

Las especies de esta investigación, así como *P. alpina*, muestran los rasgos morfológicos relacionados con la fecundación cruzada, en estas especies la hercogamia es clara y evita la autopolinización. En otras especies como *P. vulgaris* y *P. villosa* la hercogamia se ha descrito como parcial, en estos casos el estigma no cubre por completo a las anteras, y aunque se observaron polinizadores en las poblaciones de estas especies, se ha señalado que son autocompatibles (Molau, 1993).

De acuerdo con el postulado de Bawa y Beach (1981) en un mismo grupo o género de plantas se pueden presentar flores con polinización cruzada y la autopolinización. En el caso de las especies que presentan polinización cruzada las flores flores xenógamas son grandes y generalmente olorosas, mientras que las flores que se autopolinizan son poco vistosas y generalmente son pequeñas. De acuerdo con la información recabada, las flores de los diferentes géneros de Lentibulariaceae muestran caracteres morfológicos que favorecen la polinización cruzada por insectos y la autopolinización. Los atributos que favorecen la polinización cruzada son la presencia de flores zigomórficas con corolas bilabiadas, la rotación de las anteras hacia la boca del espolón en donde caen los granos de polen, el espolón mismo como estructura nectarífera, la presencia de tricomas no glandulares en la cara abaxial del estigma o zona no receptiva en donde quedan atrapados los granos de polen de la misma flor, la asincronía en el desarrollo y maduración de los gametos masculinos y femeninos. Ahora bien, en las flores que se autopolinizan se han observado diferentes modificaciones en la morfología de la flor entre las cuales destaca la maduración y germinación de los granos de polen en el interior de las anteras indehiscentes, el estigma en forma de cuenco en donde los granos de polen entran en contacto con una sustancia viscosa secretada por el estigma. También se ha observado que las anteras abren cerca de la zona receptiva del estigma (Kausik y Raju, 1955). Por último, la sincronía en la maduración de los

gametos masculinos y femeninos observada en *Utricularia* es otra adaptación que favorece la autopolinización (Khan, 1954; Farooq, 1964; 1965a; 1966; Farooq y Bilquis, 1966, Farooq y Siddiqui, 1967; Siddiqui, 1978c).

MORFOLOGIA Y MICROMORFOLOGIA DE LAS SEMILLAS

El análisis morfológico y micromorfológico de las semillas así como la estructura de la cubierta seminal han probado tener valor taxonómico y han permitido reconocer o distinguir especies o grupos de acuerdo con la presencia o ausencia de estados de carácter (Tobe, 1989; Martínez-Ortega y Rico, 2001; Segarra y Mateu, 2001). La baja variación de los caracteres estructurales de la cubierta seminal ha permitido que sean una fuente de estados de carácter de valor sistemático y filogenético (Barthlott, 1984; Koul *et al* .,2000; Juan *et al.*,2000; Buss *et al.*,2001)

El reconocimiento de los caracteres macro y micromorfológicos de las semillas se hace a través del uso de herramientas tales como el microscopio electrónico de barrido, mientras que el análisis de los caracteres cuantitativos se lleva a cabo mediante herramientas estadísticas (Barthlott, 1984; Koul *et al.*, 2000; Arias y Terrazas, 2004). Esto ha permitido identificar a los estados de caracteres que distinguen a los grupos bajo estudio, dando así solución a muchos de los problemas taxonómicos que presentaban. En el caso de *Pinguicula* (Cuadro. 7), la variación en los caracteres morfológicos y micromorfológicos no se han estudiado o evaluado completamente. En las especies estudiadas la variación de las semillas fue mínima, pero permiten distinguir a las especies *P. agnata* (subgénero *Isoloba*) y *P. oblongiloba* (subgénero *Pinguicula*). Estas especies se diferencian únicamente por la ausencia o presencia de papilas en los vértices celulares respectivamente. En *P. crenatiloba* (subgénero *Temnoceras,* el tamaño y la forma de la semilla, así como las ornamentaciones de la testa son marcadamente

diferentes con respecto a las otras dos especies. Desde el punto de vista embriológico estos datos apoyan las observaciones de Jobson *et al* (2003). Estos autores señalan que los subgénero *Isoloba* y *Pinguicula* forman un clado, que a su vez es el grupo hermano del clado formado por *P. alpina* del subgénero *Temnoceras* y otras especies.

En la sección *Orcheosanthus* del subgénero *Pinguicula* la forma y la ornamentación de la cubierta seminal muestran gran homogeneidad, y son similares a las observadas en *P. oblongiloba* (subgénero *Pinguicul*) aquí estudiada, y no permiten la diferenciación a nivel específico (Zamudio, 2001) Estas conclusiones coinciden con Casper (1966), Jobson *et al.* (2003) y Degtjareva *et al.* (2004) quienes enfatizan el hecho de que las semillas de las especies de *Pinguicula* mantienen el mismo diseño, ya que todas son elipsoidales, cilíndricas o fusiformes con cubiertas rugosas. Sin embargo, Degtjareva *et al.,* (2004) establecen que algunos caracteres de la cubierta seminal de *Pinguicula* son probablemente significativos a nivel específico o infraespecífico, mientras que otros caracteres lo son a nivel de secciones. Por ejemplo, los datos de la estructura de la cubierta seminal confirman que la sección *Pinguicula* representa un taxón natural.

En contraste, las emillas de *Utricularia* son muy diversas en cuanto a la forma, el tamaño y las ornamentaciones de la cubierta seminal (Taylor, 1989). Los estudios micromorfológicos de la cubierta seminal de *Utricularia* han mostrado que hay diferencias significativas en la forma (subglobosa, semiglobosas, globosas, ovoide, obovoide, cilíndrica, romboide, elipsoides, lenticular, etc), el tamaño (0.2 a 1mm o mas grandes), así como en el arreglo u ornamentación de las células epidérmicas de la testa (reticuladas, finamente reticulada, crenadas, aladas, granulosa, rugosa, estriada, etc). Estos caracteres son diagnósticos a nivel de sección y permiten diferenciar a las

especies (Abraham y Subramanyam, 1965; Farooq, 1965a, 1965b, 1966; Khan, 1970; Siddiqui, 1978b; Robins y Subramanyam, 1980; Taylor, 1989; Johri *et al.*, 1992).

Las semillas de *Genlisea* están poco estudiadas, sin embargo, los datos morfológicos indican que las especies americanas tienen semillas de formas prismáticas a cónicas (Fromm-Trinta, 1979, 1981, 1984), mientras que las africanas muestran formas globosas a ovoides (Taylor, 1991; Fischer *et al.*, 2000).

La testa de las especies de *Utricularia* y *Pinguicula* es uniestratificada y se origina exclusivamente de la epidermis externa del único tegumento (Farooq, 1965a, 1965b, 1966; Farooq y Bilquis, 1966; Farooq y Siddiqui, 1967). Sin embargo, la excepción a esta condición se observa en *U. dichotoma* en donde los 3-6 estratos del tegumento se diferencian en la cubierta seminal (Siddiqui, 1978b) siendo este el único caso conocido de una cubierta seminal multiestratificada. En estos géneros el desarrollo del embrión está acompañado por la digestión del tejido del endospermo, excepto por la capa periférica que persiste en la semilla madura (Casper 1966; Farooq, 1965b; Farooq y Siddiqui, 1967; Shivaramiah, 1967; Siddiqui, 1968; Khan, 1970; Johri *et al.*, 1992)

Debido a que las diferencias en la micromorfología de la testa en las tres especies de esta investigación fueron evidenciadas con el microscopio electrónico de barrido, es importante que se realicen estudios con un número mayor de especies del género *Pinguicula* para poder hacer comparaciones válidas. Este tipo de análisis en el género permitiría confirmar si las características de la semilla son útiles para la delimitación a nivel especifico, infraespecifico o a nivel de secciones como lo establecieron Degtjareva *et al.*(2004)

VII. CONCLUSIONES

1. La uniformidad de los caracteres embriológicos que se observó en las especies del género *Pinguicula* apoyan la conclusión de Müller *et al.*, (2002) y Jobson *et al* (2003) quienes basados en datos moleculares sostienen que la división del género *Pinguicula* en los subgéneros *Isoloba*, *Pinguicula* y *Temnoceras* no representan una división natural y ponen en duda las delimitaciones a nivel de secciones y subsecciones propuestas por Casper (1966).

