

**MORFOLOGÍA POLÍNICA DE
Neomillspaughia S.F. BLAKE Y
Podopterus BONPL. (POLYGONACEAE,
ERIOGONOIDEAE, COCCOLOBEAE)**

**POLLEN MORPHOLOGY OF
Neomillspaughia S.F. BLAKE Y
Podopterus BONPL. (POLYGONACEAE,
ERIOGONOIDEAE, COCCOLOBEAE)**

Durán Escalante, K. C.; J. J. Ortiz-Díaz; M. M Ferrer y J. Tun-Garrido:

MORFOLOGÍA POLÍNICA DE *Neomillspaughia* S.F. BLAKE Y *Podopterus* BONPL.
(POLYGONACEAE, ERIOGONOIDEAE, COCCOLOBEAE).

POLLEN MORPHOLOGY OF *Neomillspaughia* S.F. BLAKE AND *Podopterus* BONPL.
(POLYGONACEAE, ERIOGONOIDEAE, COCCOLOBEAE).



**MORFOLOGÍA POLÍNICA DE *Neomillspaughia* S.F. BLAKE Y *Podopterus* BONPL.
(POLYGONACEAE, ERIOGONOIDEAE, COCCOLOBEAE).**

**POLLEN MORPHOLOGY OF *Neomillspaughia* S.F. BLAKE AND *Podopterus* BONPL.
(POLYGONACEAE, ERIOGONOIDEAE, COCCOLOBEAE)**

Durán Escalante, K. C.;
J. J. Ortiz-Díaz;
M. M Ferrer
y J. Tun-Garrido.

MORFOLOGÍA POLÍNICA
DE *Neomillspaughia* S.F.
BLAKE Y *Podopterus* BONPL.
(POLYGONACEAE,
ERIOGONOIDEAE,
COCCOLOBEAE).

POLLEN MORPHOLOGY
OF *Neomillspaughia* S.F.
BLAKE AND *Podopterus*
BONPL. (POLYGONACEAE,
ERIOGONOIDEAE,
COCCOLOBEAE).

POLIBOTÁNICA
Instituto Politécnico Nacional

Núm. 53: 105-117. Enero 2022

DOI:
10.18387/polibotanica.53.7

K. C. Durán Escalante

J. J. Ortiz-Díaz / odiaz@correo.uady.mx

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

M. M Ferrer

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.

J. Tun-Garrido

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

RESUMEN: *Neomillspaughia* y *Podopterus* son dos géneros de hábito arbóreo y arbustivo que habitan en las selvas caducifolias de Mesoamérica. Ambos géneros son monofiléticos y han sido clasificados en la tribu Coccolobae. Aunque cada uno cuenta con tres especies, solo *Neomillspaughia emarginata*, *Podopterus cordifolius* y *P. mexicanus* han sido empleadas en estudios filogenéticos moleculares de tal manera que sus relaciones filogenéticas en la tribu aún son inciertas. Estudios palinológicos en Eriogonoideae mencionan que el polen presenta poca variación, sin embargo, entre los géneros de esta subfamilia existe una organización diversa de los colpos, poros y ornamentaciones, lo que confiere a estos elementos de interés taxonómico. Los objetivos de este estudio son caracterizar el polen de *Neomillspaughia* y *Podopterus* y explorar su valor taxonómico dentro de la subfamilia Eriogonoideae. La caracterización del polen se realizó mediante observaciones con microscopía óptica y electrónica de barrido de polen proveniente de ejemplares de herbario. *Neomillspaughia* se caracterizó por presentar granos de prolotos a subprolotos y una ornamentación microrreticulada; solo *N. hondurensis* presentó una estructura vestibular en la apertura. En *Podopterus*, la forma del grano varía de subproloto a proloto 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, característica observada únicamente en esta especie junto a aperturas circulares. La caracterización palinológica de las seis especies reveló que el número de colpos y los patrones de ornamentación de la exina son similares a los encontrados en otros géneros de la subfamilia Eriogonoideae. La variación registrada en la forma, número de aperturas, así como también en la ornamentación de la exina de los granos de polen permiten la certera identificación de las especies. En este trabajo se incluyen descripciones de los géneros y las especies, así como también microfotografías de microscopio óptico y electrónico de barrido.

