

CARACTERIZACIÓN PALINOLÓGICA DE LA TRIBU COCCOLOBEAE (POLYGONACEAE: ERIOGONOIDEAE)

TESIS

PRESENTADA COMO REQUISITO
PARA OBTENER EL GRADO DE

**MAESTRA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS
NATURALES TROPICALES**

POR

**Licenciada en Biología
Kelly Cristina Durán Escalante**



Directores:

POSGRADO INSTITUCIONAL
CIENCIAS AGROPECUARIAS Y MANEJO
DE RECURSOS NATURALES TROPICALES

Dr. Juan Javier Ortiz Díaz

Dr. Juan Tun Garrido

Dra. Miriam Monserrat Ferrer Ortega

Mérida, Yucatán, México, septiembre del 2019



UADY
UNIVERSIDAD
AUTÓNOMA
DE YUCATÁN

COORDINACIÓN GENERAL
DEL SISTEMA DE POSGRADO,
INVESTIGACIÓN Y VINCULACIÓN

POSGRADO INSTITUCIONAL EN CIENCIAS
AGROPECUARIAS Y MANEJO DE RECURSOS
NATURALES TROPICALES

**ALUMNA: LICENCIADA EN BIOLOGÍA
KELLY CRISTINA DURÁN ESCALANTE**

SÍNODO DEL EXAMEN DE TESIS DE GRADO

**DRA. IVONNE SÁNCHEZ DEL PINO
CICY**

**DR. JUAN PABLO PINZÓN ESQUIVEL
CCBA-UADY**

**DRA. YOLANDA MOGUEL ORDOÑEZ
INIFAP**

**M. EN C. HUMBERTO MOO VALLE
CCBA-UADY**

**DR. WILLIAM MAY ITZÁ
CCBA-UADY**

MÉRIDA, YUCATÁN, SEPTIEMBRE DEL 2019

DECLARATORIA DE ORIGINALIDAD

“El presente trabajo no ha sido aceptado o empleado para el otorgamiento de título o grado diferente o adicional al actual. La tesis es resultado de las investigaciones del autor, excepto donde se indican las fuentes de información consultadas. El autor otorga su consentimiento a la UADY para la reproducción del documento con el fin del intercambio bibliotecario siempre y cuando se indique la fuente”.

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a mis asesores Dr. Juan Javier Ortiz Díaz y Dr. Juan Tun Garrido por haber registrado este proyecto y darme la oportunidad de realizar esta tesis, aun cuando no existía financiamiento para ello. Por proveerme de información, y de confianza en mí misma. En especial, quiero agradecerte a ti, Dra. Miriam M. Ferrer Ortega, por todo el apoyo académico y emocional que he recibido. A pesar de nuestro *peculiar* inicio, me siento profundamente honrada de que me hayas aceptado como tu estudiante. He aprendido mucho, en muchas áreas gracias a ti y me siento agradecida con la vida por darme esta segunda oportunidad de conocerte como profesora, madre y ser humano.

A mis tutores, Dra. Ivonne Sánchez del Pino y en especial al Dr. Juan Pablo Pinzón Esquivel, por sus siempre acertados comentarios para mejorar este trabajo, su compromiso como tutor y su auténtico interés en mi crecimiento como estudiante y profesionista.

A ti, Dra. Patricia I. Montañez Escalante, por tu infinito amor y tu genuina preocupación hacia mí. Eres la razón por la cual estudié esta carrera y te lo debía, el reconocerte por escrito como la mejor guía que he tenido en mi vida académica.

A mis compañeros de departamento, Dr. Luis Felipe de Conceisao dos Santos, M.C. María Camila Hurtado, L. Agr. Alejandra Escalante Parra, L. Biol. Roberto Patiño Ramírez, por todo el apoyo y los ánimos dados cuando más los necesitaba. Ustedes me enseñaron que es posible llamar amigos a las personas con las que trabajas. Por crear un ambiente cordial y de motivación, de aprendizaje compartido.

Agradecimientos especiales a la Mtra. Rita Alfaro Bates por su asistencia y asesoría con el polen y a la Ing. Silvia Andrade por su ayuda con el MEB y los consejos de vida. Conocerlas a las dos ha sido un maravilloso placer.

Mamá, hermana, lo conseguimos. A ustedes les ha tocado ver la parte más cruda de todo este proceso. Este trabajo es por y para ustedes. Gracias por aceptar y respaldar mis decisiones, por más arriesgadas que estas sean. Gracias por comprender mis ausencias, escucharme, consolarme y confiar en mi en los momentos en los que yo no lo hacía.

A ti Laura, gracias por estar y permanecer. Has sido parte de esto incluso antes del comienzo. He tenido en ti una psicóloga y una mejor amiga, todo en una misma persona.

A mi segunda familia, integrada por Oscar y Eric López Rivero, Kendra y Kalia Velázquez Ovando, Janet Gallardo Zapata, Silvia Cuitún Coronado, Andrea Gómez Vargas y Alejandro Carrillo Berdugo. Espero esto sirva de evidencia de que el destino nos unió en algún momento de nuestras vidas. Gracias por dejarme ser parte de sus vidas e impactar tan positivamente en la mía. Han sido el bálsamo emocional más bonito.

RESUMEN

La tribu Coccolobeae se encuentra conformada por los géneros *Coccoloba* P. Browne, *Neomillspaughia* S.F. Blake y *Podopterus* Bonpl. y se reconoce por la presencia de cinco tépalos en las flores. Caracteres moleculares y morfológicos de hojas, ócreas y fibras, reconocen a *Neomillspaughia* y a *Coccoloba* como grupos hermanos. Características similares en el fruto se observan en *Neomillspaughia* y *Podopterus*. Dado que especies estrechamente relacionadas producen polen con características similares, las características del grano de polen se han usado en la clasificación y resolución de relaciones a nivel de género y especie en la familia Polygonaceae. En este trabajo se evaluó el valor taxonómico de los caracteres palinológicos en la circunscripción genérica de la tribu Coccolobeae y en el reconocimiento de las especies que la conforman. La caracterización del polen se realizó mediante observaciones con microscopía óptica y electrónica de barrido de polen proveniente de ejemplares de herbario. La matriz de datos se organizó para 13 unidades taxonómicas operativas (OTU) y 13 caracteres palinológicos. La utilidad en la delimitación genérica se probó mediante un análisis de agrupamiento UPGMA para el coeficiente de similitud de Gower. Dentro de la tribu Coccolobeae fue posible encontrar granos de polen con diferente forma y ornamentación en la exina. Los granos de polen en *Coccoloba* se describen como subprolato y con ornamentación puntado-estriado a reticulado salvo dos excepciones: *Coccoloba acapulcensis* presenta espínulas y *C. tuerckheimii* granos prolato esferoidales con gránulos. Este análisis evidenció que, basados en la morfología del grano de polen, un nuevo tipo polínico en *Coccoloba* ha sido identificado y descrito. El género *Neomillspaughia* se caracterizó por la presencia de granos prolato a subprolato y una ornamentación microrreticulada; solo *N. hondurensis* presentó una estructura vestibular en la apertura. En *Podopterus*, la forma del grano varía de subprolato a prolato esferoidal y la ornamentación de microrreticulada a reticulada: *P. cordifolius* presenta exina reticulada con lúmenes profundos y bien definidos; *P. guatemalensis*, presenta una estructura vestibular en la apertura y *P. mexicanus* exhibe granos tri-tetracolporados y aperturas lolongadas. Si bien los caracteres palinológicos *per se* no brindan soporte a la delimitación genérica de la tribu Coccolobeae, estos permiten el reconocimiento de ciertas especies. Las agrupaciones

observadas en el fenograma coinciden parcialmente con la filogenia molecular disponible para Polygonaceae.

Palabras clave: Coccolobeae; Eriogonoideae; Polen; Polygonaceae; Taxonomía.

Summary

The genera that conform the current tribe Coccolobae are: *Coccoloba* P. Browne, *Neomillspaughia* S.F. Blake and *Podopterus* Bonpl. The five tepals are the distinguish feature of this group. Molecular and morphological characters of leaves, ochrea and fibres indicates that *Neomillspaughia* and *Coccoloba* are sister groups. Similar characteristics in the fruit are observed in *Neomillspaughia* and *Podopterus*. Since closely related species produce similar pollen, the pollen grain has been used in taxonomic classifications to elucidate relationships at genera and species level in Polygonaceae. On that basis, this study aimed to evaluate the taxonomic value of pollen grains in tribe Coccolobae in the generic delimitation of the species and the utility of pollen grains in the identification of the species that constitute *Neomillspaughia*, *Podopterus* and some *Coccoloba*. Pollen was studied using optical microscopy and scanning electron microscope and herbarium material. The matrix was composed of 13 operational taxonomic units (OTU) and 13 traits. Usefulness in the generic delimitation was tested with an UPGMA clustering analysis for the Gower Distance. In tribe Coccolobae was possible to find pollen grains with different shape and ornamentation. Although the shape of pollen is subprolate, ornamentation pattern in *Coccoloba* vary from punctate-striate to microreticulate, two species have a different ornamentation: *C. acapulcensis* has a spinulose exine and an *C. tuerckheimii* exhibits prolate-spheroidal grains with granulate exine. Based in pollen grain morphology, this is a new type of pollen grain found and described for *Coccoloba*. Exine ornamentation of pollen grains for the three species of *Neomillspaughia* is microrreticulate; *N. hondurensis* exhibit a vestibular space in the aperture and that characteristic separate it from the rest of *Neomillspaughia*. In *Podopterus*, exine ornamentation is micro-reticulate. Endoapertures and apertures (number and characteristics) proved to be particularly informative features. *P. cordifolius* has a reticular exine with deep and well-shaped lumina; same as *N. hondurensis*, *P. guatemalensis* has a vestibular space in the aperture and *P. mexicanus* is the only species that exhibits 3-4colporate grains and lolongate endoapertures. Although the pollen *per se* do not support the generic delimitation of Coccolobae, it allows the recognition of certain species. The clusters obtained in the phenogram are partially similar with those showed in the molecular phylogeny of Polygonaceae.

Key words: Coccolobeae; Eriogonoideae; Pollen; Polygonaceae; Taxonomy.

ÍNDICE GENERAL

INTRODUCCIÓN GENERAL	1
REVISIÓN DE LITERATURA	3
Los caracteres palinológicos como fuente de información.	3
Morfología del polen.....	4
Familia Polygonaceae Juss.....	5
El género <i>Neomillspaughia</i> S.F. Blake	5
El género <i>Coccoloba</i> P. Browne	7
El género <i>Podopterus</i> Bonpl.	8
El término especie y la delimitación taxonómica.....	9
OBJETIVOS	11
LITERATURA CITADA	12
ARTÍCULO:	18
Valor taxonómico de los caracteres palinológicos en la tribu Coccolobae (Polygonaceae: Eriogonoideae)	18
RESUMEN	20
ABSTRACT	21
INTRODUCCIÓN	22
MATERIALES Y MÉTODOS	23
Selección de las especies.....	23
Técnica de acetólisis, medición y descripción de los granos de polen.....	24
Análisis multivariado	25
RESULTADOS	25
DISCUSIÓN	34
CONCLUSIONES	39
LITERATURA CITADA	39
ANEXOS	44
Cuadro 1. Lista de especies empleadas para la caracterización palinológica.....	44
Cuadro 2. Caracteres palinológicos evaluados en las especies estudiadas.....	45
Cuadro 3. Caracteres y estados de carácter empleados en el análisis multivariado para las especies de la tribu Coccolobae.....	46

Cuadro 4. Matriz de datos para el análisis multivariado de los caracteres palinológicos	47
CONCLUSIONES GENERALES	48

ÍNDICE DE FIGURAS

ARTÍCULO

Lámina I. Microfotografías de granos de polen de <i>Coccoloba</i> con microscopio electrónico de barrido.....	27
Lámina II. Microfotografías de granos de polen de <i>Coccoloba</i> en vista ecuatorial y polar con microscopía óptica.....	29
Lámina III. Microfotografías de granos de polen de <i>Neomillspaughia</i> y <i>Podopterus</i> con microscopio electrónico de barrido.....	30
Lámina IV. Microfotografías de <i>Neomillspaughia</i> y <i>Podopterus</i> en en microscopía óptica	31
Figura 1. Fenograma obtenido mediante la técnica de ligamiento promedio (UPGMA).....	33

INTRODUCCIÓN GENERAL

Tradicionalmente, los caracteres macromorfológicos como las hojas, flores y frutos han sido empleados para realizar los tratados taxonómicos de las plantas (Morrone, 2013). Sin embargo, las hojas, los tricomas y otro tipo de estructuras pueden presentar plasticidad y verse influenciadas por las condiciones ambientales en las que se desarrolla la planta (Sultan, 2000; Holenski, 2007; Ellis *et al.*, 2009; Dexter *et al.*, 2013).

El grano de polen presenta una morfología y tamaño constante dentro de la especie y es una expresión parcial del genoma (Ferguson, 1985; García *et al.*, 2015). La característica más informativa en el grano de polen es la ornamentación de la exina ya que ésta adquiere diversos patrones en la superficie dependiendo de la especie (Wang y Dobritsa, 2018). Especies cercanamente emparentadas a menudo producirán polen con características similares (Wang y Dobritsa, 2018).

Polygonaceae es considerada una de las familias con mayor diversidad de formas y estructuras respecto al polen dentro de las dicotiledóneas (Wodehouse, 1931; Nowicke y Skvarla, 1977; Brandbyge, 1990). Su condición euripalina, convierten al grano de polen en una herramienta útil para la identificación de las especies y dilucidar relaciones entre taxones (Nowicke y Skvarla, 1977; Oswald *et al.*, 2011). Entre los trabajos publicados que emplean el grano de polen con el fin de resolver relaciones entre especies de poligonáceas se encuentran los de Wodehouse (1931), Nowicke y Skvarla (1977) y Brandbyge (1990).

Neomillspaughia S.F. Blake, *Podopterus* Bonpl. y *Coccoloba* P. Browne pertenecen a la familia Polygonaceae, subfamilia Eriogonoideae y tribu Coccolobeae (Burke *et al.*, 2010). Los tres géneros presentan distribución neotropical y es posible encontrarlos representados en el territorio mexicano y dentro de la península de Yucatán (Ortiz-Díaz *et al.*, 2009). *Neomillspaughia* y *Podopterus* son géneros pequeños con tres especies cada uno (Standley y Steyemark, 1946; Ortiz-Díaz *et al.*, 2013) y se estima que *Coccoloba* se encuentra integrado por 120 especies, aunque el número puede ser mayor (Ortiz-Díaz *et al.*, 2015). Prueba de ello son los más de 400 nombres científicos documentados (Castañeda-Noa, 2017). Juntos, los tres géneros conforman el 12% de las especies que conforman a la familia Polygonaceae.

A lo largo de la historia taxonómica de este grupo, las especies que integran el género *Neomillspaughia* han sido ubicadas dentro de *Coccoloba* o de *Podopterus* (Roberty y Vautier, 1964; Blake, 1921; Gross, 1913). Estudios moleculares reconocen a *Neomillspaughia* como grupo hermano de *Coccoloba* (Burke *et al.*, 2010; Sanchez *et al.*, 2009). Algunos caracteres morfológicos compartidos incluyen las hojas coriáceas, similitud morfológica de las ócreas y presencia de depósitos de cristales en fibras septadas (Carlquist, 2003; Burke *et al.*, 2010; Burke y Sánchez, 2011). *Neomillspaughia* y *Podopterus* por su parte, comparten la presencia de un fruto acrescente y alado (Burke *et al.* 2010).