2.- En este trabajo se caracterizó y se presentan los estados de carácter embriológicos del género *Pinguicula* y son los siguientes: el desarrollo de la pared de la antera es de tipo dicotiledóneo, el endotecio presenta engrosamientos fibrosos, mientras que el tapete es de tipo secretor. La microsporogénesis es sucesiva con tétradas tetraédricas de microsporas. Los granos de polen maduros son bicelulares de tetracolporados a hexacolporados con la exina tectada reticulada o microreticulada. Los óvulos son anátropos y tenuinucelado con un solo tegumento del cual se diferencia un tapete tegumentario. Al término de la meiosis se forman tétradas lineales de megasporas con la funcional en posición calazal, de esta se desarrolla un saco embrionario monospórico de tipo *Polygonum* con fecundación porógama. El desarrollo del endospermo es de tipo celular, durante el desarrollo de la semilla se diferencia un haustorio micropilar y un haustorio calazal. El cigoto es alargado y la primera división que sufre es transversal u oblicua y desarrolla un suspensor. Las semillas endospermicas muestran un embrión con 1 ó 2 cotiledones. La cubierta seminal se diferencia a partir de la epidermis externa

del tegumento. Se observaron variaciones en la forma de la semilla así como en la ornamentación de la testa.

La consistencia en los caracteres embriológicos observada en las tres especies estudiadas del género *Pinguicula* pone en duda la división del género en las tres secciones y apoya la monofilia de este taxón propuesta por Müller *et al* (2000), Jobson y Albert (2002), Jobson *et al* (2003) y Müller *et al,* (2004)

3.- La constancia que presentan los caracteres embriológicos en el género *Pinguicula*, en comparación con la alta variación observada de estos mismos caracteres en *Utricularia*, apoyan la propuesta de que *Pinguicula* es el género más primitivo dentro de la familia Lentibulariaceae.

4.- La micromorfología de las semillas es un carácter muy poco explorado que, dado los resultados obtenidos en este trabajo, resulta muy prometedor como fuente de estados de caracteres para entender las relaciones intergénericas de las Lentibulariaceae. Sin embargo, es necesario ampliar significativamente el tamaño de la muestra para llegar a conclusiones válidas.

VIII. ANEXOS

ANEXO 1. Morfología del androceo y gineceo de Lentibulariaceae. La información fue tomada de la bibliografía y los resultados de la presente investigación.

Carácter	*Pinguicula*	*Utricularia*	*Genlisea*
1. No. de estambres	2		
2. Tipo de anteras	dorsifijas		
3. Posición de las anteras	anteriores, insertas en la base de la corola		
4. No. de esporangios en antera joven	4	2-6	2
5. No. de esporangios en antera madura	1, por degradación del tejido conectivo y septo	2-6 esporangios, no se ha observado la degradación de ningún tejido	1, no se menciona ningún tipo de degradación de tejido
6. Forma del filamento	cilíndrico curvo		
7. Tricomas en filamento	presentes		
8. Modificaciones en el filamento	sufren una torción		
9. Posición de la antera en flores preanteticas	la línea de dehiscencia está cubierta por el labio anterior del estigma		desconocido
10. Posición de la antera en la antesis	las anteras dehiscentes ven hacia el tubo de la corola		
11. No. de carpelos	2		
12. Estilo	corto		
13. Tipo de estilo	hueco		
14. Estigma	bilabiado		
15. Tamaño de los labios del estigma	el anterior de mayor tamaño, el posterior es pequeño		
	o ambos del mismo tamaño.		desconocido
16. Forma del labio anterior del estigma	discoidal, elíptico u oblongo		
17. Función del labio anterior del estigma	cubre a las anteras, con diferencias en la superficie adaxial y abaxial		
18. Superficie adaxial del labio anterior del estigma	considerada como la zona receptiva, con la superficie papilosa de función glandular		
19. Superficie abaxial del labio anterior del estigma	considerada no receptiva, con tricomas multicelulares largos de cutícula rugosa		desconocido
20. Labio posterior del estigma	ovado, triangular a mas o menos oblongo, llamado punta estigmatoide		
21. Función del labio posterior del estigma	no receptivo		
22. Ovario	súpero, globoso		
23. Placentación	libre central		
24. Placenta	esférica o globosa		
		bifurcada o con el ápice proyectado hacia el canal estilar.	

Carácter	*Pinguicula*	*Utricularia*	*Genlisea*
25. Tejido nutritivo en la placenta	sin tejido nutritivo	con tejido nutritivo	desconocido
26. No. de óvulos	numerosos con maduración asincrónica		desconocido
27. Distribución de los óvulos en la placenta	en toda la placenta		desconocido
		o el ápice sin óvulos	desconocido

ANEXO 2. Caracterización embriológica de la familia Lentibulariaceae.
Los datos embriológicos corresponden a la bibliografía y los resultados de la presente investigación. La lista de caracteres fue tomada de Tobe (1989).

Carácter	*Pinguicula*	*Utricularia*	*Genlisea*
1. Tipo de desarrollo de pared de antera	dicotiledóneo	dicotiledóneo, monocotiledóneo, básico. *U.dichotoma* presenta los dos últimos en la misma antera	desconocido
2. No. de estratos de la epidermis	1		desconocido
3. Epidermis	persistente		desconocido
4. No. de estrados del endotecio	1 estrato, o parcialmente biestratificado		desconocido
5. Engrosamientos en el endotecio	fibrosos		desconocido
6. No. de estratos de la capa media	1		desconocido
7. Capa media	efímera		desconocido
8. No. de estratos del tapete	1	1 estrato, o parcialmente bi o triestratificado	desconocido
9. Origen de tapete	doble origen		desconocido
10. No. de núcleos en el tapete	1-2	1-2 (3-4)	desconocido
11. Tipo de tapete	secretor	secretor y plasmodial	desconocido
12. Tipo de Microsporogénesis	sucesiva	sucesiva y simultánea	desconocido
13. Ocurrencia de la microsporogénesis	sincrónica	sincrónica y asincrónica	desconocido
14. Tipo de tétradas de microsporas	tetraédricas	tetraédricas, decusadas, isobilaterales romboidales, en forma de T.	desconocido

Carácter	*Pinguicula*	*Utricularia*	*Genlisea*
15. No. de células en grano de polen maduro	2	3 (2)	desconocido
16. Dispersión de polen	mónadas bicelulares	mónadas bi- o tricelulares, algunas veces como tétradas con una exina común	mónadas
17. Forma de los granos de polen	oblados esferoidales, prolados esferoidales suboblados, subprolados, prolados y oblados		
18. No. de aberturas	3-7(8) colporados	(3-4)5-28 colporados sinorados sincolpados	3-7 (8) colporados
19. Exina	tectada-reticulada, tectada-microreticulada, tectada- psilada, tectada-escabrada, perreticulada, tectada-perforada-verrugada, ligerament-pereticulad -puntitegilada		
		o lisa, puntitectada y microequinada	
20. Porcentaje de granos de polen anormales	variable, desde 5% hasta 90% como en *P. zecheri*	variable	desconocido
21. Anormalidades en los granos de polen	morfológicas y calosa persistente	morfológicas, en el número de células y exina común en los granos de polen madurtos	desconocido
22. Granos de polen germinando en la anteras	no se han observado.	común, cleistogamia presente	desconocido
23. Tipo de óvulo	anátropo	anátropos, hemianatropos ortótropos, anacampilótropos, coexistiendo más de tipo en un mismo ovario.	anátropo
24. Tejido vascular en el óvulo	ausente		desconocido
25. No. de tegumentos en el óvulo	unitégmico		desconocido
26. No. de estratos en el tegumento	3-4	3-4 (6)	desconocido
27. Micrópilo	formado por el único tegumento		desconocido
28. Características del micrópilo	No se mencionan	Duración variable, longitud variable puede o no cubrir a la nucela, masivo, puede o no ser haustorial	desconocido
29.Tapete tegumentario	presente	ausente o presente, cubre total o parcialmente al óvulo	desconocido

Carácter	*Pinguicula*	*Utricularia*	*Genlisea*
30. Funículo	corto	corto, masivo, con tejido nutritivo; puede entrar en contacto con la placenta.	desconocido
31. Tejido vascular en el funículo	ausente		desconocido
32. Calaza	sin tejido nutritivo, nunca funciona como haustorio	con tejido nutritivo, a veces funciona como haustorio	desconocido
33. Nucela	efímera y tenuinucelada		desconocido
34. No. de células arquesporiales en la nucela	1	1(2-4)	desconocido
35. Posición de la célula arquesporial	hipodérmica		desconocido
36. División de la célula arquesporial	no hay división, se diferencia directamente en la célula madre de la megaspora		desconocido
37. Tipo de tétrada de megasporas	lineal	lineal, en forma de T, isobilateral, T invertida, romboidal y en forma de L	desconocido
38.Megaspora funcional	calazal		desconocido
39. No. de megasporas funcionales	1(2)	1 o todas las megasporas de la tétrada	desconocido
40. Tipo de desarrollo del megagametofito	*Polygonum*		desconocido
41. No. de megagametofitos por óvulo	1	1a 4, de desarrollo sincrónico o asincrónico.	desconocido
42. No. de núcleos en megagametofito	octanucleado y heptacelular	variable	desconocido
43.Naturaleza haustorial del megametofito	no sale del óvulo	extraovular y parcialmente extraovular	desconocido
44. Células antípodas	3 efímeras	3 a numerosas, efímeras o persistentes	desconocido
45. Núcleos polares	2	2 a numerosos	desconocido
46. Sinérgidas	2, flanquean a la óvocelula	1 ó 2 de naturaleza haustorial	desconocido
47. Aparato del huevo	intraovular	intraovular, extraovular, parcialmente extraovular	desconocido
48. Tipo de polinización	cruzada o autopolinización		desconocido
49. Polinizadores	insectos, moscas, mariposas, etc		desconocida
50. Entrada del tubo polínico al óvulo	por el micrópilo (porógama)	desconocido	