Palabras clave: Palinología, taxonomía, géneros leñosos, Mesoamérica.

ABSTRACT: *Neomillspaughia* and *Podopterus* are two woody genera that inhabit deciduous forests of Mesoamerica. Both genera are monophyletic and have been classified in the Coccolobeae tribe. Although each has three species, only *N. emarginata*, *P. mexicanus* and *P. cordifolius* has been used to establish phylogenetic relationships. Palynological studies in Eriogonoideae mention that pollen presents little variation, however, taxonomic value at species level have not been explored, since there is a diverse organization of colpi, pores and ornamentation among them. The objectives of this study are to characterize the pollen of *Neomillspaughia* and *Podopterus* and to explore its taxonomic value within the subfamily Eriogonoideae. The characterization of the pollen was carried out by observations with optical and scanning electron microscopy of pollen from herbarium specimens. *Neomillspaughia* was characterized by the presence of prolate to subprolate grains and microreticulated ornamentation; only *N. hondurensis* presented a vestibular structure at the aperture. In *Podopterus*, the grain shape varies from subprolate to prolate spheroidal and the ornamentation from microreticulated to reticulated. *P. cordifolius* has reticulated exin with deep and well-defined lumens; *P. guatemalensis*, presents a vestibular structure at the apertures and *P. mexicanus* exhibits tri-tetracolporate grains, characteristic observed only in this species together with circular apertures. The palynological characterization of the six species revealed that the number of colpi and the patterns of ornamentation of exine are similar to those found in other genera of the Eriogonoideae subfamily. The variation in the shape, number of apertures, as well as in the ornamentation of the exine of the pollen grains allow the accurate identification of the species. In this study we include descriptions of the genera and species, as well as light and scanning microphotographs.

Keywords: Palynology, taxonomy, woody genera, Mesoamérica.

INTRODUCCIÓN

Neomillspaughia y *Podopterus* son dos géneros de hábito leñoso cuya distribución se restringe a las selvas caducifolias de México y América Central (Brandbyge, 1993; Burke et al., 2010; Hernández-Ledesma et al., 2015). Cada uno de los géneros tiene tres especies descritas que poseen en común tépalos acrescentes en el fruto con alas dorsales. *Neomillspaughia* se diferencia por tener flores en panículas y tépalos exteriores con las alas dorsales sin extenderse a los pedicelos, mientras que en *Podopterus* las flores son fasciculadas y los tépalos exteriores con las alas dorsales decurrentes en el pedicelo (Blake, 1921). El número de tépalos es una característica clave para el reconocimiento de ambos géneros; por un lado, cinco tépalos es un número consistente en *Neomillspauhia* (Blake, 1921; Standley y Steyermark, 1946) mientras que en *Podopterus* suele variar de cinco a seis (Blake, 1921; Burger, 1983; Ortiz-Díaz, 1994; Standley y Steyermark, 1946) pudiendo ocasionalmente, presentarse cuatro. Las relaciones filogenéticas de estos dos géneros son controversiales resolviéndose *Neomillspaughia* como grupo hermano de *Coccoloba* ambos con cinco tépalos y *Podopterus* en una posición más afín a los géneros con seis tépalos como *Gymnopodium*, *Leptogonum*, *Ruprechtia* y *Triplaris* (Burke et al., 2010). No obstante, Burke y Sanchez (2011) incluyen a *Podopterus* dentro de la tribu Coccolobeae junto con *Coccoloba* y *Neomillspaughia*. Aunque las diferencias morfológicas entre *Neomillspaughia* y *Podopterus* son sustanciales, el número de especies empleadas en estudios filogenéticos moleculares se limita a tres, *N. emarginata*, *P. mexicanus* y *P. cordifolius* de tal manera que las relaciones filogenéticas en la subfamilia Eriogonoideae aún son inciertas. Estudios palinológicos en Polygonaceae realizados por diversos autores (Brandbyge, 1990b, 1993; Brandbyge y Øllgaard, 1984; Nowicke y Skvrla, 1977) en la subfamilia Eriogonoideae mencionan que el polen presenta poca variación, sin embargo, existe una organización diversa de los aperturas y ornamentaciones entre los géneros de esta subfamilia (Burke et al., 2010; Mondal, 1997) lo que les confiere interés taxonómico. El polen en la subfamilia es tri, o menos comúnmente, tetracolporado, la exina varía de punctada y punctado-estriada a reticulada y microreticulada, así como también espinulosa.