Del total de las especies que conforman a *Coccoloba*, solo el 20% de las especies cuentan con una caracterización palinológica. Por otro lado, *Podopterus mexicanus* y *Neomillspaughia emarginata* son las únicas especies de sus respectivos géneros que cuentan con caracterización palinológica gracias a su contribución a la apicultura en la península de Yucatán (Ortiz-Díaz, 1994; Alfaro-Bates *et al.*, 2010).

Dado que los tres géneros comparten una larga historia taxonómica y de que, el grano de polen aún no ha sido empleado dentro de la tribu Coccolobeae para dilucidar relaciones entre taxones, el objetivo de este estudio es evaluar el valor taxonómico de los caracteres palinológicos en la circunscripción genérica de la tribu Coccolobeae y en el reconocimiento de las especies que la conforman.

REVISIÓN DE LITERATURA

Los caracteres palinológicos como fuente de información.

Históricamente, los caracteres macromorfológicos han sido la principal herramienta que ha permitido la identificación y delimitación de las especies (Dexter *et al.*, 2013; Morrone, 2013) porque son de fácil acceso y medición. Sin embargo, presentan algunos inconvenientes como el ser fácilmente influenciados por las condiciones ambientales en las que la planta se desarrolla (Ellis *et al.*, 2009) como sucede con el tamaño de las hojas expuestas a sol y a sombra, la presencia o ausencia y densidad de tricomas (Holenski, 2007) y la longitud de entrenudos (Sultan, 2000). Por ello, se ha optado por emplear estructuras asociadas a la reproducción como el grano de polen para esclarecer relaciones filogenéticas en las plantas (Ferguson, 1985; Ubierno *et al.*, 2009; Cuadrado y Garralla, 2009; Ghahremaninejad *et al.*, 2014; Sosa y Salgado, 2016).

Los granos de polen producidos por individuos de una misma especie, permanecen constantes en su morfología a través del tiempo (García *et al.*, 2015) y debido a que especies cercanamente emparentadas, por lo general, producen polen con morfología similar (Wang y Dobritsa, 2018), los sistemas de clasificación modernos como el APG II y APG III, han incorporado cada vez más los caracteres polínicos como suplemento a los caracteres macromorfológicos y moleculares para dilucidar relaciones de parentesco entre taxones (Blackmore, 2007; Sosa y Salgado, 2016). Así, las ramas que corresponden a monocotiledóneas en la filogenia de plantas, comparten el grano de polen monosulcado y el clado eudicotiledóneas, el grano tricolpado (Blackmore y Crane, 1998; Wang y Dobritsa, 2018).

Polygonaceae, es considerada una de las familias más heterogéneas dentro del grupo de las eudicotiledóneas con respecto al polen (Nowicke Y Skvarla, 1977). Sánchez y colaboradores (2009) resaltan el valor del polen para reconocer grupos naturales y sugieren la incorporación de datos palinológicos en los estudios cladísticos dentro de la subfamilia Eriogonoideae, ya que estructuras que habían sido empleadas para determinar grupos dentro de Polygonaceae, como el número de tépalos y la presencia de una ócrea, han evolucionado o se han perdido más de una vez y no pueden considerarse más como

caracteres informativos confiables. Las descripciones palinológicas en *Coccoloba*, representan poco más del 20% del total de sus especies (Nowicke y Skvarla, 1977; Brandbyge, 1990; Palacios, 1991; Roubik y Moreno, 1991; Sánchez-Dzib, 2009; Ortíz-Díaz *et al.*, 2009) y para *Neomillspaughia* y *Podpiterus*, se limita a las especies de importancia melífera: *N. emarginata* (H. Gross) S.F. Blake y *P. mexicanus* Bonpl. (Alfaro-Bates, *et al.*, 2010). No obstante, solo los trabajos de Nowicke y Skvarla, (1977) y Bradbyge (1990) han empleado caracteres del polen para intentar resolver problemas taxonómicos.

Morfología del polen

Los taxones pueden reconocerse por su diversidad palinológica. Esta variación en los tipos polínicos está dada por el tamaño y forma de sus estructuras (Erdtman, 1943). Los grupos de plantas con granos de polen uniformes tanto en tamaño como en ornamentación se denominan estenopalinos (del griego stenós= estrecho, reducido). Los grupos euripalinos (eúrús= amplio) son aquellos con gran diversidad morfológica (Sáenz Laín, 2004).

La capa más externa de la exina, se encuentra esculpida por el arreglo y disposición de sus componentes. Dependiendo del ensamblaje de los elementos que conforman la exina y de los elementos supratactales que puedan presentarse (Wang y Dobritsa, 2018), se pueden reconocer diferentes patrones de ornamentación tales como el puntado (puntos), reticulado (retículos), equinado (con espínas o espínulas), verrugoso (con verrugas), granulado (con gránulos), entre otros (Erdtman, 1943, Punt *et al.*, 2007).

En vista polar, se puede reconocer el tipo y número de aperturas y obtener el índice de área polar. Este índice indica la relación entre el diámetro del grano y la distancia de los colpos y puede ser evaluada como ausente, pequeña, media, grande o muy grande. En vista ecuatorial, la forma del grano puede ser estimada mediante el cociente del eje polar/ eje ecuatorial (Alfaro-Bates *et al.*, 2010). En este plano, la forma de las endoaperturas también puede ser observada y se presenta de dos formas: lalongadas, cuando son elípticas o lolongadas cuando son circulares (Sáenz Laín, 2004).

Todos estos caracteres y más aportan información taxonómica y permiten el reconocimiento de las especies.

Familia Polygonaceae Juss.

La familia Polygonaceae fue descrita por primera vez en 1789 (Standley y Steyermark, 1946). Se encuentra ubicada dentro del orden Caryophyllales (Brockington *et al.*, 2009) y se compone de 49 géneros y alrededor de 1200 especies (Burke y Sánchez, 2011). Mediante estudios moleculares se reconoce a Polygonaceae como un grupo monofilético dividido en tres subfamilias: Erigonoideae Arn, en su mayoría con géneros leñosos y seis tribus: Brunnichieae, Coccolobae, Eriogoneae, Gymnopodieae, Leptogoneae y Triplarideae; Polygonoideae Eaton, compuesto por géneros herbáceos con ócreas tubulares y Symmerioideae Meisn, género monoespecífico y morfológicamente variable (Carlquist, 2003; Burke *et al.*, 2010; Burke y Sánchez, 2011). La distribución de la familia es cosmopolita (Schuster *et al.*, 2013; Kostikova *et al.*, 2014).

Algunos caracteres que permiten el reconocimiento de la familia son la presencia de una ócrea, aquenios trígonos, un único óvulo basal, perianto con cinco o seis tépalos, nudos huecos a comparación del eje y estivación quincuncial (Burke y Sánchez, 2011; Schuster *et al.*, 2011). Es morfológicamente muy diversa, ya que incluye formas de vida arbóreas, arbustivas, escandentes y herbáceas y es esta plasticidad morfológica que exhiben algunos grupos intrafamiliares que hace difícil su identificación (Carlquist, 2003; Schuster *et al.*, 2011).

El género *Neomillspaughia* S.F. Blake

El género *Neomillspaughia* fue establecido por Blake (1921) mientras hacía una revisión de la familia Polygonaceae. Se percató que *Campderia paniculata* Donn. Sm. (1899) (especie tipo) descrita en Honduras, presentaba características muy diferentes a las del género *Campderia* Benth. y también, que esta especie parecía estar asociada con *Podopterus emarginatus* H. Gross, registrada en Yucatán y descrita por Gross en 1913

(Blake, 1921). Blake conservó los epítetos y dio origen a las dos especies reconocidas como parte de *Neomillspaughia* hasta el siglo XX: *N. paniculata* (Donn. Sm.) S.F. Blake (1899) y *N. emarginata* (H. Gross) S.F. Blake (1913).

En 2013, Ortiz-Díaz y colaboradores reportaron que algunos ejemplares colectados en Honduras diferían morfológica y ecológicamente con las dos especies reconocidas y que estos parecían tener más similitudes con la especie *Neomillspaughia emarginata* que con *N. paniculata*. La nueva especie, *N. hondurensis* J.J Ortiz & Arnelas era diferente en tamaño y forma de la hoja, perianto y fruto.

Recientemente, mediante estudios moleculares, fue posible reconocer a *Neomillspaughia* como grupo hermano de *Coccoloba* dentro de la subfamilia Eriogonoideae y tribu Coccolobeae (Burke *et al.*, 2010). Algunos caracteres morfológicos compartidos que avalan dicha relación incluyen las hojas coriáceas, morfología similar de las ócreas y la presencia de depósitos de cristales en fibras septadas (Carlquist, 2003; Burke *et al.*, 2010; Burke y Sánchez, 2011).

Neomillspaughia paniculata y *N. hondurensis* no han sido empleadas para evaluar las relaciones filogenéticas con otras especies ni tampoco cuentan con caracterización palinológica y/o molecular.

El rango de distribución del género abarca desde la península de Yucatán en México hasta Centroamérica en Honduras (Ortiz-Díaz, 1994) y se encuentra restringido a las selvas secas (Burke *et al.*, 2010). *Neomillspaughia emarginata* se distribuye desde México hasta Guatemala y Belice y *N. paniculata* de Guatemala hasta Honduras y Nicaragua (Ortiz-Díaz *et al.*, 2013). El holotipo de *N. hondurensis* proviene del Departamento Francisco Morazán, cerca de Suyapa, región de La Travesía, municipio del Distrito Central en Honduras.

Neomillspaughia emarginata cuenta con al menos 20 nombres mayas documentados siendo el más común sakitsa' (Barrera *et al.*, 1976; Ortiz-Díaz, 1994; Arellano *et al.*, 2003; CONABIO, 2016).

Se reporta como una especie de importancia melífera (néctar) (Souza-Novelo, 1981; Ortiz-Díaz, 1994; Arellano *et al.*, 2003; Alfaro-Bates *et al.*, 2010), empleada como fuente de carbón y leña (Ortiz-Díaz, 1994), para hacer bajareques y como planta forrajera

(Arellano *et al.*, 2003). Es una planta arbustiva o arbórea de crecimiento lento presente en vegetación secundaria (Arellano *et al.*, 2003; Jiménez *et al.*, 2010).

Flores y Kantún (1997) reportan el uso de esta especie en el ritual maya del Cha'chaak para tapar las partes grandes del pib ceremonial. Barrera Marín *et al.*, (1976) mencionan que *Neomillspaughia emarginata* es utilizada para preparar el pan ritual llamado ya'alwah y envolver todos los otros panes rituales antes cocer el pib. *Neomillspaughia paniculata* es llamada "amarra-jabón" en Honduras y es muy abundante en la región desértica de Comayagua (Standley y Steyermark, 1946). En Nicaragua se le conoce como 'tapatamal' o 'paracai' y sus hojas son utilizadas para envolver tamales ya que dan un color rojizo a la masa y para preparar un postre lácteo conocido como cuajada (Grandtner, 2005; Grijalva, 2006). No existe más información disponible sobre *Neomillspaughia paniculata* o *N. hondurensis*.

El género *Coccoloba* P. Browne

Coccoloba es el género más grande dentro de la familia Polygonaceae y de la subfamilia Eriogonoideae. Cuenta con alrededor de 120 veinte especies y más de 400 nombres publicados (Brandbyge, 1990; Ortiz-Díaz *et al.*, 2015; Castañeda-Noa, 2017). Se distribuye por todo el Neotrópico, siendo las Antillas, América Central, el norte de América del Sur y la región amazónica de Brasil sus áreas de endemismo (Howard, 1960; Stohr en Castañeda-Noa, 2017). De las 17 especies de *Coccoloba* registradas en México, 11 se localizan en la península de Yucatán (Ortiz-Díaz, 1994).

Las características que permiten reconocer al género incluyen el hábito arbustivo y arborescente; las ócreas bien desarrolladas y un fruto succulento encerrado por los lóbulos del perianto (Ortiz-Díaz, 1994).

Se han propuesto varias clasificaciones infragenéricas dentro de *Coccoloba*, como las de Meisner (1856), Wright (1866) y Lindau (1890) y todas ellas se han basado en los caracteres de hoja, inflorescencia y fruto (Brandbyge, 1990). A pesar de ser considerado grupo hermano de *Neomillspaughia* con soportes bootstrap de 99/100, en las filogenias *Coccoloba* permanece como un grupo no resuelto (Burke *et al.*, 2010).

En un intento de resolver los problemas taxonómicos en *Coccoloba*, Brandbyge (1990) corrobora las observaciones hechas por Nowicke y Skvarla (1977) y amplía la lista de especies descritas palinológicamente para el género *Coccoloba*. Empleó el grano de polen y otros caracteres epidérmicos de 32 especies y concluyó que no era posible hacer inferencias en la delimitación infragenérica de *Coccoloba* empleando únicamente caracteres micromorfológicos pero que aparentemente estos caracteres permitían el reconocimiento de ciertos grupos de especies.

Algunas otras especies de *Coccoloba* han sido descritas palinológicamente por Roubik y Moreno (1991), Palacios *et al.* (1991) y Ortiz-Díaz *et al.* (2009). Para *Coccoloba*, por ejemplo, solo 32 de las casi 120 especies reconocidas han sido descritas palinológicamente.

El género *Podopterus* Bonpl.

Podopterus se encuentra integrado por tres especies y se encuentra distribuido desde México hasta Centroamérica: *P. cordifolius* Rose & Standl., se encuentra restringido a la región sur-suroeste de México en la costa del océano Pacífico; *P. guatemalensis* S.F. Blake se localiza en los estados de Veracruz y Oaxaca en México y parte de Guatemala. *P. mexicanus* Bonpl., es la especie con el rango de distribución más amplio, abarcando gran parte de México hasta llegar a Costa Rica (Standley y Steyermark, 1946) Los caracteres diacríticos para el reconocimiento de este género incluyen la presencia de espinas terminales; hojas, flores y frutos fasciculados y fruto con el perianto alado y persistente (Ortiz-Díaz, 1994).

Los géneros *Podopterus* y *Neomillspaughia* poseen una historia taxonómica en común: las especies que integran el actual género *Neomillspaughia*, fueron consideradas como parte de *Podopterus* bajo los nombres de *Podopterus paniculatus* (Donn. Sm.) Roberty & Vautier y *Podopterus emarginatus* (Roberty y Vautier, 1964; Blake, 1921; Gross, 1913). Pese a la afinidad ambigua de *Podopterus* con otros géneros, Burke (2011) ha sugerido su incorporación a la tribu Coccolobeae junto a *Coccoloba* y *Neomillspaughia*. Mediante el empleo de espaciadores intergénicos de cloroplasto, *Podopterus* se agrupa en un mismo clado con *Neomillspaughia*+*Coccoloba* (Sanchez *et al.*, 2009). Las tres especies comparten

la presencia de cinco tépalos y *Podopterus* y *Neomillspaughia* la presencia de un fruto acrescente y membranoso (Burke *et al.* 2010).

El término especie y la delimitación taxonómica.

El término especie ha sido definido y redefinido por más de 50 años dependiendo en buena parte del enfoque y las necesidades a estudiar ya que, para muchos campos de la Biología, la especie juega un rol principal (de Queiroz, 2005, 2007). Existen más de 24 de ellos documentados (de Queiroz, 1998; Coyne y Orr, 2004; Torreti, 2010) y la mayoría son parcialmente incompatibles y diferentes entre sí. Por un lado, las diferencias entre los términos de especie se presentan al establecer propiedades “fundamentales” o “necesarias” para que un grupo sea considerado especie (Maciel-Mata *et al.*, 2015). Por el otro, el problema de la incompatibilidad surge ante la comprensión de que las propiedades (por ejemplo, el aislamiento reproductivo, la restricción ecológica, etc.) aparecen en distintos tiempos y no necesariamente se presentan en orden (de Queiroz, 1998). Debido a esta confusión en el reconocimiento de lo que se considera una especie, el número de especies reconocidas en el mundo es bastante inexacto.