Carácter	*Pinguicula*	*Utricularia*	*Genlisea*
51.Tipo de fecundación	fecundación cruzada y/o autogamía		
	hercogamia	cleistogamía, y granos de polen germinando en el interior de la antera.	probablemente hercogamia
52. Tipo de desarrollo del endospermo	celular		desconocido
53. Primera división del núcleo primario del endospermo	transversal		desconocido
54.Endospermo haustorial micrópilar	muy agresivo		desconocido
	permanece en el interior del óvulo	puede salir por el micrópilo e invadir el tejido nutritivo de la placenta o del funículo	desconocido
55.Endospermo haustorial calazal	poco agresivo con respecto al haustorial micrópilar		desconocido
	degrada las células de la zona calazal	absorbe nutrimentos de la calaza y en ocasiones del funículo	desconocido
56.Endospermo propiamente dicho	se origina de las células centrales de las dos hileras de células iniciales		desconocido
57. Endospermo en semilla madura	un solo estrato alrededor del embrión		desconocido
58. Sustancias de reserva en endospermo de semilla madura	polisacaridos insolubles, proteínas	almidón	desconocido
59. Forma del cigoto	alargado o tubular		desconocido
60. Primera división del cigoto	transversal		desconocido
61.Grado de diferenciación del embrión	diferenciado	indiferenciado	desconocido
62.No. de Cotiledones	1-2	no se presentan	desconocido
63.Forma del embrión	torpedo	discoidal, elipsoidal, en forma de pera	desconocido
64. Sustancias en el cuerpo del embrión	polisacáridos insolubles y proteínas	almidón	desconocido
65. Suspensor	largo, desparece en la etapa de embrión en forma de corazón.	largo, efímero	desconocido
66. Sustancias en el suspensor	polisacáridos insolubles	no se mencionan	desconocido
67. Poliembrionia	no se ha observado	presente	desconocido

Carácter	*Pinguicula*	*Utricularia*	*Genlisea*
68. Forma de la semilla	cilíndrica, obovoides.	subglobosa, globosa, semiglobosa, ovoide, obovoide, cilíndricas, romboides, elipsoides, lenticulares, etc.	ovoide a subglobosa o prismáticas de base tetra-hexagonal, o piramidales de base cuadrangular
69. Tamaño de la semilla	pequeñas de 0.2 a 1.0 mm		
70. Cubierta seminal	testa		
71. Origen de la testa	de la epidermis externa del tegumento		desconocido
72. No. de estratos de la cubierta seminal	uniestratificada	uniestratificada ó 3-6 estratos	desconocido
73. Superficie de la cubierta seminal	reticulada, verrugosa	reticulada, finamente reticulada, crenada, alada, granulosa, rugosa, estriada, etc.	reticulada,
74. Forma de las células de la testa	rectangulares, irregulares	usualmente poligonales, rectangulares. isodiamétricas,	poligonales a rectangulares
75. Arreglo de las células epidérmicas de la testa	en hileras	en hileras o arreglos irregulares	desconocido
76. Cutícula	lisa o estriada	lisa, estriada. verrugada, papilada, etc	desconocido
77. Viviparidad	presente		desconocido

ANEXO 3. Morfología de las familias del orden Lamiales. Datos tomados de Judd *et al.*, (2002). .-------= no se menciona

CARÁCTER	OLEACEAE	PLANTAGINACEAE	SCROPHULARIACEAE	OROBANCHACEAE
1. Flores	bisexuales o unisexuales	bisexuales y reducidas	bisexuales	bisexuales
2. Simetría	radial	bilateral, a veces personada, radial ± radial en *Plantago*	bilateral o casi radiales, ± bilabiada o con un tubo estrecho ampliamente plegado.	bilateral, bilabiada
3. Sépalos	4 unidos o raraves ausentes	4 ó 5, cognados	3-5 cognados	usualmente 5 cognados
4. Pétalos	4-numerosos, unidos, imbricados o valvados conduplicados, rara vez reducidos o ausentes	usualmente 5, ocasionalmente 4 (debido a la fusión de 2 lóbulos superiores), cognados, imbricados o valvados	4 ó 5 cognados, lóbulos imbricados	usualmente 5 cognados, lóbulos imbricados
5. Espolón	---	a veces basal nectarífero	---	---
6. Estambres	2	usualmente. 4, didínamos, a veces reducidos a 2, estaminodios a veces presentes.	5, 4, 2, el 5° a veces presente como estaminodio.	4 didínamos, el 5° a veces presente como estaminodio
7. Filamentos	unidos a la corola			
8. Anteras	no se menciona	biloculares, □udo□ad distintos, abriendo por 2 suturas longitudinales, a veces unidos y abriendo por suturas	biloculares, esporangios confluyen y abren por una sutura distal simple (	biloculares, dehiscentes por dos suturas longitudinales, un lóculo a veces reducido o modificado.
9. Polen	tricolpados, tricolporados	usualmente tricolporado		
10. Carpelos	2 cognados			
11. Ovario	súpero			
12.Placentación	axilar			axilar (placentas no divididas) o parietal (con frecuencia placentas divididas)
13. Estigmas	bilabiado capitado	usualmente bilabiado	bilabiado	
14. No. de óvulos por lóculo	2	numerosos	1 a numerosos	numerosos
15. No. de tegumentos del óvulo	1			
16.Megasporangio	1, con pared delgada			
17. Nectarios	en forma de disco			en forma de disco, alrededor de la base del ovario
18. Fruto	cápsula loculicida o circumsesil, samara, baya o drupa	cápsula septicida, cápsula poricida o circumsesil	cápsula septicida o esquizocarpo de 2 aquenios.	cápsula septicida a loculicida
19. Semillas	no se menciona	angulares o aladas	no se menciona	angulares
20Endospermo	presente a escaso	----	----	---

ANEXO 3. Morfología de las familias del orden Lamiales. Datos tomados de Judd *et al.*, (2002). Continuación.-------= no se menciona

CARÁCTER	BIGNONIACEAE	ACANTHACEAE	GESNERIACEAE	LENTIBULARIACEAE
1.Inflorescencia	varios tipos		usualmente determinada, a reducida a una flor axilar	indeterminada, racimos, o un escapo terminando en una flor.
2. Flores	bisexuales			
3. Simetria	bilateral, ,			
4. Sépalos	5 cognados	4 ó 5 cognados	5 separados a unidos	4 ó 5, unidos a separados, con frecuencia bilabiado
5. Pétalos	5 cognados, lóbulos , corola ± bilabiada, lóbulos usualmente imbricados	5 cognados, corola ± bilabiada, lóbulos imbricados o convolutos	5 cognados, corola usualmente bilabiada, lóbulos imbricados	5 cognados, corola bilabiada, el labio inferior usualmente con un espolón nectarífero, con frecuencia con un paladar obstruyendo la garganta, lóbulos imbricados
6. Espolón	----			espolón nectarífero
7. Estambres	4, a veces 2, ± didínamos, el 5° a veces presente como estaminodio	4, didínamos , a veces 2	4, ± didínamos	2
8. Filamentos	unidos a la corola			
9. Anteras	sagitadas	---	soldadas en pares o todas juntas	dorsifijas
10. Polen·	diverso, a veces en tétradas	varias formas	---	varias formas
11. No. de aberturas	---	---	tricolporados	tricolporados a multicolporados
12. Carpelos	2 cognados			
13. Ovario	súpero			
14. Placentación	axilar, las placentas divididas	usualmente axilar,	parietal	libre central
15. Estigma	fuertemente bilabiado	bilabiado infundibuliforme un lóbulo a veces reducido o ausente	bilabiado	Bilabiado, en el lóbulo anterior se localiza la zona receptiva
16. No. óvulos	numerosos	usualmente 2 a 10 en dos hileras en cada lóculo., rara vez numerosos	numerosos en cada placenta,	numerosos
17. Tipo de ovulo	---	anátropo o campilótropo	---	anátropo, anacampilotrópo, hemianátropo
18. Tegumentos del ovulo	1			
19.Megasporangio	1 pared delgada			
20. Nectarios	en forma de disco			espolón
Fruto	cápsula septicida o loculicida, ocasionalmente una baya o una vaina indehiscente	cápsula loculicida, casi siempre con dehiscencia explosiva	cápsula loculicida o septicida, a veces carnosa o baya	cápsula usualmente circunsicil, loculicida o irregularmente dehiscente
21. Semillas	planas, aladas o fimbriadas con pelos	usualmente planas	---	varias formas
22. Cubierta seminal	---	mucilaginosa	---	testa se origina de la epidermis externa del tegumento.
23. Endospermo	usente	usualmente ausente	presente o ausente	presente
24. Embrión	cotiledones profundamente bilobados	---	---	diferenciado o indiferenciado