Aunque la utilidad taxonómica del polen para explicar las relaciones filogenéticas en Eriogonoideae ha sido limitada (Burke *et al.*, 2010), hay que señalar que su potencial no ha sido explorado en todas las especies de los géneros *Neomillspaughia* y *Podopterus*. Por ejemplo *N. hondurensis* descrita por Ortiz-Díaz *et al.* (2013) no se ha considerado en estudios filogenéticos ni palinológicos previos. La variación en la forma, número de aperturas, así como también en la ornamentación de la exina de los granos de polen podrían sugerir relaciones con otros géneros de Eriogonoideae. Los objetivos de este estudio son caracterizar el polen de *Neomillspaughia* y *Podopterus* y explorar el valor taxonómico del polen en la delimitación de sus especies y sus afinidades con otros géneros de la subfamilia Eriogonoideae.

MATERIALES Y MÉTODOS

Selección de las especies

Para el estudio palinológico se consideraron todas las especies de *Neomillspaughia* y *Podopterus*: *N. emarginata*, *N. hondurensis*, *N. paniculata*, *P. cordifolius*, *P. guatemalensis* y *P. mexicanus*. En total se seleccionaron 16 ejemplares de herbario (Apéndice) 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). Para las especies *N. emarginata* y *N. paniculata* se analizaron 4 ejemplares de cada uno y de *N. hondurensis*, tres pliegos de herbario. Para las especies de *P. mexicanus* y *P. cordifolius* dos, y para *P. guatemalensis*, uno.

Técnica de acetólisis

El polen se acetolizó de acuerdo con la técnica de acetólisis (Erdtman, 1952) siguiendo las adecuaciones de Alfaro-Bates *et al.* (2010). Los granos de polen obtenidos se colocaron en gelatina glicerizada (Sawyer, 1988) haciendo las preparaciones permanentes, mismas que después de su descripción se depositaron en la colección palinológica de la Universidad Autónoma de Yucatán (UADY-PAL).

Medición y descripción de los granos de polen

Para el registro de las mediciones se tomaron en cuenta 30 granos de polen de cada especie de *Neomillspaughia* y 14 granos de polen para cada especie de *Podopterus*. Esto se justifica debido a la disponibilidad de ejemplares de herbario y a que algunos ejemplares presentaron pocos granos de polen. 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 *et al.* (2005), Yasmin *et al.* (2009, 2015) o Yurtseva *et al.* (2014). Las observaciones, mediciones y fotografías se tomaron en las vistas polar y ecuatorial empleando un microscopio óptico Zeiss Primo Star y cámara Infinity3 a 1000 aumentos. Las mediciones se tomaron en las microfotografías digitales previa calibración en el programa ImageJ ver. 1.44p (Schneider *et al.*, 2012). El promedio y desviación estándar de los datos se expresan en μm . En vista ecuatorial, la medición del eje polar (P) y el eje ecuatorial (E) permite obtener la relación (P/E) y así determinar la forma del grano de polen en vista ecuatorial. En vista polar, se midió la distancia entre los colpos (dc) y el diámetro (d) y con estos valores se obtiene el índice de área polar (dc/d). Para la observación detallada de la ornamentación de la exina se empleó el microscopio electrónico de barrido (MEB) JEOL JSM-6360LV. Para ello, los granos acetolizados fueron deshidratados en un tren de alcohol de 30%, 50% y 70%, montados sobre cinta de carbón 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).