Un concepto unificado de especie considera que la especie es el taxón menos inclusivo que puede reconocerse formalmente en una clasificación donde existe un patrón de ancestría común (Mishler y de Luna, 1997; Morrone, 2013). La combinación única de estados de carácter en una especie es el resultado de esa historia evolutiva y las innovaciones en los estados de carácter son evidencia de sinaporfias, es decir, de ancestría común reciente puesto que el ancestro no poseía esos rasgos (Mishler y de Luna, 1997; Folguera y Marcos, 2013; Morrone, 2013). El concepto unificado de especie, es perfectamente compatible con los otros conceptos y se ve enriquecido por el empleo de diversas herramientas que permiten el estudio de taxones desde distintos puntos de vista. Tal es el caso del concepto morfológico o fenético de especie utilizado por el feneticismo. En esta escuela, los organismos se reconocen por sus caracteres definatorios y se clasifican por su parecido morfológico (Mayr, 2004; Marcos, 2009). También se asigna un valor cuantitativo al grado de similitud que presentan dos taxones (Crisci y López, 1983; Mayr,

2004). Este concepto es operativamente más ventajoso que los otros pues la comparación morfológica de los caracteres entre dos organismos es factible (Marcos, 2009).

OBJETIVOS

Objetivo general

- Evaluar el valor taxonómico de los caracteres palinológicos en la circunscripción genérica de la tribu Coccolobeae (*Coccoloba*, *Neomillspaughia* y *Podopterus*) y en el reconocimiento de las especies que la conforman.

Objetivos específicos

- Caracterizar el polen de las especies que conforman los géneros *Neomillspaughia*, *Podopterus*.
- Caracterizar el polen de seis especies de *Coccoloba* con distribución mesoamericana: *C. acapulcensis*, *C. humboldtii*, *C. ortizii*, *C. tuerckheimii*, *C. uvifera* y *C. venosa*.
- Identificar caracteres palinológicos útiles que permitan distinguir especies en la tribu Coccolobeae.

LITERATURA CITADA

1. Alfaro-Bates, R., González, J., Ortíz, J., Viera, F., Burgos, I., Martínez, E. y Ramírez, E. (2010). *Caracterización palinológica de las mieles de la Península de Yucatán*. Mérida, Yucatán: UADY: CONABIO.
2. Arellano, J., Flores, S., Tun, J. y Cruz, M. (2003). *Nomenclatura, forma de vida, uso, manejo y distribución de las especies vegetales de la Península de Yucatán*. Etnoflora yucatanense. Fascículo 20. Mérida, México: Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad Autónoma de Yucatán.
3. Barrera-Marín, A., Barrera-Vázquez, A. y López, R. (1976). *Nomenclatura etnobotánica maya. Una interpretación taxonómica*. Colección científica 36. México, DF, México: Instituto Nacional de Antropología e Historia.
4. Blackmore, S. and Crane, P. (1998). The evolution of apertures in the spores and pollen grains of embryophytes. In Owens, S. and P. Rudall (Ed.) *Reprod. Biol. Royal Botanical Gardens*, Kew (pp. 159–182).
5. Blackmore, S., Wortley, A., Skvarla, J. and Rowley, J. (2007). Pollen wall development in flowering plants. *New Phytologist* 174:483-498.
6. Blake, S. (1921). Neomillspaughia, a new genus of Polygonaceae, with remarks on related genera. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 48(3):77–88.
7. Brandbyge, J. (1990). The diversity of micromorphological features in the genus *Coccoloba* (Polygonaceae). *Nordic Journal of Botany* 10:25–44.
8. Burke, J. (2011). *Systematics of Antigonon and tropical Eriogonoideae: phylogeny, taxonomy and invasion biology*. Tesis de doctorado. Universidad de Cornell. Ithaca, Nueva York, 224 p.
9. Burke, J. and Sanchez, A. (2011). Revised subfamily classification for Polygonaceae, with a tribal classification for Eriogonoideae. *Brittonia* 63(4):510–20.
10. Burke, J., Sanchez, A., Kron, K. and Luckow, M. (2010). Placing the woody tropical genera of Polygonaceae: A hypothesis of character evolution and phylogeny. *American Journal of Botany* 97(8):1377–90.
11. Brockington, S., Roolse, A., Ramdial, J., Moore, M., Crawley, S. Dhingra, A., Hilu, K., Soltis, D. and Soltis, P. (2009). Phylogeny of the Caryophyllales sensu lato:

- revisiting hypothesis on pollination biology and perianth differentiation in the core Caryophyllales. *International Journal of Plant Sciences* 170(5): 627-643.
12. Carlquist, S. (2003). Wood anatomy of Polygonaceae: analysis of a family with exceptional wood diversity. *Botanical Journal of the Linnean Society* 141(1):25–51.
 13. Castañeda-Noa, I. (2017). Nuevas especies del género *Coccoloba* (Polygonaceae) para la flora de Cuba. *Revista del Jardín Botánico Nacional* 38:7-13.
 14. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. (2016). *EncicloVida*. México, DF, México: CONABIO.
 15. Coyne, J. and Orr, H. (2004) Speciation. En: Ancona, J. 2017. *Análisis filogenético y delimitación taxonómica en el género *Gymnopodium Rolfe* (Polygonaceae): detección de una nueva especie*. Maestría en Ciencias. Universidad Autónoma de Yucatán.
 16. Crisci, J. y López, M. (1983). *Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica*. Secretaria General de la Organización de los Estados Americanos, Programa regional de desarrollo científico y tecnológico. Universidad de Texas.
 17. Cuadrado, G. y Garralla, S. (2009). Palinología de los géneros de Cactaceae *Maihuenia* (Maihuenioideae) y *Pereskia* (Pereskioideae) de Argentina. *Bonplandia* 18(1):5–12.
 18. De Queiroz, K. (1998) The general lineage concept of species, species criteria, and the process of speciation: A conceptual unification and terminological recommendations. Pages 57–75 in *Endless forms: Species and speciation* (D. J. Howard, and S. H. Berlocher, eds.). Oxford University Press, New York.
 19. De Queiroz, K. (2005) Ernst Mayr and the modern concept of species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102:6600–6607.
 20. De Queiroz, K. (2007) Species Concept and species delimitation. *Systematic Biology* 56 (6): 879 – 886.
 21. Dexter, K., Parra-Rondinel, F., Lazo-Gaga C., Quispe E., Lara-Rivas, JC. y Mishaja, A. (2013). Usando DNA para verificar la identificación botánica de árboles tropicales. En Groenendijk, J., Tovar, I. y Wust, W. (Ed.) *Reporte Manu 2013* (pp. 44-79) Perú, Cusco.
 22. Donnell Smith, J. (1899). Undescribed plants from Guatemala and other Central

- American Republics. XXI. *Botanical Gazette* 27(6): 434–443.
23. Donoghue, M. J. and Doyle J. A. (1989). Phylogenetic studies of seed plants and angiosperms based on morphological characters. In Fernholm B. and Bremer, K. (Ed.) *The hierarchy of life: molecules and morphology in phylogenetic analysis*, Amsterdam: Elsevier Publ.
 24. Ellis, M., Roper, J., Gainer, R., Der, J. and Wolf, P. (2009). The taxonomic designation of *Erigonum corymbosum* var. *nilessi* (Polygonaceae) is supported by AFLP and cpDNA analyses. *Systematic Botany* 34(4):693-703.
 25. Erdtman, G. (1943). *An introduction to pollen analysis*. Stockholm. Sweden: The Chronica Botanica Company.
 26. Ferguson, I. (1985). The role of pollen morphology in plant systematics. *Anales de la Asociación de Palinólogos de Lengua Española* 2:5-18.
 27. Flores, J. and Kantún J. (1997). Importance of plants in the Ch'a chaak maya ritual in the Peninsula of Yucatan. *Journal of Ethnobiology* 17(1):97-108.
 28. Folguera, G. y Marcos, A. (2013) El concepto de especie y los cambios teóricos en biología. *Ludus Vitalis* 21(39):1-25.
 29. García, L., Rivero, M. y Droppelmann, F. (2015). Descripción morfológica y viabilidad del polen de *Nothofagus nervosa* (Nothofagaceae). *Bosque* 36(3):487–96.
 30. Ghahremaninejad, F., Pejhanmehr, M., Attar, F. and Daneshian, J. (2014). The importance of palynology in the taxonomy of genus *Silene*, based on pollen morphology. *Rostaniha* 15(2):94–109.
 31. Grandtner, M. (2005). *Elsevier's dictionary of trees*. Volume 1: North America. Amsterdam, The Netherlands: Elsevier.
 32. Grijalva, A. (2006). *Flora útil etnobotánica de Nicaragua*. Managua, Nicaragua: Gobierno de Nicaragua. Ministerio del Ambiente y los Recursos Naturales.
 33. Gross, H. (1913). Th. loesener. Mexicanische und zentralamerikanische novitäté. IV. *Repertorium specierum novarum regni vegetabilis* 12: 217–244.
 34. Holenski, L. (2007). Within and between generation phenotypic plasticity in trichome density of *Mimulus guttatus*. *Journal of Evolutionary Biology* 20: 2092-2100.
 35. Howard, R. (1960). Studies in the genera *Coccoloba*, IX. A critique of the south

- american species. *Journal of the Arnold Arboretum* 41(3): 231-258.
36. Jiménez, J., Durán, R., Dupuy, J. y González-Iturbe, J. (2010). Uso de suelo y vegetación secundaria. En Durán R. y M. Méndez (Ed.), *Biodiversidad y Desarrollo Humano en Yucatán* (pp. 460-464). Mérida, Yucatán, México: CICY, PPD-FMAM, CONABIO, SEDUMA.
 37. Judd, W. and Olmstead, R. (2004). A survey of tricolpate (Eudicot) phylogenetic relationships. *American Journal of Botany* 91:1627-44.
 38. Kostikova, A., Salamin, N. and Pearman, P. (2014). The role of climatic tolerances and seed traits in reduced extinction rates of temperate Polygonaceae. *Evolution* 68(7): 1856-1870.
 39. Lindau, G. (1890). Monographia generis *Coccolobae*. *Botanische Jahrbücher für Systematik* 13:106-229.
 40. Maciel-Mata, C., Manríquez-Morán, N., Aguilar, P. y Sánchez-Rojas, G. (2015) El área de distribución de las especies: revisión del concepto. *Acta Universitaria*. 25(2): 3-19.
 41. Marcos, A. (2009). El concepto de “especie” en la Biología evolucionista: Polémicas actuales. En González, W. (Ed.) *Evolucionismo: Darwin y enfoques actuales*. La Coruña, España: Netbiblio.
 42. Mayr, E. (2004). *What makes Biology unique? Considerations of the autonomy of a scientific discipline*. Cambridge, England: The Press Syndicate of the University of Cambridge.
 43. Meisner, C. (1856). Polygonaceae. In Candolle, A. de *Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis* (14):1-186.
 44. Mishler, B. y de Luna, E. (1997) Sistemática Filogenética y el concepto de especie. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 60:45-57.
 45. Morrone, J. (2013). *Sistemática. Fundamentos, métodos y aplicaciones*. México, DF: Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Ciencias.
 46. Nowicke, J. and Skvarla, J. (1977). *Pollen morphology and the relationship of the Plumbaginaceae, Polygonaceae and Primulaceae to the order Centrospermae*. Smithsonian contributions to botany no. 37. Washington, DC: Smithsonian Institution Press.

47. Ortíz-Díaz, J. (1994). *Polygonaceae. Etnoflora Yucatanense. Fascículo 10*. Mérida, Yucatán, México: Universidad Autónoma de Yucatán.
48. Ortíz-Díaz, J., Tun, J. y Alfaro-Bates, R. (2009). *Monografía. Familia Polygonaceae de La Península de Yucatán*. Mérida, Yucatán, México: Universidad Autónoma de Yucatán.
49. Ortíz-Díaz, J., Arnelas, I., Tun, J. and Flores, J. (2013). *Neomillspaughia hondurensis* (Polygonaceae), a new species from Central America. *Phytotaxa* 144 (1): 56-60.
50. Ortíz-Díaz, J., Arnelas, I., Tun, J. and Pinzón-Esquivel, J. (2015). *Coccoloba floresii* (Polygonaceae), a new species from Chiapas (México). *Phytotaxa* 213(3): 263-270.
51. Oswald, W., Doughthy, E., Ne'eman, G. and Ellison, A. (2011). Pollen morphology and its relationship to taxonomy of the genus *Sarracenia* (Sarraceniaceae). *Rhodora* 113(955):235-251.
52. Palacios, R., Ludlow-Wiechers, B. y Villanueva, R. (1991). *Flora palinológica de la Reserva de la Biósfera de Sian' Ka'an, Quintana Roo, México*. Quintana Roo, México: CIQRO.
53. Roberty, G. and Vautier, S. (1964). Les genres de Polygonaceés. *Boissiera* 10: 7-12.
54. Roubik, D. and Moreno, J. (1991). Pollen and spores of Barro Colorado Island. *Monographs in Systematic Botany* 36: 130-131.
55. Sáenz Laín, C. (2004) Glosario de términos palinológicos. *Lazaroa* 25:93-112.
56. Sanchez, A., Schuster, T. and Kron, K. (2009). A large-scale phylogeny of Polygonaceae based on molecular data. *International Journal Plant Sciences* 170(8):1044-1055.
57. Sánchez-Dzib, Y., Sosa-Nájera, S. y Lozano-García, M. (2009). Morfología polínica de especies de la selva mediana subperennifolia en la cuenca del río Candelaria, Campeche. *Boletín de La Sociedad Botánica de México* 84:83–104.
58. Schuster, T., Reveal, J. and Kron, K. (2011). Phylogeny of Polygoneae (Polygonaceae: Polygonoideae). *Taxon* 60 (6): 1653-1666.
59. Schuster, T., Wilson, K. and Kron, K. (2011). Phylogenetic relationships of *Muehlenbeckia*, *Fallopia* and *Reynoutria* (Polygonaceae) investigated with

- chloroplast and nuclear sequence data. *International Journal of Plants Sciences* 172(8): 1053-1066.
60. Schuster, T., Setaro, S. and Kron, K. (2013). Age estimates for the buckwheat family Polygonaceae on sequence data calibrated by fossils and with a focus on the Amphi-Pacific *Muehlenbeckia*. *PLoS ONE*. 8(4): e61261.
 61. Sosa, M. y Salgado, C. (2016). Valor taxonómico del polen en Scrophulariaceae sensu lato. *Boletín de La Sociedad Argentina de Botánica* 51(2):299–321.
 62. Souza-Novelo, N. (1981). *Flora melífera y polinífera de la Península de Yucateca o de fácil propagación en la región*. Mérida, Yucatán, México: Fondo Editorial de Yucatán.
 63. Standley, P. and Steyermark, J. (1946). *Flora of Guatemala-Part IV*. Fieldiana, Bot. 24(4): 104–137.
 64. Stohr, G. (1983). Entfaltungszentren der Gattung Coccoloba L. (Polygonaceae) En Castañeda-Noa, I. Nuevas especies del género Coccoloba (Polygonaceae) para la flora de Cuba. *Revista del Jardín Botánico Nacional* 38:7-13.
 65. Sultan, S. (2000). Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in Plant Science* 5(12): 537-542.
 66. Torreti, R. (2010) La proliferación de los conceptos de especie en la biología evolucionista. *Theoria* 25(3): 325-377.
 67. Ubierno, P., Lapp, M. y Torrecilla, P. (2009) Morfología del polen de especies de *Gongylolepis* (Mustisieae: Asteraceae) de la Guayana venezolana. *Anales de Jardín Botánico de Madrid*. 66(1) 93-107.
 68. Wang, R. and Dobritsa, A. (2018). Exine and aperture patterns on the pollen surface: their formation and roles in plant reproduction. *Annual Plant Reviews* 1:1–40.
 69. Wodehouse, R. (1931). Pollen grains in the identification and classification of plants. VI. Polygonaceae. *American Journal of Botany* 18:749-765.
 70. Wright, C. (1866) . In Grisebach, A. H. R. *Catalogus plantarum cubensium*. Leipzig.