ANEXO 3. Morfología de las familias del orden Lamiales. Datos tomados de Judd *et al.*, (2002). Continuación.-------= no se menciona

CARÁCTER	VERBENACEAE	LAMIACEAE
1. Inflorescencia	indeterminada, las unidades laterales aparecen como flores individuales o formando racimos, cabezuelas o espigas terminales o axilares.	con un eje principal indeterminado o determinado ramificado cimosamente, ejes laterales determinados, a veces apretados en pseudoverticilos terminales o axilares
2. Flores	bisexuales	
3. Simetría	bilateral	usualmente bilateral
4. Sépalos	5 cognados, cáliz tubular o campanulado, persistente, ocasionalmente agrandado en el fruto.	5 cognados, cáliz radial a bilateral, ± tubular, campanulado o persistente, ocasionalmente agrandado en el fruto
5. Pétalos	5 (a veces parecen 4 por fusión del par superior) cognados, corola ligeramente bilabiada, lóbulos imbricados	Usualmente 5 cognados, usualmente bilabiados, lóbulos imbricados
6. Espolón	---	---
7. Estambres	4 didínamos	4 didínamos a más o menos iguales, a veces reducidos a 2
8. Filamentos	unido a la corola	
9. Anteras	---	---
10.No. de aberturas en el polen	usualmente tricolpado	tricolpado o hexacolpado
11. Exina	engrosada cerca de las aberturas	---
12. Carpelos	2 cognados	
13. Ovario	súpero, unilobado a ± tetralobado, bilocular pero de apariencia tetralocular por el desarrollo de un septo falso, pero algunas veces un carpelo se suprime y la apariencia es bilocular	súpero, unilobado a profundamente tetralobado, bilocular pero pareciendo tetralocular debido al desarrollo de un septo falso
14. Placentación	axilar	
15. Estigmas	usualmente bilabiado	bilabiado, labios pequeños e inconspicuos
16. No. óvulo lóculos	2, cada uno marginalmente unido al margen de la falsa división	2, cada uno unido lateralmente al falso septo muy cerca del margen enrollado del carpelo
17. Tipo de ovulo	---	---
18. Tegumentos del ovulo	1	
19.Megasporangio	1 pared delgada	
20. Nectarios	en forma de disco	
21. Fruto	drupa con 2 ó 4 lóculos o un esquizocarpo dividido en 2 ó 4 nuececillas,	drupa con 1 a 4 lóculos indehiscentes, una vaina indehiscente con 4 semillas, o un esquizocarpo que se divide en 4 nuececillas o cuatro drupillas
22. Semillas	---	---
23. Cubierta seminal	---	---
24. Endospermo	ausente	escaso o ausente.
25. Embrión	---	---

ANEXO 4. Caracteres embriológicos de las familias del orden Lamiales. Información tomada de Davis (1966) y Johri *et al.*(1992) y la presente investigación. + = presente; *= raro, ocasional; c/= con; ------=no se menciona

CARARTER	PLANTAGINACEAE.	SCROPHULARIACEAE	BUDDLEIACEAE	LAMIACEAE (LABIATEAE)	VERBENACEAE
1.No. Esporangios	---	---	---	---	---
2. Tipo pared de antera	---	*masiva	---	---	---
3. Epidermis	---	+	+	+, células grandes c/glándulas	+
4. Endotecio	----	fibroso,*2-6capas	fibroso	fibroso	fibroso
5. Capa media	---	1ó2 efímeras	1-efímera	efímera	1
6. Tapete	secretor	secretor ,*doble origen c/igual morfología	secretor	secretor	secretor
7. No. núcleos en Tapete	bi- *multinucleado	bi ó multinucleado, *fusión nuclear .	binucleado	binucleado	multinucleado en *Lippia*
8. Conectivo	---	se diferencia en células de tapete	---	---	zonas fibrosas
9. Lóculo	---	---	---	---	* invadido por citoplasma del tapete
10. Célula madre de la megaspora	---	sufre meiosis	sufre meiosis	sufre meiosis	sufre meiosis
11. Citocinesis	simultánea	simultánea	simultánea	simultánea	simultánea
12. Tétradas microsporas	---	tetraédrica, isobilateral y decusada.	tetraédrica, isobilateral	tetraédrica, isobilateral y decusada	tetraédrica, decusada e isobila
13. Polen	---	formas variables	---	---	formas variables
14. No. aberturas polen	inaperturado o irregulares	3-colporado	3 ó 4-colporado	3-6-colpados	3-colpado
15. Características de las aberturas	----	---	---	---	---
16. No. núcleos en los granos de polen maduros	---	2	2	2 ó 3	2 ó 3
17. Sitio de germinación polen	dentro de anteras cerradas	---	---	---	---
18. 1ª. División del núcleo primario del endospermo	transversal	transversales	transversal	transversal	transversal
19. Cámara calazal	+	+ divisiones incompletas	solo en algunas especies	+	+
20. Cámara micropilar	+	c/ endospermo haustorial y endospermo como tal	+	+	+, extraovular
21. Haustorio calazal	+	ausente o masivo y agresivo, diverso en número de células y tamaño de estas	rara vez agresivo	+	poco agresivo, unicelular, y uninucleado
22. Haustorio micropilar	+	agresivo puede salir del óvulo	* algunas especies	+	agresivo, transporta nutrimentos al embrión
23. Reservas en endospermo	aceites	---	--	aceites	---
24. Primera división del cigoto	---	----	---	---	---
25. Proembrion	---	globular	---	---	---
26. Embrión	recto	curvo o recto, *dobles, los adicionales son de origen cigótico.	pequeño; c/ hojas cotiledonarias	recto	recto

CARARTER	PLANTAGINACEAE	SCROPHULARIACEAE	BUDDLEIACEAE	LAMIACEAE (LABIATEAE)	VERBENACEAE
27. Cotiledones	---	---	---	---	grandes y gruesos, ocupan toda la semilla
28. Suspensor	largo y filamentoso	torcido con 40-50 celulas, las basales pueden ser hautiriales	---	---	masivo
29. Estructuras en el óvulo o semilla	---	---	hipostasa lignificada	obturador, tapete tegumentario, hipostase	---
30. Semillas	pequeñas, c/endospermo	pequeñas, c/endospermo c/ 6 categorías morfológicas	c/ escaso endospermo	c/escaso o abundante endospermo	pequeñas, c/escaso endospermo
31. Cubierta Seminal	membranosa	consiste de 4 capas de la epidermis, el tapete tegumentario que puede o no estar aplastado.	Testa delgada de células colapsadas	Testa,. c/ espinas lignificadas o celulósicas en la pared tangencial interna	Testa vascularizada
32. Pericarpio	---	---	15-18 capas rodean a la semilla	Las células hipodermicas protegen a la semilla	---
33. Fecundación/ Fertilización	----	porógama la singamia y la triple fusión son simultaneas.	----	---	---

ANEXO 4. Caracteres embriológicos de las familias del orden Lamiales Información tomada de Davis (1966) y Johri *et al.*(1992) y la presente investigación. + = presente; *= raro, ocasional; c/= con; ------no se menciona

CARARTER	BIGNONIACEAE	ACANTHACEAE	GESNERIACEAE	OROBANCHACEAE
1. No. Esporangio	---	----	---	---
2. Tipo pared de antera	----	---------- se ha observado la protrusión de la pared en el interior del lóculo	---	----
3. Epidermis	cutinizada	+	+	c/pared tangencial cutinizada, y *engrosamientos en espiral
4. Endotecio	multiestratificado, fibroso ó sin engrosamientos en *Bignonia* o distribuidos al azar en toda la pared.	fibroso o s/ engrosamientos fibrosos en algunas especies	fibroso	+ c/engrosamientos en espiral
5. Capa media	4 estratos	efimera, c/engrosamientos en algunas especies	1, efimera	2 ó 4 el estrato mas externo presenta engrosamientos en espiral.
6. Tapete	secretor, *creciendo hacia dentro del lóculo, de doble origen	secretor	secretor	secretor, *de doble origen.
7. No. núcleos en tapete	multinucleado	2 a 4	2 ó 2 a 5 algunas veces se fusionan para formar una masa poliploide.	multinucleado los núcleos presentan divisiones y fusiones irregulares.
8. Conectivo	---	---	---	---
9. Lóculo	bi-tetraesporangiado	---	---	---
10. Tejido arquesporial	---	rara vez se divide, o se diferencia directamente en célula madre de la microspora	---	---
11. Citocinesis	simultánea	simultánea	simultánea	simultánea
12. Tétradas microsporas	tetraédrica,*isobilateral o decusada	tetraédrica, isobilateral o decusada	tetraédrica o decusada	tetraédrica, isobilateral o decusada
13. Polen	---	colpados, colporados, porados o acolpados	---	---
14. No. aberturas polen	---	---	3-porados	3-colpado
15. Aberturas	-----	---	---	---
16. No. núcleos en el grano de polen maduro	2 ó 3	2	2	2
17. Exina	---	lisa espiralada	---	---
18. Sitio de germinación del polen	---	---	---	---
19.Placentación	---	---	---	---
20. Nucela	tenuinucelada	tenuinucelada	tenuinucelada	---
21. Célula . arquesporial	1 ó 2.	1 a multicelular pero solo una funciona como CMM	1	1 a multicelular pero solo una funciona como CMM
22. Tétrada	lineal en foma de T. En un óvulo puede haber dos tétradas.	linear	linear	linear o en forma de T