RESULTADOS

Neomillspaughia S. F. Blake, Bull. Torrey Bot. Club 48(3): 84–85. 1921.

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, Bull. Torrey Bot. Club 48(3): 85. 1921 (Láminas I, II y III A).

Granos tricolporados, prolatos de $12.97 \pm 0.85 \mu\text{m} \times 9.76 \pm 1.49 \mu\text{m}$. Relación P/E= 1.36. Exina de $0.90 \pm 0.17 \mu\text{m}$ de grosor, sexina de 0.53 μm de espesor y nexina de 0.37 μm . Tectum microrreticulado. Colpos de $4.30 \pm 0.80 \times 1.27 \pm 0.34 \mu\text{m}$ con margen. Endoaperturas lalongadas de $4.85 \pm 0.98 \mu\text{m}$ de largo $\times 1.32 \pm 0.43 \mu\text{m}$ de ancho. Granos de tamaño pequeño según el índice de área polar= 0.24.

Neomillspaughia hondurensis J.J. Ortíz & Arnelas, Phytotaxa 144(2): 57–60, f. 1C–D. 2013. (Láminas I, II y III B)

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 μm de espesor y nexina de 0.39 μm . 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, Bull. Torrey Bot. Club 48(3): 85. 1921. (Láminas I, II y III: C).

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 μm de espesor y nexina de 0.36 μm . 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.

Podopterus Pl. Aequinoc. 2: 89. 1809[1812].

Granos radiosimétricos isopolares, subprolatos 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 μm de grosor. Endoaperturas lalongadas o circulares; colpos con margen o vestíbulo. Índice de área polar pequeña a mediana.

Podopterus cordifolius Rose & Standl. Proc. Biol. Soc. Washington 33: 66. 1920. (Láminas I, II y III D)

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 μm de espesor y nexina de 0.46 μm . 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, Bull. Torrey Bot. Club 48(3): 87. 1921. (Láminas I, II y III E).

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 μm de espesor y nexina de 0.50 μm . 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. Pl. Aequinoc. 2: 89–91, t. 107. 1809[1812]. (Láminas I, II y III F).

Granos tricolporados o tetracolporados, 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 μm de espesor y nexina de 0.48 μm . Tectum microrreticulado. Colpos de $5.55 \pm 0.64 \mu\text{m} \times 2.49 \pm 0.94 \mu\text{m}$ con margen. Endoaperturas circulares de $5.61 \pm 0.81 \mu\text{m}$ de diámetro. Granos de tamaño mediano según el índice de área polar= 0.27.



Lámina I: Microfotografías de granos de polen de *Neomillspaughia* y *Podopterus* en vista ecuatorial y polar tomadas con microscopio óptico a 1000 aumentos. A. *Neomillspaughia emarginata*; B. *N. hondurensis*; C. *N. paniculata*; D. *Podopterus cordifolius*; E. *P. guatemalensis*; F *P. mexicanus* con granos tri-tetracolporados.

Cuadro 1. Cuadro resumen con los caracteres palinológicos evaluados en las especies estudiadas. EP= Eje Polar; EE.= Eje Ecuatorial; RP/E= Relación Ejes Polar y Ecuatorial; Forma, I= Subprolato, II= Prolato, III= Prolato esferoidal.; IAP= Índice de Área Polar; GE= Grosor de la Exina; OE= Ornamentación de la exina, I= Microreticulado, II= Reticulado; LC= Longitud del colpo; AC= Ancho del colpo; NA= Número de apertura; CA= Característica de la Apertura, I= Sin vestíbulo, II= Con vestíbulo; LE= Longitud de la Endoapertura; AE= Ancho de Endoapertura; TE= Tipo de Endoapertura I= Lalongadas, II = Circulares; Todas las mediciones son en micrómetros = μm