ARTÍCULO:

Valor taxonómico de los caracteres palinológicos en la tribu Coccolobaeae (Polygonaceae: Eriogonoideae)

Elaborado bajo las normas editoriales de la revista Polibotánica editada por el Instituto Politécnico Nacional, México.

**Valor taxonómico de los caracteres palinológicos en la tribu Coccolobae
(Polygonaceae: Eriogonoideae)**

**Taxonomic value of pollen morphology in the tribe Coccolobae
(Polygonaceae: Eriogonoideae)**

Durán-Escalante K.C.¹

Ortíz-Díaz J.J.¹

Ferrer, M.M.²

Tun-Garrido, J¹.

¹ Departamento de Botánica. Campus de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad Autónoma de Yucatán, Km 15.5 carretera Mérida-Xmatkuil, A.P. 4-116, 97000.

² Departamento de Manejo y Conservación de Recursos Naturales Tropicales. Campus de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad Autónoma de Yucatán, Km 15.5 carretera Mérida-Xmatkuil, A.P. 4-116, 97000.

Autor(es) para correspondencia: duranes_kelly@hotmail.com; odiaz@correo.uady.mx

RESUMEN:

En este trabajo se estudia la morfología del grano de polen de doce especies pertenecientes a la tribu Coccolobeae (Polygonaceae: Eriogonoideae) con base en observaciones de microscopía óptica y de barrido de ejemplares de herbario. Los granos de polen fueron acetolizados y montados en gelatina glicerinada. Las especies fueron tratadas como unidades taxonómicas operativas (OTU) para realizar un análisis de similitud. La estructura taxonómica se obtuvo mediante un análisis de agrupamiento UPGMA para el coeficiente de similitud de Gower. Los granos de polen en *Coccoloba* se describen como subprolato y con ornamentación puntado-estriado a reticulado salvo dos excepciones: *Coccoloba acapulcensis* presenta espínulas y *C. tuerckheimii* granos prolato esferoidales con gránulos. Este análisis evidenció que, basados en la morfología del grano de polen, un nuevo tipo polínico en *Coccoloba* ha sido identificado y descrito. El género *Neomillspaughia* se caracterizó por la presencia de granos prolato a subprolato y una ornamentación microrreticulada; solo *N. hondurensis* presentó una estructura vestibular en la apertura. En *Podopterus*, la forma del grano varía de subprolato a prolato esferoidal y la ornamentación de microrreticulada a reticulada: *P. cordifolius* presenta exina reticulada con lúmenes profundos y bien definidos; *P. guatemalensis*, presenta una estructura vestibular en la apertura y *P. mexicanus* exhibe granos tri-tetracolporados y aperturas lolongadas. Si bien los caracteres palinológicos *per se* no brindan soporte a la delimitación genérica de la tribu Coccolobeae, estos permiten el reconocimiento de ciertas especies. Las agrupaciones observadas en el fenograma coinciden parcialmente con la filogenia molecular disponible para Polygonaceae.

Palabras clave: Coccolobeae; Eriogonoideae; Polen; Polygonaceae; Taxonomía.

ABSTRACT:

Pollen morphology of twelve species from the tribe Coccolobae (Polygonaceae: Eriogonoideae) was studied using optical microscopy and scanning electron microscope. Pollen grains were acetolized and mounted in glycerine-jelly permanently. Species were treated as Taxonomical Operational Units (OTU). Taxonomic structure was obtained with an UPGMA clustering analysis for the Gower Distance. In tribe Coccolobae was possible to find pollen grains with different shape and ornamentation. Although the shape of pollen is subprolate, ornamentation pattern in *Coccoloba* vary from punctate-striate to microreticulate, two species have a different ornamentation: *C. acapulcensis* has a spinulose exine and an *C. tuerckheimii* exhibits prolate-spheroidal grains with granulate exine. Based in pollen grain morphology, this is a new type of pollen grain found and described for *Coccoloba*. Exine ornamentation of pollen grains for the three species of *Neomillspaughia* is microrreticulate; *N. hondurensis* exhibit a vestibular space in the aperture and that characteristic separate it from the rest of *Neomillspaughia*. In *Podopterus*, exine ornamentation is micro-reticulate. Endoapertures and apertures (number and characteristics) proved to be particularly informative features. *P. cordifolius* has a reticular exine with deep and well-shaped lumina; same as *N. hondurensis*, *P. guatemalensis* has a vestibular space in the aperture and *P. mexicanus* is the only species that exhibits 3-4colporate grains and lolongate endoapertures. Although the pollen *per se* do not support the generic delimitation of Coccolobae, it allows the recognition of certain species. The clusters obtained in the phenogram are partially similar with those showed in the molecular phylogeny of Polygonaceae.

Key words: Coccolobae; Eriogonoideae; Pollen; Polygonaceae; Taxonomy.

INTRODUCCIÓN

La tribu Coccolobeae se encuentra integrada por los géneros *Coccoloba* P. Browne, *Neomillspaughia* S.F. Blake y *Podopterus* Bonpl. (Burke *et al.*, 2010; Burke y Sanchez, 2011) y representa el 12% de las especies que conforman a la familia Polygonaceae, subfamilia Eriogonoideae. La tribu presenta distribución neotropical: *Coccoloba*, con 120 especies aproximadamente, se distribuye desde las islas del Caribe, Florida y México hasta Argentina (Brandbyge 1990). *Neomillspaughia* y *Podopterus* con tres especies cada uno, están restringidos a la región mesoamericana (Standley y Steyemark, 1946; Ortiz-Díaz, 1994; Ortiz-Díaz *et al.*, 2013). En México, Coccolobeae está representada por 17 especies de *Coccoloba* (Ortiz-Díaz *et al.*, 2009), una especie de *Neomillspaughia* (Ortiz-Díaz *et al.*, 2013) y tres especies de *Podopterus* (Standley y Steyemark, 1946).

Los granos de polen producidos por individuos de una misma especie, permanecen constantes en su morfología a través del tiempo (García *et al.*, 2015) y debido a que especies cercanamente emparentadas, por lo general, producen polen con morfología similar (Wang y Dobritsa, 2018) los caracteres polínicos han comenzado a incorporarse como suplemento a los caracteres macromorfológicos y moleculares para dilucidar relaciones de parentesco entre taxones (Blackmore *et al.*, 2007; Sosa y Salgado, 2016).

Burke *et al.* (2010) resaltan el valor del polen para reconocer grupos naturales y sugieren la incorporación de datos palinológicos en los estudios cladísticos dentro de la subfamilia Eriogonoideae ya que estructuras que habían sido empleadas para determinar grupos dentro de Polygonaceae, como el número de tépalos y la presencia de una ócrea, han evolucionado o se han perdido más de una vez y no pueden considerarse más como caracteres informativos confiables. La familia Polygonaceae es considerada euripalina (Nowicke y Skvarla, 1977) y aunque la morfología del polen no varía mucho dentro de la subfamilia Eriogonoideae, sí existe una organización diversa de los colpos, poros y ornamentaciones entre los géneros de esta subfamilia (Mondal, 1997; Burke *et al.*, 2010).

Estudios sobre morfología palinológica en Polygonaceae incluyen los de Wodehouse (1931), Erdtman (1943) y Nowicke y Skvarla (1977) y Brandbyge (1990). Algunas especies de *Coccoloba* han sido descritas palinológicamente por Roubik y Moreno (1991), Palacios

et al. (1991) y *Ortíz-Díaz et al.* (2009). Pero hasta el momento, el polen no ha sido una estructura estudiada a profundidad dentro de la tribu Cocolobeae ni se ha sido empleado para dilucidar relaciones entre taxones. Para *Coccoloba*, por ejemplo, solo 32 de las casi 120 especies reconocidas han sido descritas palinológicamente y *Podopterus mexicanus* y *Neomillspaughia emarginata* son las únicas especies de sus respectivos géneros que cuentan con caracterización palinológica, gracias a su contribución a la apicultura en la península de Yucatán (*Ortiz-Díaz, 1994; Alfaro-Bates et al., 2010*). Con el fin de incrementar el conocimiento palinológico de esta tribu, el objetivo de este estudio es evaluar el valor taxonómico de los caracteres palinológicos en la circunscripción genérica de la tribu Cocolobeae y en el reconocimiento de las especies que conforman los géneros *Neomillspaughia*, *Podopterus* y algunas especies de *Coccoloba* con distribución mesoamericana.

MATERIALES Y MÉTODOS

Selección de las especies

Un total de 30 ejemplares procedentes de los herbarios del Museo de Historia Natural de Londres (BM), Universidad Nacional Autónoma de México (MEXU), Jardín Botánico de Missouri (MO) y de la Universidad Autónoma de Yucatán (UADY) fueron estudiados. Los acrónimos de los herbarios mencionados son según el Index Herbariorum. Los ejemplares incluyen a las tres especies reconocidas de *Neomillspaughia* y *Podopterus* y a seis especies de *Coccoloba*. La información referente al número de ejemplares por especie y su procedencia se encuentra contenida en el cuadro 1 (anexo 1). Tomando en cuenta la relativa uniformidad de la morfología polínica de las especies en *Coccoloba* reportada en la literatura, las especies fueron elegidas de forma arbitraria pero que cumplieran dos aspectos: 1) presentaran distribución en México y 2) no existiera información palinológica disponible con el fin de incrementar el acervo de conocimiento dentro de este género.

Técnica de acetólisis, medición y descripción de los granos de polen

El polen fue acetolizado de acuerdo a la técnica de acetólisis de Erdtman (1952) siguiendo las adecuaciones de Alfaro-Bates et al. (2010) en el laboratorio de ecofisiología y biodiversidad de la Universidad Autónoma de Yucatán. Los granos de polen obtenidos se colocaron en gelatina glicerinada (Sawyer, 1988) haciendo preparaciones permanentes, mismas que después de su descripción fueron depositadas en la colección palinológica de la Universidad Autónoma de Yucatán (UADY-PAL). Para el registro de las mediciones se tomaron en cuenta 30 granos de polen de las especies de *Neomillspaughia* y 14 granos para las especies de los géneros *Coccoloba* y *Podopterus*. Esto se justifica debido a la disponibilidad de ejemplares en el herbario y a que algunos ejemplares presentaron pocos granos de polen en la muestra. Aun así, el esfuerzo de observación y medición cumple con el número estándar en las descripciones palinológicas de 10-15 granos por especie como en las presentadas por Hong, Oh y De Creane (2005); Yasmin et al. (2009, 2015) o Yurtseva et al. (2014). Las observaciones, mediciones y fotografías se tomaron en vistas polares y ecuatoriales empleando un microscopio óptico Zeiss Primo Star y cámara Infinity3. Las mediciones se tomaron en las microfotografías, previa calibración en el programa ImageJ ver. 1.44p (Schneider, Rasband y Eliceiri 2012). Se reportan el promedio y desviación estándar de los datos expresados en μm en el cuadro 2 (anexo 2). Para la observación detallada de la exina, se empleó un microscopio electrónico de barrido modelo JEOL JSM-6360LV en el Centro de Investigación Científica de Yucatán. Los granos acetolizados fueron deshidratados en un tren de alcohol de 30%, 50% y 70%, montados sobre cinta de carbono bifaz y recubiertos con oro. El microscopio electrónico de barrido fue operado a 20kV. La terminología utilizada para la descripción palinológica de las especies incluye la de Erdtman (1952), Sáenz Laín (2004) y Punt *et al.* (2007).

Dado que, al momento de la observación y registro de mediciones en los granos, se identificó que el polen de un ejemplar de *C. tuerckheimii* Donn. Sm., proveniente de Costa Rica, presentaba una morfología diferente al polen del ejemplar mexicano de la misma especie, el polen de ambos ejemplares se describe por separado y serán considerados a partir de aquí como dos entidades distintas.

Análisis multivariado

Los caracteres palinológicos empleados para crear la matriz de datos y realizar el análisis numérico se encuentran en los cuadros 3 y 4 (anexos 3 y 4). Los intervalos presentados en el cuadro 3 se generaron a partir de la regla de Sturges (Llinás y Rojas, 2005) y basándose en la propuesta de codificación de Ibrahim (2018). En virtud de que los caracteres empleados son una mezcla de caracteres cuantitativos y cualitativos se optó por el coeficiente de Gower. El fenograma resultante se obtuvo mediante la técnica de ligamiento promedio (UPGMA). Posteriormente se calcularon el coeficiente cofenético y los valores de soporte con 1,000 réplicas en el programa PAST (Hamer *et al.*, 2001).

RESULTADOS

A continuación, se describe la morfología de los granos de polen de los géneros *Neomillspaughia* y *Podopterus* y de seis especies de *Coccoloba* (más un tipo de polen no descrito con anterioridad en un ejemplar de *C. tuerckheimii* proveniente de Costa Rica) con base a microscopía óptica y de barrido. El cuadro 2 (anexo 2) resume la información contenida en esta sección.

Descripción general del polen en *Coccoloba*.

Granos radiosimétricos isopolares, subprolatos a prolato esferoidales dada la relación eje polar/ecuatorial de 1.14 a 1.28; tricolporados. Tectum perforado. Patrón de ornamentación de la exina punctado-estriado en su mayoría, pero también es posible encontrar granos con elementos suprategmiales como gránulos y espínulas o patrón psilado. con exina de 0.66-1.90 μm de grosor. Endoaperturas lalongadas; Colpos con margen. Índice de área polar pequeña a media.

***Coccoloba acapulcensis* Standl.** (Láminas I y II: A)

Granos tricolporados, subprolatos de $12.93 \pm 1.35 \mu\text{m}$ x $10.25 \pm 1.35 \mu\text{m}$. Relación P/E= 1.27. Exina de $1.77 \pm 0.13 \mu\text{m}$ de grosor, sexina de $1.41 \mu\text{m}$ de espesor y nexina de $0.36 \mu\text{m}$. Tectum perforado y ornamentado con espínulas ($<1 \mu$). Colpos de $4.23 \pm 0.65 \times 1.97 \pm 0.47 \mu\text{m}$. Endoaperturas lalongadas de $4.54 \mu\text{m}$ de largo \times $1.04 \mu\text{m}$ de ancho, cuando son visibles. Granos de tamaño mediano según el índice de área polar= 0.32.

***Coccoloba humboldtii* Meisn.** (Láminas I y II: B)

Granos tricolporados, subprolatos de $11.59 \pm 0.51 \mu\text{m}$ \times $9.84 \pm 0.42 \mu\text{m}$. Relación P/E= 1.18. Exina de $0.93 \pm 0.08 \mu\text{m}$ de grosor, sexina de $0.52 \mu\text{m}$ de espesor y nexina de $0.41 \mu\text{m}$. Tectum puntado-estriado a microrreticulado. Colpos de $4.48 \pm 1.31 \times 1.29 \pm 0.56 \mu\text{m}$ con margen. Endoaperturas lalongadas de $6.41 \pm 1.16 \mu\text{m}$ de largo \times $1.20 \pm 0.33 \mu\text{m}$ de ancho. Granos de tamaño mediano según el índice de área polar= 0.30.