CARARTER	BIGNONIACEAE	ACANTHACEAE	GESNERIACEAE	OROBANCHACEAE
23. Megaspora funcional	calazal	calazal	calazal	calazal
24. Saco Embrionario	*Polygonum*	*Polygonum.*, se extiende hasta el micrópilo	*Polygonum*	*Polygonum,* comúnmente se observan dos sacos embrionarios, puede ser extramicropilar
25. Aparato del huevo	las sinérgidas c/ ganchos	las sinérgidas c/ ganchos	sinérgicas alargadas	---
26. Núcleos polares	se fusionan antes de la fertilización	se fusionan antes de la fertilización	se fusionan antes de la fertilización	se fusionan antes de la fertilización,
27. Antípodas	efímeras o persistentes	efímeras o persisten, *binucleadas *multicelulares	efímeras o persisten	los restos persisten
28. Tipo de óvulo	anátropo	anátropo, campilotropo hemianátropo o	anátropo	anátropo con el micrópilo estrecho. c
29. No. Tegumentos	unitégmico	unitégmico	unitégmico	unitégmico
30. Tapete tegumentario	excepto en la calaza.	+ masivo c/ micropilo estrecho	+ solo en la calaza	+
31. Tipo endospermo	celular	celular,	celular c/ modificaciones	celular
32 Endospermo	de las células centrales situadas entre la cámara calazal y micropilar	de las células centrales situadas entre la cámara calazal y micropilar	---	de las células centrales situadas entre la cámara calazal y micropilar
33. Endospermo haustorial	+	+	+	---
34. Primera división del endospermo	---	transversal	transversal	---
35. Cámara Calazal	+	+	+	---
36. Cámara micropilar	+	+	+	+ de 2 células centrales y haustoriales
37. Haustorio calazal	c/4 núcleos o pueden presentar solo 2 núcleos según la especie	+ c/variaciones morfológicas	+ c/variaciones morfológicas	puede ser una sola célula con 1ó 2 núcleos o dos células binucleadas
38. Haustorio micropilar	c/4 núcleos	+ variaciones	+ variaciones	de 2 células, agresivo
39. Reservas en endospermo	---	---	---	---
40. Primera división del cigoto	---	---	---	---
41. Proembrión	---	---	---	extraovular
42. Embrión	tubular y recto	recto	recto y pequeño	globoso e indiferenciado
43. Suspensor	de 5-6 células	algunas células se diferencian en embriones adventicios	---	degenera pronto
44. Estructuras en el óvulo	hipostasa lignificada	obturador funicular,	hipostasa poco desarrollada	---
45. Semilla	aladas, con endospermo	----	---	pequeñas con endospermo algunas veces cutinizado
46. Cubierta seminal	testa	testa, con células aplastadas y tricomas unicelulares	testa, de células engrosadas y aplastadas	testa
47. Pericarpio	---	---	---	---
48.Fecundación/ Fertilización	---	---	---	la doble fecundación tiene lugar, los tubos polínicos persisten.

ANEXO 4. . Caracteres embriológicos de las familias del orden Lamiales . Información tomada de Davis (1966) y Johri *et al.*(1992) y la presente investigación. + = presente; *= raro, ocasional; c/= con; ------= no se menciona

CARARTER	OLEACEAE	BYBLIDACEAE	PEDALIACEAE	LENTIBULARIACEAE
1. No. Esporangios	---	---	---	2-4 (5-6)
2. Tipo de desarrollo de pared de antera	---	---	---	dicotiledoneo, monocotiledoneo , básico
3. Epidermis	+	---	+	uniestratificada
4. Endotecio	c/ engrosamientos fibrosos en algunas sp biestratificado	solo en el ápice d la antera, c/ engrosamientos fibrosos.	c/ engrosamientos fibrosos.	c/engrosamientos fibrosos, parcialmente biestratificado
5. Capa media	uniestratificada y efimera	---	2 ó 3 estratos, los cuales se pueden fusionar	uniestratificada, efimera
6. Tapete	secretor, irregularmente biestratificado en algunas spp	---	secretor	secretor, y probablemente plasmodial
7. No. núcleos en tapete	multinucleado	---	binucleado	2-3(4 ó más)
8. Conectivo	---	---	---	degenera
9. Tejido arquesporial	---	---	-----	da origen a las células madres
10. Célula madre de las microspora	sufre meiosis	---	sufre meiosis	sufre meiosis
11. Citocinesis	simultánea	---	simultánea	simultánea o sucesiva pueden o no ser sincrónicas
12. Tétradas microsporas	tetraédrica, isobilateral , *en forma de T o lineales	---	Tetraédrica, isobilareral, decusada y en forma de T	tetraédrica, decusada, isobilateral en forma de T y romboidales
13. Polen	---	---	---	oblados, prolados, subprolados, suboblados, esféricos, etc.
14. No. aberturas polen	3 ó 4 colpado a colporoidado	---	---	3-28colporado
15. No. núcleos en los granos de polen maduros	2 ó 3 o multinucleados,	---	---	2-3
16. Exina	---	---	---	amplia variación
17. Sitio de germinación de los granos de polen maduros	* *in situ*	---	---	el estigma, o en anteras cerradas
18. Placentación	---		---	libre central
19. Nucela	tenuinucelada	tenuinucelada	tenuinucelada	tenuinucelada
20. Cel. arquesporial	1 ó multinucleada, pero solo una se diferencia en célula madre	1, se diferencia directamente en la célula madre de la megaspora	1 ó 2 pero solo una se diferencia en célula madre	1ó 1 a 4 , en este caso todas se diferencian directamente en la célula madre
21. Célula madre de megaspora	sufre meiosis	sufre meiosis	sufre meiosis	sufre meiosis
22. Tétrada de megasporas	lineal o en forma de T	---	lineal o en forma de T.	lineal, en forma de T, en forma de L , isobilaterales, romboidales y T invertida.

CARARTER	OLEACEAE	BYBLIDACEAE	PEDALIACEAE	LENTIBULARIACEAE
23. Megaspora funcional	1 en posición calazal	---	---	1 ó 2 en *Pinguicula* en posición calazal, o 1-4 megasporas funcionales en *Utricularia*
24. Saco embrionario	*Polygonum* o *Allium*	---	---	*Polygonum*. .
25. Ovocélula	---	---	---	puede o no salir del saco embrionario
26. Sinérgidas	una interviene en la fecundación, la otra da origen a un embrión	---	---	pueden o no salir del saco embrionario
27. Núcleos polares	se fusionan antes de la fecundación	---	se fusionan antes de la fecundación	se fusionan antes de la fecundación, el número es variable.
28. Antípodas	efímeras	---	efímeras	efímeras, el número es variable
29. Tipo de óvulo	anátropo, ortótropo	anátropo	anátropo	anátropo, hemianátropo, anacampilotropos, ortótropos
30. No. Tegumentos	unitégmico	bitégmico, el tegumento interno forma el micrópilo	unitégmico	unitégmico
31. Tapete tegumentario	+ solo en la ½ inferior del saco embrionario	+	+	+
32. Tipo endospermo	celular y nuclear	probablemente celular forma un haustorio teminal	celular se diferencia en tres zonas	celular
33. Endospermo como tal	----	---	células centrales	células centrales
34. Endospermo haustorial	---	---	+	muy agresivo, puede salir del saco embrionario
35. Primera división del cigoto	---	---	---	transversal
36. Cigoto	---	---	---	tubular ensanchado en el ápice
37. Embrión	embrión recto con aceite y almidón. hay poliembrionia	---	espatulado o recto	bien diferenciado en *Pinguicula*, indiferenciado en *Utricularia* hay poliembrionia
38. Cotiledones	---	---	en los embriones restos son prominentes	1 ó 2 prominentes o ausentes
39. Suspensor	---	---	---	largo, delgado y uniseriado,
40. Estructuras en el óvulo o saco embrionario	arilo presente	---	hipostasa con paredes gruesas	---
41. Semillas	c/endospermo	pequeñas, c/endospermo	c/endospermo	varias formas, pequeñas c/endospermo
42. Cubierta seminal	testa con células arregladas en empalizada, la epidermis interna crece irregularmente	testa, las células de la epidermis externa están alongadas con paredes gruesas	testal, en algunas especies las células presentan cristales de oxalato de calcio	testa la ornamentación y el arreglo de las células es variable
43. Pericarpio	---	---	---	3-4 capas
44. Fecundación/ Fertilización	---	---	---	cruzada, autogamia y cleistogamia

IX. LITERATURA CITADA

-Alcalá, M.R.E. 2003. Efecto de la heterogeneidad ambiental sobre la ecología y la evolución de las plantas carnívoras: Un estudio con *Pinguicula moranensis* (Lentibulariaceae). Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias. UNAM.