Caracteres/ Especies	EP	EE	R P/E	Forma	IAP	GE	OE	LC	AC	NA	CA	LE	AE	TE
<i>N. emarginata</i>	12.97±0.85	9.76±1.49	1.36	II	0.24	0.90±0.17	I	4.30±0.80	1.27±0.34	3	I	4.85±0.98	1.32±0.43	I
<i>N. hondurensis</i>	15.34±1.45	11.76±1.64	1.32	I	0.19	0.90±0.15	I	5.62±1.92	1.20±0.27	3	II	7.60±2.47	1.59±0.34	I
<i>N. paniculata</i>	9.81±2.87	7.41±2.25	1.34	II	0.21	0.84±0.20	I	3.45±0.66	1.12±0.21	3	I	5.26±1.57	1.25±0.24	I
<i>P. cordifolius</i>	12.34±1.11	11.15±1.16	1.11	III	0.22	1.19±0.22	II	4.79±0.92	1.52±0.44	3	I	6.61±0.93	1.18±0.43	I
<i>P. guatemalensis</i>	15.97±1.29	12.30±0.58	1.3	I	0.24	1.08±0.01	I	6.12±1.43	2.37±0.51	3	II	7.54±1.83	1.69±0.19	I
<i>P. mexicanus</i>	17.13±1.23	13.82±1.62	1.25	I	0.27	1.12±0.17	I	5.55±0.64	2.49±0.94	3-4	I	5.61±0.81	5.61±0.81	II