***Coccoloba ortizii* R. A. Howard** (Láminas I y II: C)

Granos tricolporados, subprolatos de $13.24 \pm 0.42 \mu\text{m}$ x $11.36 \pm 0.77 \mu\text{m}$. Relación P/E= 1.17. Exina de $0.94 \pm 0.1 \mu\text{m}$ de grosor, sexina de $0.51 \mu\text{m}$ de espesor y nexina de $0.43 \mu\text{m}$. Tectum puntado-estriado. Colpos de $5.27 \pm 1.55 \times 1.57 \pm 0.24 \mu\text{m}$ con margen. Endoaperturas lalongadas de $8.09 \pm 1.16 \mu\text{m}$ de largo \times $1.29 \pm 0.33 \mu\text{m}$ de ancho. Granos de tamaño pequeño según el índice de área polar= 0.21.

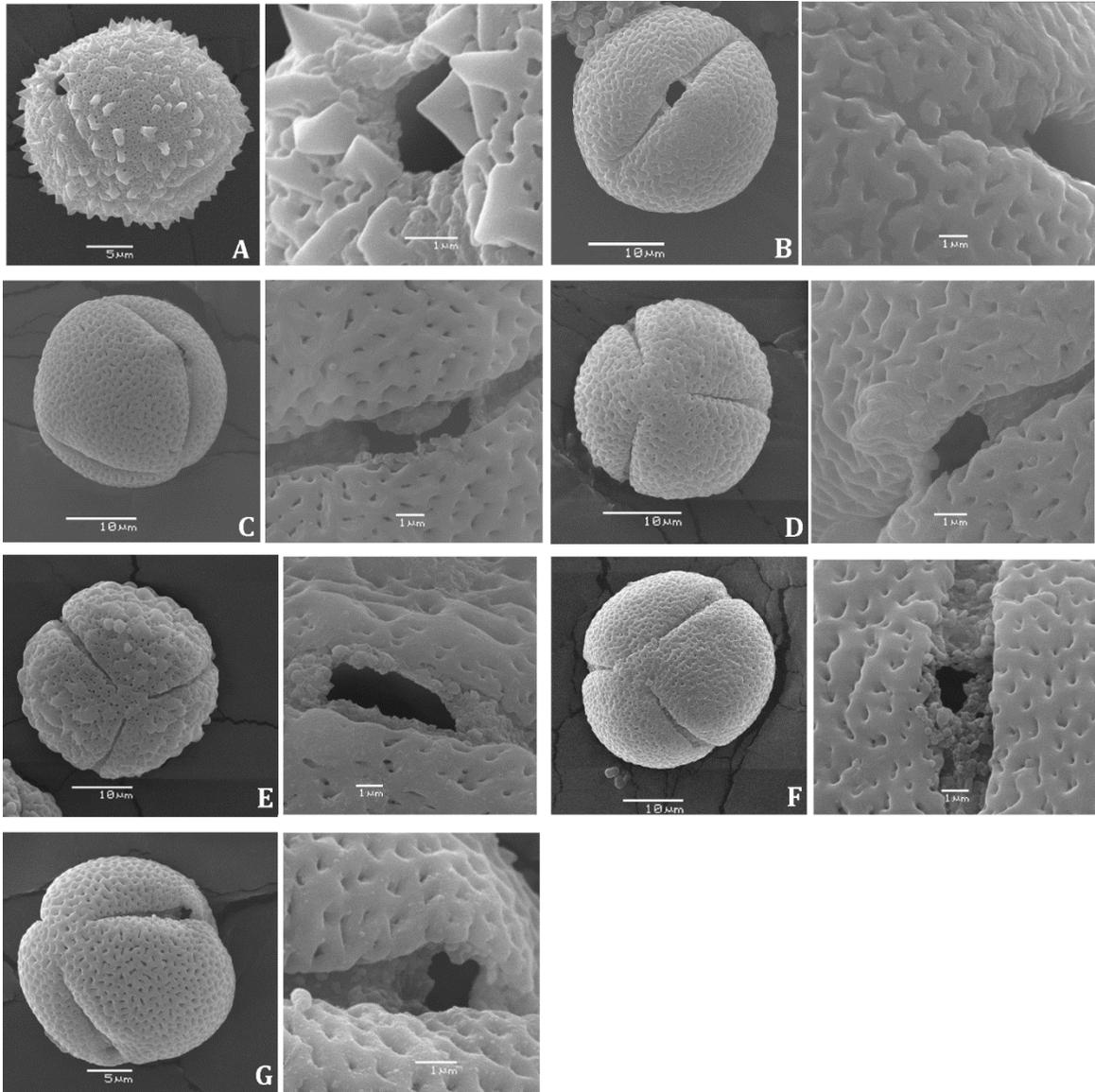


Lámina I. Microfotografías de granos de polen de *Coccoloba* con microscopio electrónico de barrido. **A**, *Coccoloba acapulcensis* y detalle de las espínulas; **B**, *C. humboldtii*; **C**, *C. ortizii* vista ecuatorial y poro; **D**, *C. tuerckheimii* (México) en vista polar; **E**, *C. tuerckheimii* (Costa Rica); **F**, *C. uvifera*; **G**, *C. venosa*.

***Coccoloba tuerckheimii* Donn. Sm.** (México) (Láminas I y II: D)

Granos tricolporados, prolato esferoidales de $11.60 \pm 0.95 \mu\text{m} \times 10.19 \pm 0.60 \mu\text{m}$. Relación P/E= 1.14. Exina de $0.98 \pm 0.15 \mu\text{m}$ de grosor, sexina de $0.53 \mu\text{m}$ de espesor y nexina de $0.45 \mu\text{m}$. Tectum punctado-estriado. Colpos de $4.58 \pm 0.89 \times 1.53 \pm 0.40 \mu\text{m}$ con margen.

Endoaperturas lalongadas de $7.10 \pm 0.74 \mu\text{m}$ de largo \times $1.35 \pm 0.39 \mu\text{m}$ de ancho. Granos de tamaño mediano según el índice de área polar= 0.29.

***Coccoloba tuerckheimii* Donn. Sm.** (Costa Rica) (Láminas I y II: E)

Granos tricolporados, prolato esferoidales de $13.73 \pm 0.53 \mu\text{m}$ \times $11.97 \pm 0.64 \mu\text{m}$. Relación P/E= 1.15. Exina de $1.40 \pm 0.007 \mu\text{m}$ de grosor, sexina de $1.03 \mu\text{m}$ de espesor y nexina de $0.37 \mu\text{m}$. Tectum perforado con gránulos. Colpos de $5.78 \pm 0.57 \mu\text{m}$ \times $1.57 \pm 0.40 \mu\text{m}$. Endoaperturas lalongadas de $10.41 \pm 0.66 \mu\text{m}$ de largo \times $2.2 \pm 0.32 \mu\text{m}$ de ancho, cuando son visibles. Granos de tamaño pequeño según el índice de área polar= 0.20.

***Coccoloba uvifera* L.** (Láminas I y II: F)

Granos tricolporados, subprolatos de $15.78 \pm 2.94 \mu\text{m}$ \times $12.27 \pm 1.19 \mu\text{m}$. Relación P/E= 1.28. Exina de $1.12 \pm 0.19 \mu\text{m}$ de grosor, sexina de $0.63 \mu\text{m}$ de espesor y nexina de $0.49 \mu\text{m}$. Tectum perforado psilado. Colpos de $6.05 \pm 0.55 \mu\text{m}$ \times $1.72 \pm 0.28 \mu\text{m}$ con margen. Endoaperturas lalongadas de $6.24 \pm 0.54 \mu\text{m}$ de largo \times $2.15 \pm 0.64 \mu\text{m}$ de ancho. Granos de tamaño pequeño según el índice de área polar= 0.23.

***Coccoloba venosa* L.** (Láminas I y II: G)

Granos tricolporados, subprolatos de $12.73 \pm 1.27 \mu\text{m}$ \times $10.41 \pm 0.55 \mu\text{m}$. Relación P/E= 1.22. Exina de $0.81 \pm 0.15 \mu\text{m}$ de grosor, sexina de $0.45 \mu\text{m}$ de espesor y nexina de $0.36 \mu\text{m}$. Tectum punctado-estriado. Colpos de $4.11 \pm 0.29 \mu\text{m}$ \times $1.29 \pm 0.33 \mu\text{m}$ con margen. Endoaperturas lalongadas de $5.90 \pm 0.90 \mu\text{m}$ de largo \times $1.14 \pm 0.37 \mu\text{m}$ de ancho. Granos de tamaño mediano según el índice de área polar= 0.32.

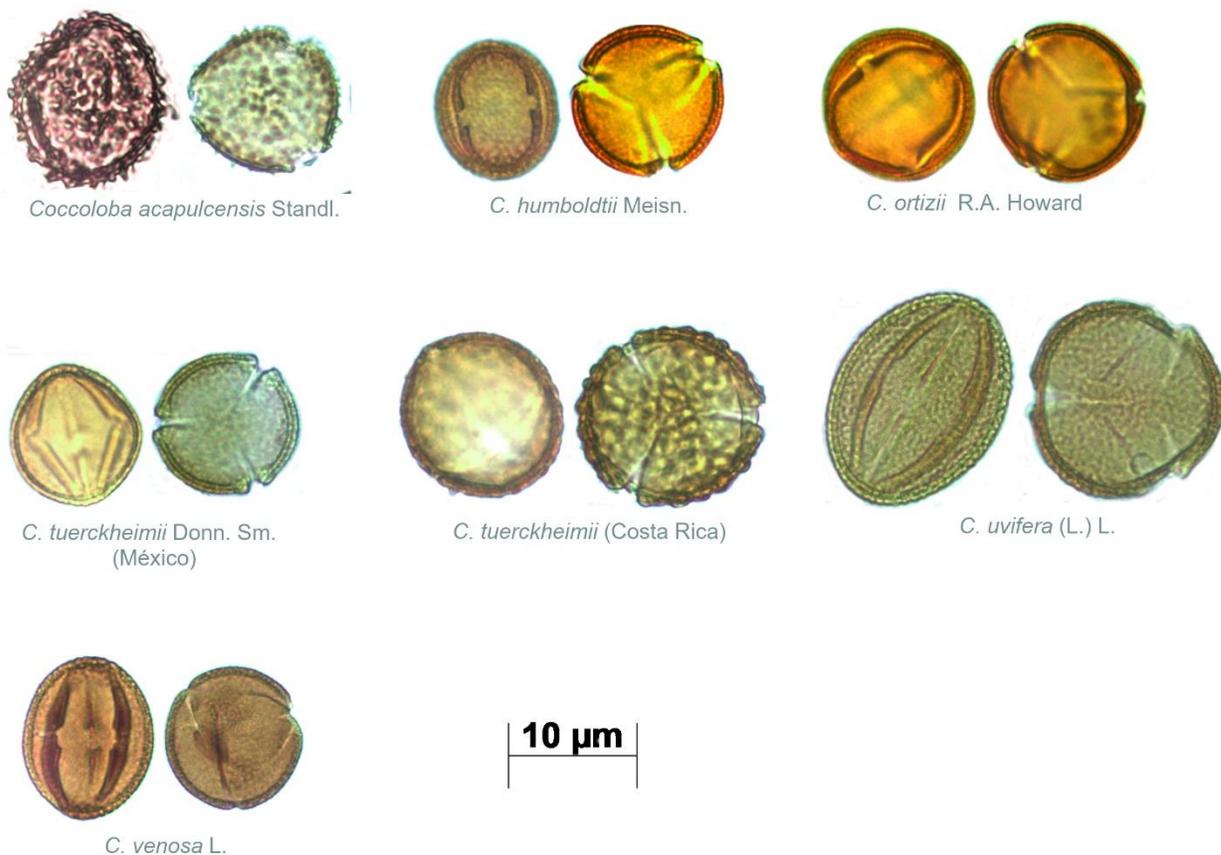


Lámina II. Microfotografías de granos de polen de *Coccoloba* en vista ecuatorial y polar con microscopía óptica.

Descripción general del polen en *Neomillspaughia*.

Granos radiosimétricos isopolares, prolato a subprolatos dada la relación eje polar/ecuatorial de 1.32 a 1.36; tricolporados. Tectum perforado y microrreticulado, con exina de 0.64-1.07 µm de grosor. Endoaperturas lalongadas; colpos con margen o vestíbulo. Índice de área polar pequeña.

Neomillspaughia emarginata (H. Gross) S.F. Blake (Láminas III y IV: H)

Granos tricolporados, prolatos de 12.97 ± 0.85 µm \times 9.76 ± 1.49 µm. Relación P/E= 1.36. Exina de 0.90 ± 0.17 µm de grosor, sexina de 0.53 µm de espesor y nexina de 0.37 µm. Tectum microrreticulado. Colpos de 4.30 ± 0.80 \times 1.27 ± 0.34 µm con margen. Endoaperturas

lalongadas de $4.85 \pm 0.98 \mu\text{m}$ de largo \times 1.32 ± 0.43 de μm de ancho. Granos de tamaño pequeño según el índice de área polar= 0.24.

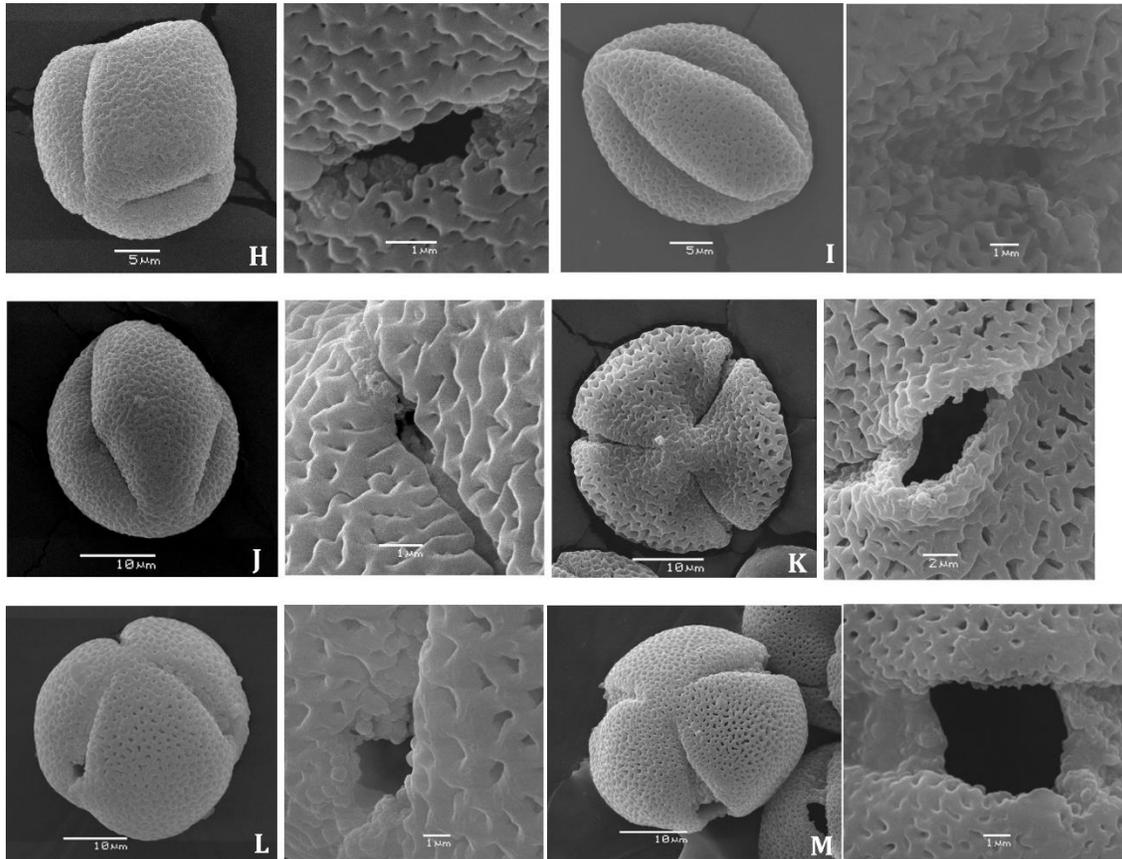


Lámina III. Microfotografías de granos de polen de *Neomillspaughia* y *Podopterus* con microscopio electrónico de barrido (continuación). **H**, *Neomillspaughia emarginata* en vista ecuatorial; **I**, *N. hondurensis*; **J**, *N. paniculata*; **K**, *Podopterus cordifolius* vista polar; **L**, *P. guatemalensis*; **M**, *P. mexicanus*.