- Alcalá, M.R.E. y C.A. Domínguez. 1997. Biología de las plantas carnívoras: Aspectos ecológicos y evolutivos. Bol. Soc. Bot. México 60: 59-69.

-Abraham, V y K. Subramanyam. 1965. Studies on seeds of various taxa of *Utricularia* (Lentibulariaceae) ocurring in West Bengal. Proc. Indian Acad. Sci. Sect B 62: 97-192.

-Albert, V. A., S.E. Williams y M.W. Chase. 1992. Carnivorous plants: Phylogeny and structural evolution. Science 257: 1491-1495.

-Araki, S. 2000. Variation of sterility and fertility in *Utricularia australis* f. *australis* in Hokkaido, northern Japan. Ecological Research 15: 193-201.

-Arias, S y T. Terrazas. 2004. Seed morphology and variatio in the genus *Pachycereus* (Cactaceae). J. Plant Res 117: 277-289.

-Barnhart J. H. 1916. Segregation of genera in Lentibulariaceae. Memoirs of the New York Botanical Garden 6: 39-64.

-Barthlott, W. 1981. Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects. Nordic Journal of Botany 1: 345-355.

-Barthlott, W. 1984. Microstructural features of seed surfaces. *In* Heywood,V.H. y D.M. Moore (eds). Current concepts in plant taxonomy. Academic Press. London.

-Bawa, K.S. y J.H. Beach. 1981. Evolution of sexual systems in flowering plants. Ann Missouri Bot. Grard. 68: 254-274.

-Begum M. 1965. Studies on the embryology of *Utricularia graminifolia* Vahl. Current Science 34: 355-356.

-Begun, M. 1969. A note on the development of endosperm and embryo in *Utricularia graminifolia* Vahl. Curr. Sci (Bangalore) 38: 445-446.

-Berger D. 1998. Pollenmorphologische Untersuchungen cubanischer Lentibulariaceae. Institut für Spezielle Botanik, Humboldt Univertät zu Berlin. Germany. Trabajo inédito.

-Bhojwani, S.S. y S.P. Bhatnagar, 2000. The Embryology of Angiosperms. Vikas Publishing House PVT LTD, New Delhi

-Bozzola, J. J. y L. D. Russell. 1999. Electron Microscopy: Principles and techniques for biologists. Jones and Bartlett. London.

-Buss, C. C., T.G. Thomas y R. Wise. 2001. Seed coat morphology and its systematic implications in *Cynea* and other genera of Lobelioideae (Campanulaceae). American Journal of Botany 88: 1301-1308.

-Casper, J. S. 1966. Monographie der Gattung *Pinguicula* L. Bibliotheca Botanica 31: 1-209.

-Casper, J. S. y H. Manitz. 1975. Beiträge zur Taxonomie and Chorologie del mitteleuropäischen *Utricularia*- Arten. Feddes Repertorium 86: 211-232.

-Claudi-Magnussen, G. 1982. An introduction to *Genlisea*. Carnivorous Plant Newsletter 11: 13-16.

-Compton, R.H. 1909. The morphology and anatomy of *Utricularia brachiata* Oliver. New Phytologist 8(4): 117-130.

-Cosner, M.E., R.K. Jansen y T.G. Lammers. 1994. Phylogenetic relationship in the Campanulales based on *rbc*L sequences. Plant Systematic and Evolution 190: 79-95.

-Crété, P. 1956*a*. Lentibulariacées. Développement de l' embryon chez le *Pinguicula leptoceras* Rchb. Comptes Rendus Hebdomadairesdes Séances de l'Académie des Sciences Paris 242: 1063-1066.

-Crété, P. 1956*b*. Lentibulariacées. Développement de l' albumen chez les *Pinguicula*. Comptes Rendus Hebdomadairesdes Séances de l'Académie des Sciences Paris 242: 1346-1349.

-Davis, G. L. 1966. Systematic embryology of the angiosperms. John Wiley and Sons. New York. 528 pp.

-Degtjareva, G., J. Casper, F. Hellwig y D Sokoloff. 2004. Seed morphology in the genus *Pinguicula* (Lentibulariaceae) and its relation to taxonomy and phylogeny. Botanische Jahrbücher fuer Systematik Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie 125: 431-452.

-Dickson, A. 1869. On the development of the flower of *Pinguicula vulgaris* L., with remarks on the embryos of *P. vulgaris*, *P. grandiflora*, *P. lusitanica*, *P. caudata* and *Utricularia minor* Transactions of the Royal Society of Edinburgh 25: 639-653.

-Eguiarte, L., J. Núñez-Farfán., C. Domínguez y C. Cordero. 1999. Biología evolutiva de la reproducción en plantas. 117 -151 pp. En: Núñez-Farfán J y L. Eguiarte (Compiladores). La Evolución Biológica. Ciencias. Facultad de Ciencias, UNAM. México.

-Erdtman G. 1952. Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. Almqvist and Wiksell. Stockholm.

-Faegri K. e Iversen J. 1964. *Textbook of pollen analysis*. Blackwell, Oxford.

-Farooq, M. 1958. The development of the embryo in *Utricularia stellaris* Linn. f. var. *inflexa*. Sci. and Cult. 23: 479-480.

-Farooq, M. 1964a. Studies in the Lentibulariaceae 1. The embryology of *Utricularia stellaris* Linn. f. var. *inflexa* Clarke. Part I. Flower, organogeny, ovary, megasporogenesis and female gametophyte. Proc. Natn. Inst. Sci. India B 30: 263-279.

-Farooq, M. 1964b. Studies in the Lentibulariaceae I. The embryology of *Utricularia stellaris* L. f. var. *inflexa* Clarke. Part II. Microsporangium, male gametophyte, fertilization, endosperm, embryo and seed. Proc. Natn. Inst. Sci. India B 30: 280-299.

-Farooq, M. 1965a. Studies in the Lentibulariaceae II. The embryology of *Utricularia arcuata* Wt. Journal of the Indian Botanical Society 44: 326-346.

-Farooq, M. 1965b. Studies in the Lentibulariaceae III. The embryology of *Utricularia uliginosa* Vahl. Phytomorphology 15: 123-131.

-Farooq, M. 1966. Studies in the Lentibulariaceae IV. The embryology of *Utricularia striatula* Sm. Journal of the Indian Botanical Society 45 (1/2): 1-13.

-Farooq, M. y S. Bilquis. 1966. Studies in Lentibulariaceae VII. The embryogeny in *Utricularia scandens* Benj. Beiträge zur Biologie der Pflanzen. 42: 127-131.

-Farooq, M.S. y S.A. Siddiqui. 1964. The embryology or *Utricularia stellaris* Linn f. Sci. Cul. 30(8): 394-395..

-Farooq, M.S. y S.A. Siddiqui. 1965.Abnormal ovules and embryo sac in *Utricularia vulgaris* var *americana* A. Gray. Naturwissenschaften 52: 90.

-Farooq, M. S. y S. A. Siddiqui. 1967. Studies in the Lentibulariaceae VI. The embryology of *Utricularia stellaris* Linn. Journal of the Indian Botanical Society 46: 31-44.

-Fernández-Pérez, A. 1964. Plantas insectivoras I. Lentibulariaceae de Colombia y Perú. Caldasia 50: 5-35.

-Fischer, E., S. Porembski y W. Barthlott. 2000. Revision of the genus *Genlisea* (Lentibulariaceae) in Africa and Madagascar with notes on ecology and phytogeography. Nordic. Journal of Botany 20: 291-317.

-Fromm-Trinta E. 1979. Revisão das espécies do gênera *Genlisea* St-Hill. (Lentibulariaceae) das regiões sudeste e sul do Brasil. Rodriguésia 31 (49): 17-139.

-Fromm-Trinta E. 1981. Revisão do genero *Genlisea* St.Hil (Lentibulariaceae) do Brasil. Bull. Mus. Nac. Rio de Janeiro n.s., Bot. 61: 1-21.

-Fromm-Trinta, E. 1984. Genliseas americanas. Sellowia 36: 55-62.

-Gibson, D.N. 1974. Lentibulariaceae. In: Flora de Guatemala. Standley, P.C., L.O. Williams y D.N. Gibson (Eds). Fieldiana, Bot. Vol 24, Part X (4): 315-328.