***Neomillspaughia hondurensis* J.J. Ortíz & Arnelas** (Láminas III y IV: I)

Granos tricolporados, subprolatos de $15.34 \pm 1.45 \mu\text{m}$ \times $11.76 \pm 1.64 \mu\text{m}$. Relación P/E= 1.32. Exina de $0.90 \pm 0.15 \mu\text{m}$ de grosor, sexina de $0.51 \mu\text{m}$ de espesor y nexina de $0.39 \mu\text{m}$. Tectum microrreticulado. Colpos de $5.62 \pm 1.92 \mu\text{m}$ \times $1.20 \pm 0.27 \mu\text{m}$ con vestíbulo. Endoaperturas lalongadas de $7.60 \pm 2.47 \mu\text{m}$ de largo \times $1.59 \pm 0.34 \mu\text{m}$ de ancho. Granos de tamaño pequeño según el índice de área polar= 0.19.

***Neomillspaughia paniculata* (Donn. Sm.) S.F. Blake** (Láminas III y IV: J)

Granos tricolporados, prolatos de $9.81 \pm 2.87 \mu\text{m} \times 7.41 \pm 2.25 \mu\text{m}$. Relación P/E= 1.34. Exina de $0.84 \pm 0.20 \mu\text{m}$ de grosor, sexina de $0.48 \mu\text{m}$ de espesor y nexina de $0.36 \mu\text{m}$. Tectum microrreticulado. Colpos de $3.45 \pm 0.66 \mu\text{m} \times 1.12 \pm 0.21 \mu\text{m}$ con margen. Endoaperturas lalongadas de $5.26 \pm 1.57 \mu\text{m}$ de largo \times $1.25 \pm 0.24 \mu\text{m}$ de ancho. Granos de tamaño pequeño según el índice de área polar= 0.21

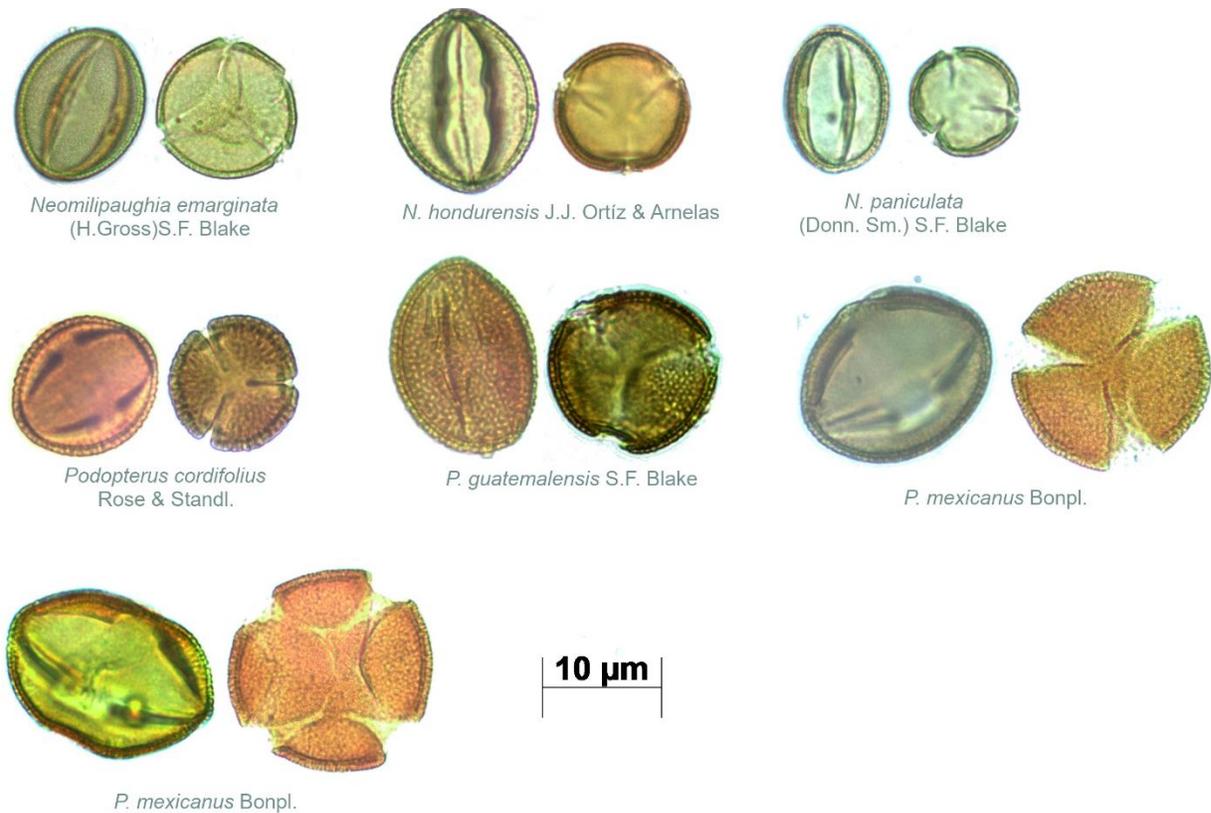


Lámina IV. Microfotografías de granos de polen de los géneros *Neomillspaughia* y *Podopterus* en vista ecuatorial y polar con microscopía óptica a objetivo de 100x.

Descripción general del polen en *Podopterus*.

Granos radiosimétricos isopolares, subprolato a prolato esferoidales dada la relación eje polar/ecuatorial de 1.11 a 1.30; tricolporados (rara vez, tetracolporados y en proporción variable). Tectum perforado y microrreticulado en su mayoría, con exina de 0.95 - $1.41 \mu\text{m}$ de grosor. Endoaperturas lalongadas o lolongadas; colpos con margen o vestíbulo. Índice de área polar pequeña a mediana.

***Podopterus cordifolius* Rose & Standl.** (Láminas III y IV: K)

Granos tricolporados, prolato esferoidales de $12.34 \pm 1.11 \mu\text{m} \times 11.15 \pm 1.16 \mu\text{m}$. Relación P/E= 1.11. Exina de $1.19 \pm 0.22 \mu\text{m}$ de grosor, sexina de $0.73 \mu\text{m}$ de espesor y nexina de $0.46 \mu\text{m}$. Tectum reticulado con lúmenes más profundos y definido que en el resto de las especies. Colpos de $4.79 \pm 0.92 \mu\text{m} \times 1.52 \pm 0.44 \mu\text{m}$ con margen. Endoaperturas lalongadas de $6.61 \pm 0.93 \mu\text{m}$ de largo $\times 1.18 \pm 0.43 \mu\text{m}$ de ancho. Granos de tamaño pequeño según el índice de área polar= 0.22.

***Podopterus guatemalensis* S.F. Blake** (Láminas III y IV: L)

Granos tricolporados, subprolatos de $15.97 \pm 1.29 \mu\text{m} \times 12.30 \pm 0.58 \mu\text{m}$. Relación P/E= 1.30. Exina de $1.08 \pm 0.01 \mu\text{m}$ de grosor, sexina de $0.59 \mu\text{m}$ de espesor y nexina de $0.50 \mu\text{m}$. Tectum microrreticulado. Colpos de $6.12 \pm 1.43 \mu\text{m} \times 2.37 \pm 0.51 \mu\text{m}$ con vestíbulo. Endoaperturas lalongadas de $7.54 \pm 1.83 \mu\text{m}$ de largo $\times 1.69 \pm 0.19 \mu\text{m}$ de ancho. Granos de tamaño pequeño según el índice de área polar= 0.24.

***Podopterus mexicanus* Bonpl.** (Láminas III y IV: M)

Granos tricolporados o teracolporados, subprolatos de $17.13 \pm 1.23 \mu\text{m} \times 13.82 \pm 1.62 \mu\text{m}$. Relación P/E=1.25. Exina de $1.12 \pm 0.17 \mu\text{m}$ de grosor, sexina de $0.64 \mu\text{m}$ de espesor y nexina de $0.48 \mu\text{m}$. Tectum microrreticulado. Colpos de $5.55 \pm 0.64 \mu\text{m} \times 2.49 \pm 0.94 \mu\text{m}$ con margen. Endoaperturas lalongadas de $5.61 \pm 0.81 \mu\text{m}$ de diámetro. Granos de tamaño mediano según el índice de área polar= 0.27.

Análisis multivariado y estructura taxonómica

El fenograma producido con base en los caracteres palinológicos obtuvo un valor de correlación cofenética de 0.8742 y muestra distintos agrupamientos, pero ninguno de éstos incluye a todas las especies del mismo género (figura 1): *P. mexicanus* se encuentra en la rama más distante del fenograma y aunque con valores de similitud bajos, se identifican dos grandes grupos: el grupo A conformado a su vez por dos subgrupos: el subgrupo I conformado por *P. cordifolius*, *N. paniculata* y *N. emarginata* y subgrupo II que incluye: *C.*

humboldtii, *C. venosa*, *C. tuerckheimii* (México) y *C. acapulcensis*. El agrupamiento de las dos especies de *Neomillspaughia* en el subgrupo I presenta un valor de soporte Bootstrap de 86%.

El grupo denominado B se encuentra dividido en los subgrupos III y IV. El subgrupo III está integrado por las tres especies de *Coccoloba* restantes: *C. ortizii*, *C. uvifera* y *C. tuerckheimii* (Costa Rica) y el subgrupo IV por *N. hondurensis* y *P. guatemalensis* con 85% de soporte bootstrap.

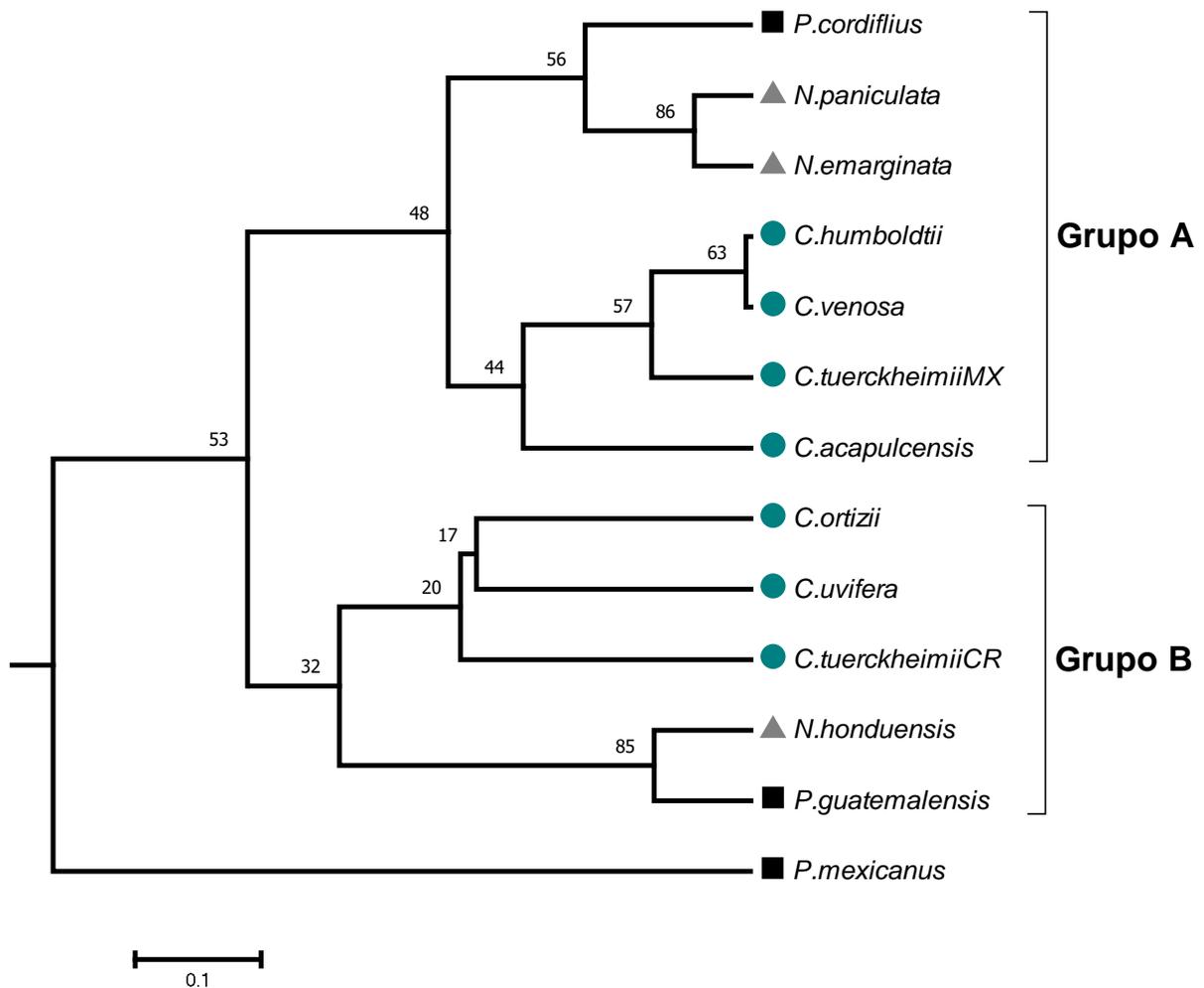


Figura 1. Fenograma obtenido mediante la técnica de ligamiento promedio (UPGMA) mostrando las agrupaciones de las especies de *Coccoloba*, *Neomillspaughia* y *Podopterus*. Coeficiente de correlación cofenético: 0.8742. Los valores de soporte con 1000 repeticiones se encuentran sobre las ramas.

DISCUSIÓN

En este trabajo se exploran los patrones generales de la morfología polínica en la tribu Coccolobeae, así como también se registra la variación intraespecífica de *Neomillspaughia*, *Podopterus* y de una muestra de especies de *Coccoloba* con el propósito de reconocer su utilidad taxonómica. Como resultado de las observaciones, registro y análisis multivariado de los caracteres palinológicos, la tribu Coccolobeae parece ser una tribu euripalina. Los caracteres tales como la forma, número de colpos, ornamentación, aperturas y endoaperturas de los granos de polen muestran variación a diferentes niveles taxonómicos.

Las formas del grano de polen registradas en este estudio son de tres tipos: subprolato, prolato y prolato esferoidal. El primer tipo se encuentra en la mayoría de las especies dentro de los géneros *Coccoloba* y *Podopterus*, mientras que el segundo tipo lo exhiben *N. emarginata* y *N. paniculata* y el tercer tipo ocurre en *C. tuerckheimii* y *P. cordifolius*. Las discrepancias en el tamaño y forma del polen entre estudios, pueden reflejar variación intraespecífica (Oswald *et al.*, 2011), diferentes estados de madurez del polen (García *et al.*, 2015), deberse a diferencias entre material vivo y de herbario (Oswald *et al.*, 2011), la elección en los métodos de extracción e incrustación (Ayodele, 2005) o al grado de hidratación de los granos de polen antes del proceso de fijación (Russell, 2003). De esta manera, tal vez se explique el por qué *P. mexicanus* en nuestro estudio, aparece con granos subprolatos y discrepa con Ortiz-Díaz *et al.* (2009) y Alfaro-Bates *et al.* (2010), que los describen como oblatos esferoidales. Las mediciones promedio de los ejes polar y ecuatorial de ambos autores es de P= 37.4 y E= 39.1. Las mediciones promedio obtenidas con el programa ImageJ en nuestro estudio, fueron de P=17.13 y E=13.82. La hibridación también podría explicar el por qué *C. uvifera*, se reporta con ámbito hexalobado en vista polar (Ortiz-Díaz *et al.*, 2009) mientras que en este estudio todos los granos fueron observados con ámbito circular.

Especies estrechamente relacionadas a menudo producen granos de polen similares (Wang y Dobritsa, 2018). El polen para las tres especies que conforman el género *Neomillspaughia* se describe como prolato a subprolato con índice de área polar pequeña y ornamentación microrreticulada y es concordante con las observaciones generales realizadas por Nowicke

y Skvarla (1977); Ortiz-Díaz et al. (2009), Sánchez-Dzib et al. (2009) y Alfaro-Bates et al. (2010) empleando a *Neomillspaughia emarginata* como modelo.

En cuanto al número de colpos, el grano de polen en esta tribu es tricolporado (rara vez tetracolporado) y coincide con el tipo básico de polen en la familia Polygonaceae (Wodehouse, 1931; Nowicke y Skvarla, 1977).

La ornamentación es un carácter de suma importancia para reconocer a los géneros e incluso algunas especies (Hong, Oh y De Creane., 2005; Wang y Dobritsa, 2018). La ornamentación de la exina en las especies de *Coccoloba*, es por lo general, punctado-estriada. No obstante, *C. uvifera*, exhibe un patrón de ornamentación psilado y otras especies llegan a presentar elementos suprategmiales a manera de espínulas (*C. acapulcensis*) o gránulos (*C. tuerckheimii* de Costa Rica). En *Neomillspaughia* y *Podopterus*, la ornamentación más común es de tipo microrreticulada. Únicamente en *P. cordifolius* es reticulada. Las ornamentaciones observadas en este estudio para los tres géneros son consistentes con lo observado por Wodehouse (1931), Nowicke y Skvarla (1977), Bradbyge (1990), Ortiz-Díaz et al. (2009) y Alfaro-Bates et al. (2010). La ornamentación con espínulas en *C. acapulcensis* encontrado en este trabajo confirma lo registrado previamente por Brandbyge (1990): este tipo de ornamentación está presente en ese género en al menos dos formas, las espínulas irregulares (como en *C. acapulcensis*) y espínulas de tipo columnar piramidal documentadas únicamente en *C. cordata*. La ubicación basal de *Coccoloba acapulcensis* en la reconstrucción filogenética hecha por Burke et al. (2010) sugiere que la ornamentación con espínulas sería un carácter ancestral en el género, por lo que resultaría de suma importancia explorar esta posibilidad.

El polen granulado exhibido por *Coccoloba tuerckheimii* de la colección de Costa Rica, constituye un nuevo patrón de ornamentación no descrito con anterioridad para este género. Si bien las diferencias en el polen de los ejemplares provenientes de Costa Rica y México sugieren que se trata de dos taxones que no pertenecen a la misma categoría específica, es necesario analizar más muestras de polen de esta especie en toda su área de distribución reconocida, desde México hasta Panamá pasando por Costa Rica, para comprobar la existencia de un patrón morfológico diferente basado en la geografía y que no se trate de una aberración botánica. El ejemplar en cuestión está determinado correctamente, los

caracteres morfológicos de la hoja, inflorescencia y fruto son los mismos que circunscriben a *C. tuerckheimii*. En un análisis exploratorio de la palinología de esta especie en su gradiente de distribución se observó que el polen colectado en la localidad de Guanacaste es el único que exhibe ornamentación granulosa (Durán-Escalante y Ortiz-Díaz, sin publicar, en proceso).

Las aperturas y endoaperturas juegan un papel discriminante en *P. mexicanus* respecto a las otras especies de la tribu: esta especie puede presentar granos tri y tetracolporados en proporciones variables. Alfaro-Bates y colaboradores (2010) indican que la proporción de granos tricolporados observados en *P. mexicanus* fue la misma para granos tetracolporados. En este estudio, la proporción de granos con cuatro aperturas fue menor. De acuerdo con Yurtseva *et al.* (2014) y García *et al.* (2015) esta tendencia que exhiben algunas plantas a incrementar el número de aperturas o a presentar granos con diferente número de aperturas en un mismo individuo, se debe a menudo a procesos de hibridación. También, se ha documentado que la variación en el número de aperturas está ligado al nivel de ploidía en los individuos (Yurtseva *et al.*, 2014; Reeder *et al.*, 2016; Albert *et al.*, 2018). Por ejemplo, en *Rumex acetosella* L. se observó que la tasa de granos tricolporados es de 100% para individuos diploides y que esta disminuye al aumentar el nivel de ploidía tetraploide y hexaploide (Den Nijis *et al.*, 1980). Asimismo, polen con diferente número de aperturas ha sido observado en algunas especies del *Polygonum* L. y se ha asociado al nivel ploidal (Yurtseva *et al.*, 2014). *P. mexicanus* es también la única especie que presenta endoaperturas de tipo lolongado dentro de la tribu.

Los resultados del análisis multivariado indican que la mayoría de las especies de la tribu se encuentran entremezclados dentro del árbol y que no es posible reconocer agrupamientos consistentes con los géneros de la tribu Coccolebeae. Los grupos y subgrupos reconocidos en el fenograma exhiben bajos valores de similitud y soporte Bootstrap con excepción de los pares de especies *Neomillspaughia emarginata* + *N. paniculata* y *N. hondurensis* + *Podopterus guatemalensis*. Por lo que, se concluye que el empleo de caracteres palinológicos como herramienta única, no brinda soporte a la delimitación genérica existente y no permite establecer congruencias taxonómicas. Dentro de los caracteres empleados para obtener el fenograma, la ornamentación y el eje polar resultaron ser los más

informativos. Esto refleja la existencia de diferencias entre los taxa en escultura y tamaño del grano.

Los datos palinológicos dan soporte a que *Neomillspaughia emarginata* y *N. paniculata* son especies que pertenecen al mismo género. En el fenograma, las especies aparecen juntas y presentan valores de soporte altos (86). Estas dos especies no solo presentan una morfología palinológica similar, sino que también comparten condiciones ambientales y caracteres macromorfológicos: ambas crecen en selvas secas y presentan hojas emarginadas y cordadas en la base (Ortiz-Díaz, 1994; Ortiz-Díaz *et al.*, 2013). El tamaño de las hojas ha servido para distinguir las ya que las hojas de *N. paniculata* son mucho más grandes. *N. hondurensis*, sin embargo, parece diferir de sus congéneres en ciertos aspectos. Por ejemplo, sus hojas son ovado-lanceoladas y presentan un ápice obtuso y los racimos en la panícula son menos numerosos que en las otras especies (Ortiz-Díaz *et al.*, 2013). Palinológicamente, *N. hondurensis* presenta un vestíbulo en la apertura. El hábitat de esta especie, bosque húmedo de montaña, parece estar moldeando el polen y a otros caracteres morfológicos que la diferencian de las otras especies del género.

En este estudio, el polen no brinda soporte a la delimitación genérica existente en *Podopterus* ya que sus integrantes se encuentran asociados a *Neomillspaughia* o se separan del resto de la tribu por la presencia de granos tetracolporados. *Podopterus guatemalensis* al igual que *N. hondurensis*, presenta una estructura vestibular en la apertura y el valor de soporte para este grupo es alto. En este sentido, la asociación de estas especies debe ser explorada mediante marcadores moleculares para determinar el tipo de relación que mantienen dichas especies. *Podopterus cordifolius* se agrega al conjunto *N. paniculata* + *N. emarginata* a pesar de ser diferente en su morfología. Los granos de polen en *Podopterus cordifolius* son los únicos en exhibir una forma prolato esferoidal y una exina reticulada con lúmenes profundos y bien definidos observables en microscopía óptica y de barrido. Esta especie presenta unas pocas poblaciones documentadas en Oaxaca y Colima y difiere con las otras especies de *Podopterus* por poseer una ocrea larga y hialina, como las encontradas en los integrantes de la subfamilia Polygonoideae, presentar un hábito de crecimiento de tipo liana y flores de color lila, un carácter único en Polygonoaceae (Burke *et al.*, 2010). Estos dos géneros comparten la presencia de un fruto acrescente y membranoso

(Burke *et al.* 2010) y una historia taxonómica en común: las especies que integran el actual género *Neomillspaughia*, alguna vez fueron considerados parte de *Podopterus* bajo los nombres de *P. paniculatus* (Donn. Sm.) Roberty & Vautier y *P. emarginatus* H. Gross (Roberty y Vautier, 1964; Gross, 1913; Blake, 1921).

La incorporación de *P. guatemalensis* a la filogenia molecular de Polygonaceae podría reflejar agrupamientos diferentes a los obtenidos por Burke *et al.* (2010) donde *Podopterus mexicanus* y *P. cordofolius* fueron recuperadas como especies hermanas con un fuerte soporte (100%) o podría dar certeza de que, aunque las especies tienen diferentes hábitos de crecimiento, hábitats y morfología polínica se encuentran cercanamente emparentadas y comparten una historia en común.

Los estudios palinológicos bajo enfoque de la morfometría o similitud por sí solos, no pueden sustentar relaciones entre taxones ya que pueden conducir a inferencias erróneas (Russell, 2003). Únicamente se pueden emplear para 1) generar hipótesis que, posteriormente y bajo métodos cladísticos, puedan ser probadas (Caiza *et al.* 2018; Kohlmann, 1994) o 2) sumar evidencias *a posteriori* que reconozcan la historia común de los taxa al sobreponerse en las filogenias moleculares disponibles (Crisci y López, 1983). En este sentido, es posible afirmar, que la segregación de *Coccoloba acapulcensis* del resto de las especies de *Coccoloba* mediante la ornamentación con espínulas concuerda con la filogenia de Burke *et al.* (2010) donde con marcadores moleculares y caracteres macromorfológicos también se separa del resto de las especies de su género y se puede hipotetizar que dentro de *Coccoloba*, es probable que existan especies con ornamentación reticulada similar a *Neomillspaughia* y *Podopterus*, solo que no se han estudiado o con otro tipo de escultura. Esta hipótesis se encuentra basada en nuestras observaciones y en las realizadas por Nowicke y Skvarla (1977) donde *C. parimensis* posee una exina microrreticulada similar a *P. mexicanus* y donde la ornamentación espinulosa también ha sido documentada en otra especie de *Coccoloba*: *C. cordata* pero con espínulas columno-piramidales.

CONCLUSIONES

La tribu Coccolobeae es euripalina, pero la morfología del polen dentro de los géneros es relativamente uniforme. La ornamentación es un carácter informativo y parece ser de utilidad taxonómica, sobre todo en géneros tan diversos como *Coccoloba*. Estructuras como aperturas (número y característica) y endoaperturas son informativas en esta tribu. El hallazgo de un patrón de ornamentación distinto en un ejemplar colectado en Costa Rica respecto a los granos de polen de México para la especie *Coccoloba tuerckheimii* no solo refuerza la utilidad del polen en la taxonomía sino también que el material de herbario representa una fuente importante de información de la cual todavía se podrían reconocer nuevas especies.

AGRADECIMIENTOS

A la MSc Rita Alfaro-Bates por la asesoría en el procesamiento y análisis del polen y a la I.Q.I. Silvia Andrade por su asistencia en la microscopía de barrido.

LITERATURA CITADA

- Albert, B., Ressayre, A., Dillmann, C., Carlson, A., Swanson, R., Gouyon, P.H. and Dobritsa, A. (2018). Effect of aperture number on pollen germination, survival and reproductive success in *Arabidopsis thaliana*. *Annals of Botany* 121:733-740
- Alfaro-Bates, R., González, J., Ortíz, J., Viera, F., Burgos, I., Martínez, E. y Ramírez, E. (2010). Caracterización palinológica de las mieles de la Península de Yucatán. Mérida, Yucatán: UADY: CONABIO.
- Ayodele, A. (2005). The morphology and taxonomic significance of pollen in the West-African Polygonaceae. *Thaiszia Journal of Botany* 15:143-153.
- Blackmore, S., Wortley, A., Skvarla, J. and Rowley, J. (2007). Pollen wall development in flowering plants. *New Phytologist* 174:483-498.
- Blake, S. (1921). *Neomillspaughia*, a new genus of Polygonaceae, with remarks on related

- genera. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 48(3):77–88.
- Brandbyge, J. (1990). The diversity of micromorphological features in the genus *Coccoloba* (Polygonaceae). *Nordic Journal of Botany* 10:25–44.
- Burke, J. and Sanchez, A. (2011). Revised subfamily classification for Polygonaceae, with a tribal classification for Eriogonoideae. *Brittonia* 63(4):510–20.
- Burke, J., Sanchez, A., Kron, K. and Luckow, M. (2010). Placing the woody tropical genera of Polygonaceae: A hypothesis of character evolution and phylogeny. *American Journal of Botany* 97(8):1377–90.
- Caiza, J., Vargas, D., Olmedo, C., Arboleda, M., Boada, L., Acurio, O., Arroyo, C., Debut, A. y Segovia-Salcedo, M. (2018). Morfometría y morfología de estomas y de polen como indicadores indirectos de poliploidía en especies del género *Polylepis* (Rosaceae) en Ecuador. *Ecología Austral* 28:175–87.
- Crisci, J. y López, M. (1983). *Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica*. Secretaria General de la Organización de los Estados Americanos, Programa regional de desarrollo científico y tecnológico. Universidad de Texas.
- Den Nijis, J., Hooghiemstra, H. and Schalk, P. (1980). Biosystematic studies of the *Rumex acetosella* complex (Polygonaceae). IV. Pollen morphology and the possibilities of identification of cytotypes in pollen analysis. *Phyton* 20(3-4): 307-323.
- Erdtman, G. (1943). *An introduction to pollen analysis*. Stockholm. Sweden: The Chronica Botanica Company.
- Erdtman, G. (1952). *Pollen morphology and plant taxonomy: angiosperms (an introduction to Palynology)*. Stockholm. Sweden: Ed. Almqvist & Wiksell.
- García, L., Rivero, M. y Droppelmann, F. (2015). Descripción morfológica y viabilidad del polen de *Nothofagus nervosa* (Nothofagaceae). *Bosque* 36(3):487–96.
- Gross, H. (1913). Th. Loesener. Mexicanische und zentralamerikanische novitäté. IV. *Repertorium specierum novarum regni vegetabilis* 12: 217–244.