-Haccius, B. y E. Hartl-Baude. 1956. Embryologische und histogenetische Studien an "monokotylen-Dikotylen". II. *Pinguicula vulgaris* L. und *Pinguicula alpina* L. Oesterreichische Botanische Zeitschrift 103: 567-587

-Hedrén, M., M, Chase y R.G. Olmstead. 1995. Relationships in the Acanthaceae and related families as suggested by cladistic analysis of *rbc*L nucleotide sequences. Plant Systematic and Evolution 194: 93- 109.

-Heide, F. 1912. The structure and biology of arctic flowering plants I. Lentibulariaceae (*Pinguicula*) Meddel. om Grønland 36: 441-481.

-Heusser C. J. 1971. Pollen and spores of Chile. The University of Arizona Press. Tucson.

-Herr, J.M. 1984. Embryology and Taxonomy. *In* Johri, B.M. (ed.). Embryology of Angiosperms. Springer-Verlag, New York

-Huynh K. L. 1968. Étude de la morphologie du pollen du genre *Utricularia* L. Pollen et Spores 10: 11-55.

-Ibannain, Z. y J. Vallade. 1989. Interprétation morphologique des embryons monocotylés. I. La localisation du territoire précaulinaire et la valeur morphologique du cotylédon. Bulletin de la Société Botanique de France 136: 305-316.

-Jérémie, J. 1989. Autogamie dans le genre *Utricularia* L. (Lentibulariaceae). Bull. Mus. Natl. Hist. Nat. B. Adansonia Bot. Phytochim. 11: 17-28.

-Jobson, R.W., J. Playford, K.M. Cameron y V. Albert. 2003. Molecular phylogenetics of Lentibulariace inferred from plastid *rps*16 intron and *trn*L-F DNA sequences: Implications for character evolution and biogeography. Systematic Botany 28: 157-171.

-Jobson, R.W., V. A. Albert. 2002. Molecular rates parallel diversification contrasts between carnivorous plant sister lineages. Cladistics 18: 127-136.

-Johansen, D.A. 1940. Plant microtechnique. McGraw-Hill, New York

-Johri, B. M., K. B. Ambegaokar y P. S. Srivastava. 1992. Comparative embryology of angiosperms. Springer. Berlin. 1221 pp.

-Juan, R., J. Pastor y I. Fernández. 2000. SEM and Light Microscope observations on fruit and seeds in Scrophulariaceae from southwest Spain and their systematic significance. Annales of Botany 86: 323-338.

-Judd, W.S., C.S. Campbell, E.A. Kellogg, P.F. Stevens, M.J. Donoghue. 2002. Plant Systematics. A Phylogenetic Approach. Sinauer Associates Inc. Sunderland, Massachusetts USA. 576 pp.

-Juniper, B. E., R. J. Robins y D. M. Joel. 1989. The Carnivorous Plants. Academic Press. London. 353 pp.

-Karlsson P.S., Nordell K.O., Carlsson B.A. y Svensson B.M. 1991. The effect of soil nutrient status on prey utilization in four carnivorous plants. Oecologia 86: 1-7.

-Kausik, S.B. 1935. The life history of *Utricularia coerulea* L. Current Science 3: 357-359.

-Kausik, S. B. 1938. Pollen development and seed formation in *Utricularia coerulea* L. Beihefte Botanisches Centralblatt 58: 365-378.

-Kausik, S.B. y M.V.S. Raju. 1955. A contribution to the floral morphology and embryology of *Utricularia reticulata*. Proc. Ind. Acad. Sci.41B: 155-166.

-Kausik , S.B. y M.V.S. Raju. 1956. Variation in the development of proembryo in *Utricularia coerulea* L. Current Sci. 25: 296-297.

-Khan, R. 1953. Haustorial behaviour of the chalazal end of embryo sac and reversion of polarity in *Utricularia flexuosa* Vahl. Current Sci 22: 179-180.

-Khan, R. 1954. A contribution to the embryology of *Utricularia flexuosa* Vahl. Phytomorphology 4: 80-117.

-Khan, R. 1963. The behaviour of the integumentary tapetum in the ovules containing degenerating Gametophytes in *Utricularia flexuosa* Vahl. Proc. Natl. Acad. Sci. India. Bot. 33: 651-655.

-Khan, R. 1970. Lentibulariaceae. Bulletin of the Indian National Academy of Science 41: 290-297.

-Kondo, K. 1972. A comparison of variability in *Utricularia cornuta* and *Utricularia juncea*. Amer. J. Bot. 59: 23-37.

-Kondo, K., M. Segawa y K. Nehira. 1978. Anatomical studies on seeds and seedlings of some *Utricularia* (Lentibulariaceae). Brittonia 30: 89-95.

-Kopczynska, K. 1964. Embryosac-development in *Pinguicula vulgaris* L. Acta Societatis Botanicorum Poloniae 33: 141-156.

-Koul, K.K., R. Nagpal y N. Raina. 2000. Seed coat microsculpturing in Brassica and allied genera (Subtribes Brassicinae, Raphaninae, Moricandiinae). Annals of Botany 86: 358-397.

-Krishna, I. 1940a. Development of embryo sac and endosperm haustoria in some members of Scrophularineae IV. *Vendellia hirsuta* Ham and *V. scabra* Benth. Jour. Indian Bot. Soc. 19: 179-180.

-Krishna, I. 1940b. Development of embryo sac and endosperm haustoria in some members of Scrophularineae V. *Ilysanthes hyssopioides* Benth and *Bonnaya tenuifolia* Spring. Jour. Indian Bot. Soc. 19: 5-17

-Lobreau-Callen D., Jérémie J y Suarez-Cervera M. 1999. Morphologie et ultrastructure du pollen dans le genre *Utricularia* L. (Lentibulariaceae). Canadian Journal of Botany 77: 744-767.

-Maheshwari, P. 1950. An introduction to the embryology of angiosperms. McGraw-Hill Book Company, INC. New York. 452 pp

-Martínez-Ortega, M.M. y E. Rico. Seed morphology and its systematic significance in some *Veronica* species (Scrophulariaceae) mainly from the western Mediterranean. Plant Syst. Evol. 228: 15-32

-Merl, E.M. 1915. Beiträge zur Kenntnis der Utricularien und Genliseen. Flora 108: 127-200.

-Moore, P. D., J.A. Webb y M.E. Collinson. 1991. Pollen analysis. Blackwell Scientific Publication. London

-Molau, U. 1993. Reproductive ecology of the three Nordic Pinguicula species (Lentibulariaceae). Nord. J. Bot. 13(2): 149-17.

-Múller, K. y T. Borsch. 2005. Phylogenetics of *Utricularia* (Lentibulariaceae) and molecular evolution of the *trn*K intron in a linage with high substitutional rates. Plant. Syst. Evol. 250: 39-67.

- Müller, K., T. Borsch, L. Legendre, E. Fischer, S. Porembski y W. Barthlott. 2001. The evolution of carnivory in the Lamiales: evidence from *mat*Kand adjacent noncoding regions. Resumenes. Botany 2001. August 12-16. Albuquerque, New Mexico.

-Müller, K., T. Borsch, L. Legendre, I. Theisen y W Barthlott. 2002. Evolution of carnivory in the Lentibulariaceae: considerations based on molecular, morphological and physiological evidence. Proceeding of the International Carnivorous Plant Society Meeting. Tokio.

-Müller, K., T. Borsch, L. Legendre, S. Porembski y W. Barthlott. 2000. A phylogeny of Lentibulariacea based on sequences of *mat*K and adjacent non coding regions. Amer. J. Bot. 87: S145-S146.

-Müller, K., T. Borsch, L. Legendre, S. Porembski, I. Theisen y W Barthlott. 2004. Evolution of Carnivory in Lentibulariaceae and the Lamiales. Plant Biology 6: 477-490.

-Nagendran, C. R. y M. S. Dinesh. 1989. The embryology of angiosperms: A classified bibliography (1965-1985). Indira Publishing. House. Michigan. 239 pp.

-Narayana, L.L. y D.V. L. Satyavathi. 1988. Floral anatomy of two Lentibulariaceae. Feddes Repertorium 99: 519-522.

-Olmstead R.G., B. Bremer, K.M. Scott y J.D. Palmer. 1993. A parsimony analysis of the Asteridae sensu lato based on *rbc*L sequences. Annals of the Missouri Botanical Garden 80: 700-722.

-Olvera, G. M. 1996. El Género *Utricularia* en México. Anales del Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México, serie Botánica 67: 347-384.

-Olvera, G. M. 1997. Primer registro de *Utricularia erectiflora* (Lentibulariaceae) para México. Anales del Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México, serie Botánica 62: 43-45.

-Olvera, G.M. y E.S. Martínez. 2002. Primer registro de *Genlisea* (Lentibulariaceae) para México. Acta Botánica Mexicana 59: 71-73.

-Paiva, J. y M. Velayos. 2001. Flora Ibérica. Plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares. Vol. XIV. Myoporaceae-Campanulaceae. Real Jardín Botánico. Madrid. 233 pp.

-Palser, B. F. 1975. The bases of Angiosperm phylogeny: Embryology. Annals of the Missouri Botanical Garden 62: 621-646.

-Raghavan, V. 1997. Molecular Embryology of Flowering Plants. Cambridge, University Press. Reino Unido.

-Robins, R. J. y K. Subramanyam. 1980. Scanning electron microscope study of the seed surface morphology of some *Utricularia* (Lentibulariaceae) species from India. Proc. Indian Natn. Sci. Acad. B46(3): 310-324.

-Ruzin, S. E. 1999. Plant Microthechnique and Microscopy. Oxford University Press. Oxford. 322 pp.

-Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa. México. 432 pp.

-Schnell, D.E. 1976. Carnivorous Plants of the United States and Canada. John F. Blair Publischer. Winston Salem, North Carolina.

-Segarra, J.G. e I. Mateu. 2001. Seed morphology of *Linaria* species from eastern Spain: identification of species and taxonomic implications. Botanical Journal of the Linnean Society 135: 375-389.

-Shivaramiah, G. 1964a. A contribution to the embryology of *Utricularia exoleta* R. BR. Current Science 33: 501-503.

-Shivaramiah, G. 1964b. A contribution to the embryology of *Utricularia wallichiana* Wt. Current Science 33: 657-658.

-Shivaramiah, G. 1967. Observations on the floral morphology and embryology of *Utricularia stricticaulis* Stapf. Proceeding of the Indian Academy of Science Sect B 65: 56-62.

-Shivaramiah, G., S.S. Rajan y K.S. Rao. 1975. A contribution to the embryology of Utricularia scandens Oliver. Curr. Sci. (Bangalore) 44(11): 377-378.

-Siddiqui, S. A. 1968. Embryology of *Utricularia reticulata* var. *parviflora* Santapau and *Utricularia nivea* valh enum. Science and Culture 34(10): 422-424.

-Siddiqui, S.A. 1975. Studies in the Lentibulariaceae 7. The development of endosperm and embryo in *Utricularia coerulea* var *filicaulis* Clarke. Bot Not. 128: 432-437.

-Siddiqui, S. A.1978a. Studies in the Lentibulariaceae 8. The development of gametophytes in *Utricularia dichotoma* Labill. Flora, Jena 167: 111-116.

-Siddiqui, S. A.1978b. Studies in the Lentibulariaceae 9. Pollination, fertilization, endosperm, embryo and seed in *Utricularia dichotoma* Labill. Bot. Jahrs Syst Pflanzengesch Pflanzengeogr 100: 237: 245

-Siddiqui, S.A. 1979. Lentibulariaceae XI. The development of endosperm and embryo in *Utricularia cornuta* Mixch. Proc. Indian Acad Sci B Part II. 88: 213-217.

-Siddiqui, S. A.1978c. Studies in the Lentibulariaceae 10. The development of gametophytes in *Utricularia cornuta* Mixch. Plant Science (Lucknow) 8: 11-15.

-Siddiqui, S.A. y M. Farooq. 1974. The embryogeny of *Utricularia bifida* Linn. Plant Sci (Lucknow) 6: 30-33.

-Slinger, J. 1954. The morphology and anatomy of *Utricularia transrugosa* Stapf. Bothalia 6: 385-406.

-Sohma K. 1975a. Pollen morphology of the Japanese species of *Utricularia* L. y *Pinguicula* L. with notes on fossil pollen of *Utricularia* from Japan (1). Japanese Journal of Botany 50: 164-179.

-Sohma K. 1975b. Pollen morphology of the Japanese species of *Utricularia* L. y *Pinguicula* L. with notes on fossil pollen of *Utricularia* from Japan (2). Japanese Journal of Botany 50: 193-209.

-Stebbins, G.L. 1957. Self Fertilization and population variability in higher plants. The Am. Midl. Nat. 91: 337-354.

-Stolt, H. 1936. Beiträge zur Embryologie der Lentibulariaceen. Svensk Botanisk Tidskrift 30: 690-696.

-Stuessy, F.T. 1990. Plant Taxonomy: The systematic evaluation of comparative data. Columbia University Press, New York.

-Subramanyam, K. y L.L. Narayana. 1969. Floral anatomy of *Utricularia caerulea* L. and *U. stricticaulis* Staff (Lentibulariaceae). Bull. Torrey Botanical Club 96: 107-113.

-Subramanyam, K. y L.L. Narayana. 1978. Studies in Indian *Utricularia* L.: 2. Floral Anatomy of *Utricularia aurea* Lour., U. exoleta R. Br., U. stellaris Linn. f. and U. striatula Sm. J. Indian.bot. Soc. 57: 244-252.

-Taylor, P. 1977. Lentibulariaceae. *In* Woodson, R.E. Flora of Panama. Ann. Missouri Bot. Gard. 63: 565-580.

-Taylor, P. 1989. The genus *Utricularia*. Kew Bulletin 14: 1-724.

-Taylor, P. 1991. The genus *Genlisea*. Carnivorous Plant Newsletter 20: 20-35.

-Thanikaimoni, G. 1966. Pollen morphology of the genus *Utricularia*. Pollen et Spores 8: 265-284.

Tiagi, B. 1951. A contribution to the morphology and embryology of *Cuscuta hyaline* Roth and *C. planiflora* Tenore. Phytomorphology 1: 9-21.

-Tobe, H. 1989. The embryology of angiosperms: its broad applications to the systematic and evolutionary study. The Botanical Magazine, Tokio 102: 351-367.

-Williams, S.E., V.A. Albert y M.W. Chase. 1994. Relationships of Droseraceae. A cladistic analysis of *rbc*L sequences and morphological data. American Journal of Botany 81: 1027-1037.

-Wydler H. 1857. Morphologische Mitteilungen. Flora 40: 539.

-Wylie , R.B. y A.E. Yocom. 1923. The endosperm of *Utricularia*. Univ. Iowa Stud. Nat. Hist. 10: 3-18

-Zamudio, S. 1988. Dos nuevas especies de *Pinguicula* (Lentibulariaceae) del Centro y Norte de México. Acta Botánica Mexicana 3: 21-28.

-Zamudio, S. 1990. El género *Pinguicula* (Lentibulariaceae) en México. Resúmenes del VI Congreso Latinoamericano de Botánica, La Habana, Cuba.

-Zamudio, S. 1993. El género Pinguicula (Lentibulariaceae) en México. Primera Reunión Académica Anual. Instituto de Ecología A.C.

-Zamudio, S. 1995. Las plantas mexicanas del género *Pinguicula*, un grupo de interés hortícola. Horticultura 3: 63-69.

-Zamudio, S. 1999. *Pinguicula elizabetheae* una nueva especie de la sección *Orcheosanthus* (Lentibulariaceae) de los estados de Hidalgo y Querétaro. Acta Botánica Mexicana 47: 15-22.

-Zamudio, S. 2000. The genus *Pinguicula* (Lentibulariaceae) in Mexico and Central America. Abstract of the XVI International Botanical Congress. St. Louis Missouri, USA.

-Zamudio 2001. Revisión de la sección *Orcheosanthus,* del género *Pinguicula* (Lentibulariaceae). Tesis de Doctorado Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México. 225.

-Zamudio, S. 2003. Las especies del género *Pinguicula* (Lentibulariaceae) de México con potencial ornamental. *In* Mejía-Muñoz, J.M y A. Espinosa-Flores. eds. Plantas nativas de México con potencial ornamental. Universidad Autónoma Chapingo. México. 89-99 pp.

-Zamudio, S. y A. Lux. 1992. Una nueva especie gipsícola de *Pinguicula* (Lentibulariaceae) de Nuevo León, México. Acta Botánica Mexicana 20: 39-44.

-Zamudio, S. y B. Ludlow-Weichers. 1993. No 4. Lentibulariaceae, *Pinguicula*. *In* Ludlow-Weichers, B. N. Diego-Pérez y J. Márquez-Guzmán. eds. Flora Palinológica de Guerrero. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 16 pp.

-Zamudio, S. y J. Rzedowski. 1986. Tres especies nuevas de *Pinguicula* (Lentibulariaceae) de México. Phytologia 60(4): 255-266.

Zamudio, S y J. Rzedowski. 1991. Dos especies nuevas de *Pinguicula* del estado de Oaxaca, México. Acta Botánica Mexicana 14: 23-32.

Zamudio, S y R.Z. Ortega. 1994. Una nueva especie de *Pinguicula* (Lentibulariaceae) de los estados de Querétaro e Hidalgo, México. Acta Botánica Mexicana 28: 57-62.

PAGINAS EN LINEA

http//www.mobot.org/MOBOT/Research

http//www.awi_bremerhaven.de/Benthic/coastalEco/population_ecology/PE_meiofauna1.html