- Hammer Ø., Harper, D. and Ryan, P. (2001). PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Paleontologia Electronica* 4(1): 9 pp.
- Hong, SP., Oh, IC., and Ronse De Craene, LP. (2005). Pollen morphology of the genera *Polygonum* L. s. str. and *Polygonella* (Polygoneae: Polygonaceae). *Plant Systematics and Evolution* 254:13-30.
- Ibrahim, D. (2018). Taxonomic importance of pollen morphology for some species of Brassicaceae. *Pakistan Journal of Biological Sciences* 21: 215-223.
- Kohlmann, B. (1994). Algunos aspectos de la taxonomía numérica y sus usos en México. En: Llorente Bousquets, J. y Luna I. (Ed.) *Taxonomía Biológica* (pp.95-116). México, DF, México: Fondo de Cultura Económica.
- Llinás, H. y Rojas, C. (2005). *Estadística descriptiva y distribuciones de probabilidad*. Barranquilla, Colombia: Universidad del Norte.
- Mondal, M. (1997). Pollen morphology and systematic relationship of the family Polygonaceae. Calcuta, India: Botanical Survey of India.
- Nowicke, J. and Skvarla, J. (1977). *Pollen morphology and the relationship of the Plumbaginaceae, Polygonaceae and Primulaceae to the order Centrospermae*. Smithsonian contributions to botany no. 37. Washington, DC: Smithsonian Institution Press.
- Ortíz-Díaz, J. (1994). *Polygonaceae. Etnoflora Yucatanense. Fascículo 10*. Mérida, Yucatán, México: Universidad Autónoma de Yucatán.
- Ortiz-Díaz, J., Tun, J. y Alfaro-Bates, R. (2009). *Monografía. Familia Polygonaceae de La Península de Yucatán*. Mérida, Yucatán, México: Universidad Autónoma de Yucatán.
- Ortíz-Díaz, J., Arnelas, I., Tun, J. and Flores, J. (2013). *Neomillspaughia hondurensis* (Polygonaceae), a new species from Central America. *Phytotaxa* 144 (1): 56-60.
- Oswald, W., Doughthy, E., Ne'eman, G. and Ellison, A. (2011). Pollen morphology and its relationship to taxonomy of the genus *Sarracenia* (Sarraceniaceae). *Rhodora* 113(955):235-251.

- Palacios, R., Ludlow-Wiechers, B. y Villanueva, R. (1991). *Flora palinológica de la Reserva de la Biósfera de Sian' Ka'an, Quintana Roo, México*. Quintana Roo, México: CIQRO.
- Punt, W., Hoen, P., Blackmore, S., Nilsson, S. and Le, A. (2007). Glossary of pollen and spore terminology. *Review of Paleobotany and Palynology* 143:1-81.
- Reeder, S., Lee, B., Fox, R. and Dobritsa, A. (2016). A ploidy-sensitive mechanism regulates aperture formation on the Arabidopsis pollen surface and guides localization of the aperture factor INP1. *PLoS Genet* 12(5): e 1006060.
- Roberty, G. and Vautier, S. (1964). Les genres de Polygonaceés. *Boissiera* 10: 7-12.
- Roubik, D. and Moreno, J. (1991). Pollen and spores of Barro Colorado Island. *Monographs in Systematic Botany* 36: 130-131.
- Russell, A. (2003). *Phylogenetic analysis and morphological study of the subfamily Eriogonoideae (Polygonaceae) with emphasis on the genus Chorizanthe*. MS thesis. San Diego, California: San Diego State University.
- Sáenz Laín, C. (2004) Glosario de términos palinológicos. *Lazaroa* 25:93-112.
- Sánchez-Dzib, Y., Sosa-Nájera, S. y Lozano-García, M. (2009). Morfología polínica de especies de la selva mediana subperennifolia en la cuenca del río Candelaria, Campeche.” *Boletín de La Sociedad Botánica de México* 84:83–104.
- Sawyer, R. (1988). *Honey Identification*. Cardiff, UK: Cardiff Academic Press.
- Schneider, C., Rasband, W., and Eliceiri, K. (2012). NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature methods* 9(7):671-675.
- Sosa, M. y Salgado, C. (2016). Valor taxonómico del polen en Scrophulariaceae sensu lato. *Boletín de La Sociedad Argentina de Botánica* 51(2):299–321.
- Standley, P. and Steyermark, J. (1946). *Flora of Guatemala-Part IV*. Fieldiana, Bot. 24(4): 104–137.
- Wang, R. and Dobritsa, A. (2018). Exine and aperture patterns on the pollen surface: their formation and roles in plant reproduction. *Annual Plant Reviews* 1:1–40.

Wodehouse, R. (1931). Pollen grains in the identification and classification of plants. VI. Polygonaceae. *American Journal of Botany* 18:749-765.

Yasmin, G., Khan, M., Shaheen, N., Hayat, M., Ahmad, M. and Zafar, M. (2009) Taxonomic utility of palynological characters in the genus *Fallopia*, Family Polygonaceae from Pakistan. *International Journal of Agriculture & Biology* 11:798-800.

Yasmin, G., Khan, M., Shaheen, N. and U. J. Khan. (2015). Palynological Studies of *Aconogonon* (Polygonaceae) Form Pakistan.” *Sarhad Journal of Agriculture* 31(1):16–21.

Yurtseva, O., Severova, E. and Bovina, I. (2014). Pollen morphology and taxonomy of *Atraphaxis* (Polygoneae, Polygonaceae). *Plant Systematics and Evolution* 300:749-766.

ANEXOS

Cuadro 1. Lista de especies empleadas para la caracterización palinológica.

Especie	Sitio y fecha de colecta	Colector	Herbario y accesión
<i>Coccoloba acapulcensis</i> Standl.	Santa Ana, El salvador	Martínez, 366	MO5715246
	Chiapas, México (1983)	Neill, 5562	MO3208873
	Chiapas, México (1983)	Neill, 5562	MEXU366674
	Chiapas, México (1985)	Cabrera, 7862	MEXU460364
<i>C. humboldtii</i> Meisn.	Campeche, México (1985)	Chan, C.4956	MO5687076
	Tabasco, México (1983)	Ventrua, 20109	MEXU20109
<i>C. ortizii</i> R. A. Howard	Xel-Há, Quintana Roo, México (1985)	Ortiz, J.J. 886	MO5787082
		Ortiz, J.J. 886	MEXU679300
<i>C. tuerckheimii</i> Donn. Sm.	Guanacaste, Costa Rica (1991)	Rivera, 1371	MO05063393
	Chiapas, México (1986)	Martínez, 18642	MO5687364
<i>C. uvifera</i> L.	Dandriga, Belice (1976)	Proctor, 35701	MO2396286
	Progreso, Yucatán, México (1990)	Simá, 1154	MO5687733
<i>C. venosa</i> L.	Guanacaste, Costa Rica (1993)	Quesada, 44	MO5703544
	La Libertad, El Salvador (1988)	Villacorta, 171	MO05094158
<i>Neomillspaughia emarginata</i> (H. Gross) S.F. Blake	Campeche, México (1983)	Ortiz, J.J., 371	MO5687094
	Quintana Roo, México (1972)	Webster y Lynch, 17684	MO2706804
	Quintana Roo, México (1980)	Téllez, 3208	MO5703356
	Yucatán, México (1980)	Vargas, 59	MO5703363
<i>N. paniculata</i> (Donn. Sm.) S.F. Blake	Olancho, Honduras (1979)	Pereira, 096	MO3604251
	Comayagua, Honduras (Harlett, 2017	MO2238414
	Esteli, Nicaragua (1980)	Moreno, 1939	MO5707985
<i>N. hondurensis</i> J.J. Ortiz & Arnelas	El Paraíso, Honduras (2003)	Linares, 6580	MEXU1164362
	El Paraíso, Honduras (2003)	Linares, 6595	MEXU1164363
	Morazán, Honduras (1962)	Webster y Preston, 12062	MO1982180
	Santa Bárbara, Honduras (1994)	Castillo, 2283	MO5707835
<i>Podopterus cordifolius</i> Rose & Standl.	Guerrero, México (1941)	Raugman, 3342	MEXU1317369
	Jalisco, México (1991)	Ayala, 91252	MEXU593221
<i>P. guatemalensis</i> S.F. Blake	Boaco, Nicaragua (1984)	Stevens, 22919	MO5707957
<i>P. mexicanus</i> Bonpl.	Yucatán, México (1982)	White y Mott, 104	BM000827824
	Yucatán, México (1985)	Cabrera, 10177	UADY021951

Cuadro 2. Caracteres palinológicos evaluados en las especies estudiadas.

Caracteres (ds ±media)	Especies						
	<i>C. acapulcensis</i>	<i>C. humboldtii</i>	<i>C. ortizii</i>	<i>C. tuerckheimii</i> MX	<i>C. tuerckheimii</i> CR	<i>C. uvifera</i>	<i>C. venosa</i>
Eje Polar (µm) P	12.93±0.96	11.59±0.51	13.24±0.42	11.60±0.95	13.73±0.53	15.78±2.94	12.73±1.27
Eje Ecuatorial (µm) E	10.25±1.35	9.84±0.42	11.36±0.77	10.19±0.60	11.97±0.64	12.27±1.19	10.41±0.55
Relación P/E	1.27	1.18	1.17	1.14	1.15	1.28	1.22
Forma	I	I	I	III	III	I	I
Relación distancia colpos/diámetro	0.32	0.30	0.21	0.29	0.20	0.23	0.32
Índice de área polar	II	II	I	II	I	I	II
Grosor de la exina (µm)	1.77±0.13	0.93±0.08	0.94±0.1	0.98±0.15	1.40±0.007	1.12±0.19	0.81±0.15
Ornamentación de la exina	VI	IV-II	IV	IV	V	III	IV
Longitud del colpo (µm)	4.23±0.65	4.48±1.31	5.27±1.55	4.58±0.89	5.78±0.57	6.05±0.55	4.11±0.29
Ancho del colpo (µm)	1.97±0.47	1.29±0.56	1.57±0.24	1.53±0.40	1.57±0.40	1.72±0.28	1.29±0.33
Número de aperturas	3	3	3	3	3	3	3
Característica de la apertura	I	I	I	I	I	I	I
Longitud de la endoapertura (µm)	4.54±	6.41±1.16	8.09±1.16	7.10±0.74	10.41±0.66	6.24±0.54	5.90±0.90
Ancho de la endoapertura (µm)	1.04±	1.20±0.33	1.29±0.33	1.35±0.39	2.22±0.32	2.15±0.64	1.14±0.37
Tipo de endoapertura	I	I	I	I	I	I	I

Cuadro 2. Caracteres palinológicos evaluados en las especies estudiadas (continuación).

Caracteres (media ±dest)	Especies					
	<i>N. emarginata</i>	<i>N. hondurensis</i>	<i>N. paniculata</i>	<i>P. cordifolius</i>	<i>P. guatemalensis</i>	<i>P. mexicanus</i>
Eje Polar (µm) P	12.97±0.85	15.34±1.45	9.81±2.87	12.34±1.11	15.97±1.29	17.13±1.23
Eje Ecuatorial (µm) E	9.76±1.49	11.76±1.64	7.41±2.25	11.15±1.16	12.30±0.58	13.82±1.62
Relación P/E	1.36	1.32	1.34	1.11	1.30	1.25
Forma	II	I	II	III	I	I
Relación distancia colpos/diámetro	0.24	0.19	0.21	0.22	0.24	0.27
Índice de área polar	I	I	I	I	I	II
Grosor de la exina (µm)	0.90±0.17	0.90±0.15	0.84±0.20	1.19±0.22	1.08±0.01	1.12±0.17
Ornamentación de la exina	I	I	I	II	I	I

Longitud del colpo (μm)	4.30 \pm 0.80	5.62 \pm 1.92	3.45 \pm 0.66	4.79 \pm 0.92	6.12 \pm 1.43	5.55 \pm 0.64
Ancho del colpo (μm)	1.27 \pm 0.34	1.20 \pm 0.27	1.12 \pm 0.21	1.52 \pm 0.44	2.37 \pm 0.51	2.49 \pm 0.94
Número de aperturas	3	3	3	3	3	3-4
Característica de la apertura	I	II	I	I	II	I
Longitud de la endoapertura (μm)	4.85 \pm 0.98	7.60 \pm 2.47	5.26 \pm 1.57	6.61 \pm 0.93	7.54 \pm 1.83	5.61 \pm 0.81
Ancho de la endoapertura (μm)	1.32 \pm 0.43	1.59 \pm 0.34	1.25 \pm 0.24	1.18 \pm 0.43	1.69 \pm 0.19	-
Tipo de endoapertura	I	I	I	I	I	II

Cuadro 3. Caracteres y estados de carácter empleados en el análisis multivariado para las especies de la tribu Coccolobeae.

Caracteres	Estados de carácter (μm) y codificación
Eje Polar	9—10.9 [1] / 11—12.9 [2] / 13—14.9 [3] / 15—16.9 [4] / 17—18.9 [5]
Eje Ecuatorial	7—8.9 [1] / 9—10.9 [2] / 11—12.9 [3] / 13—14.9 [4]
Grosor de la exina	0.8—1.0 [1] / 1.1—1.3 [2] / 1.4—1.6 [3] / 1.7—1.9 [4]
Longitud del colpo	3—4.9 [1] / 5—6.9 [2]
Ancho del colpo	1—1.7 [1] / 1.8—2.5 [2]
Longitud de la endoapertura	4—7 [1] / 8—11 [2]
Ancho de la endoapertura	1—1.4 [1] / 1.5—1.9 [2] / 2—2.4 [3]
Índice de área polar	Pequeña [1] / Media [2]
Forma del polen	Subprolato [1] / Prolato [2] / Prolato esferoidal [3]
Ornamentación de la exina	Microrreticulada [1] / Reticulada [2] / Psilada [3] / Punctato-estriada [4] / Con gránulos [5] / Con espínulas [6]
Aperturas	Tricolporado [1] / Tetracolporado [2]
Característica de la apertura	Margen [1] / Vestíbulo [2]
Tipo de endoapertura	Lalongada [1] / Lolongada [2]

Cuadro 4. Matriz de datos para el análisis multivariado de los caracteres palinológicos enlistados en el cuadro 3.

	C.acap	C.humb	C.ortiz	C.tuerMX	C.tuerCR	C.uvif	C.veno	N.emarg	N.hond	N.panic	P.cord	P.guatem	P.mex
Eje Polar	2	2	3	2	3	4	2	2	4	1	2	4	5
Eje Ecuatorial	2	2	3	2	3	3	2	2	3	1	3	3	4
Grosor de la exina	4	1	1	1	3	2	1	1	1	1	2	1	2
Longitud del colpo	1	1	2	1	2	2	1	1	2	1	1	2	2
Ancho del colpo	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2
Longitud de la endoapertura	1	1	2	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1
Ancho de la endoapertura	1	1	1	1	3	3	1	1	2	1	1	2	-
Índice de área polar	2	2	1	2	1	1	2	1	1	1	1	1	2
Forma del polen	1	1	1	3	3	1	1	2	1	2	3	1	1
Ornamentación de la exina	4	4,2	4	4	5	3	4	1	1	1	2	1	1
Aperturas	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1,2
Característica de la apertura	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	2	1
Tipo de endoapertura	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2

CONCLUSIONES GENERALES

1. Los granos de polen en el género *Neomillspaughia* son prolatos a subprolatos y presentan una ornamentación microrreticulada.
2. Los granos de polen en el género *Podopterus* son subprolatos o prolato esferoidales y exhiben una ornamentación (micro)reticulada.
3. Para las especies de *Coccoloba* en este estudio, el polen es de tipo subprolato y presentaron patrones de ornamentación psilada, punctato-estriado, equinado y granular.
4. No es posible reconocer agrupamientos consistentes dentro de la tribu Coccolobaeae empleando únicamente caracteres palinológicos.
5. Los pares de especies *N. emarginata* + *N. paniculata* y *N. hondurensis* + *P. guatemalensis* presentan elevados valores de similitud y de soporte Bootstrap.