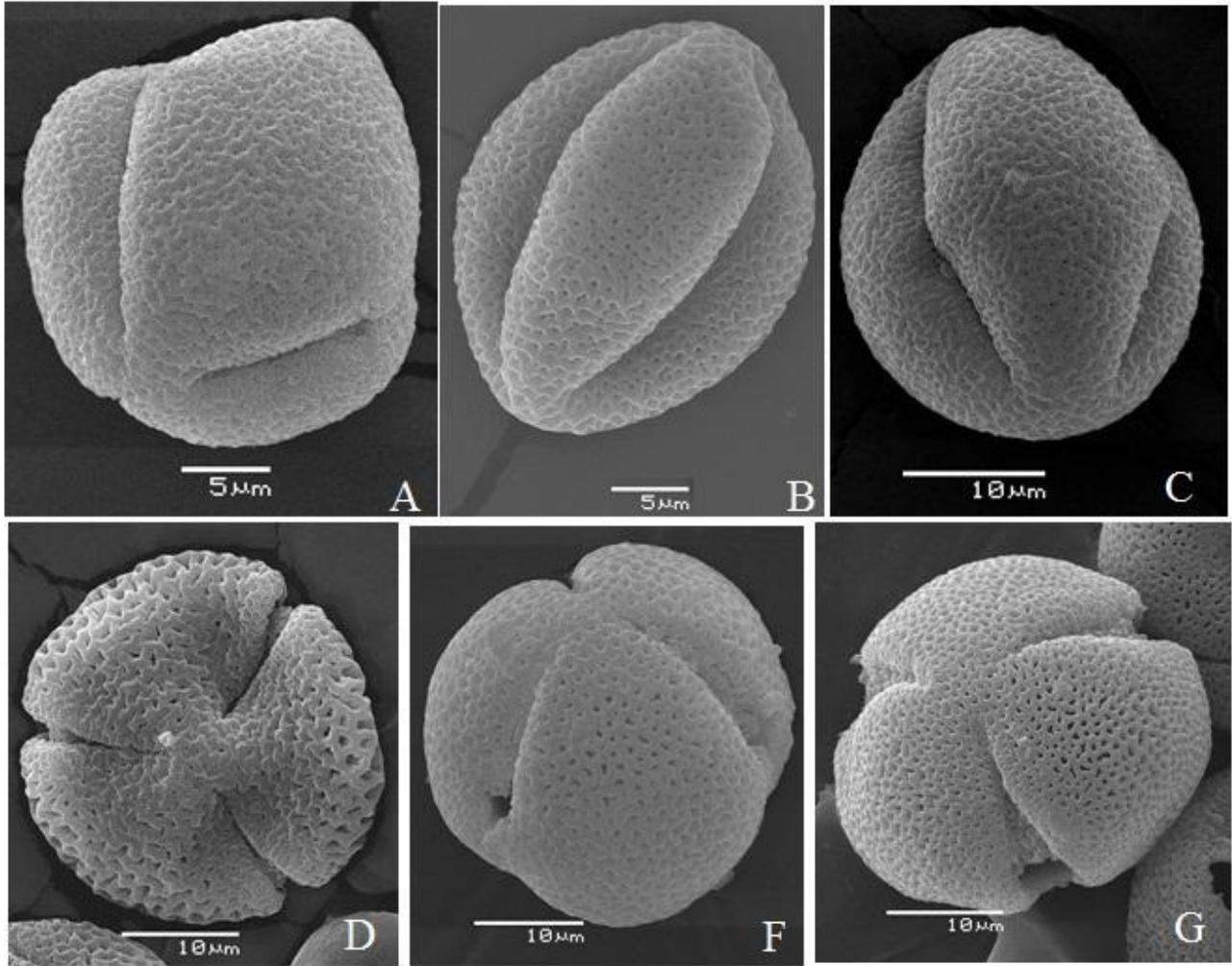


Lámina II. Vistas polar y ecuatorial de los granos de polen de *Neomillspaughia* y *Podopterus* tomadas con el MEB. A. *Neomillspaughia emarginata* en vista subecuatorial; B. *N. hondurensis* (ecuatorial); C. *N. paniculata* (subecuatorial); D. *Podopterus cordifolius* vista polar; F. *P. guatemalensis* (subpolar); G. *P. mexicanus* (polar).

DISCUSIÓN

En este trabajo se exploran los patrones generales de la morfología polínica de *Neomillspaughia* y *Podopterus* así como también se registra su variación interespecífica con el propósito de reconocer su utilidad taxonómica. Como resultado de las observaciones los caracteres tales como la forma, número de aberturas, ornamentación y tipo de endoapertura 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 presenta en *Neomillspaughia hondurensis*,

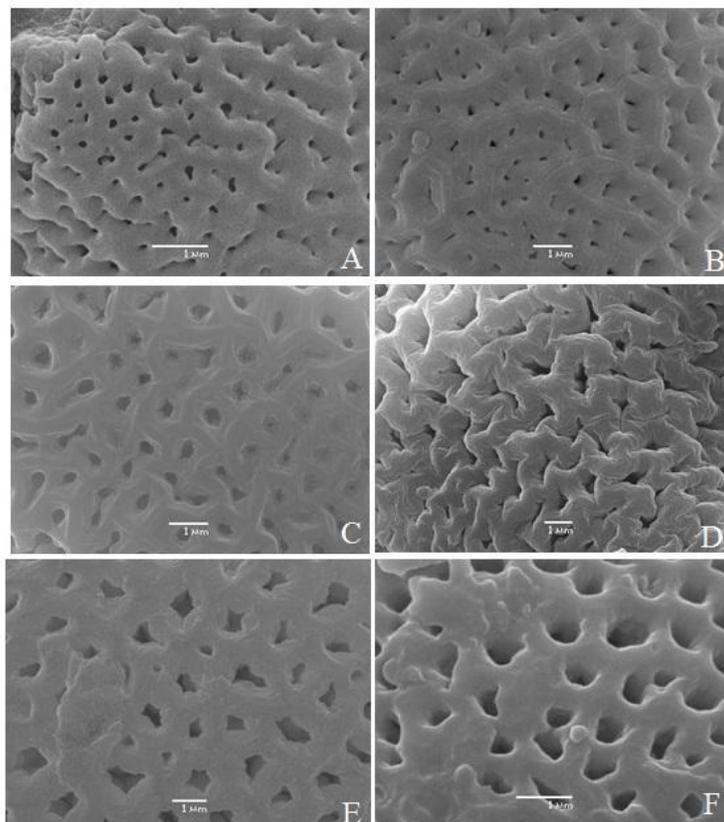


Lámina III. Microfotografías de la superficie de la ectexina de *Neomillspaughia* y *Podopteris* tomadas con el MEB. A. *Neomillspaughia emarginata* B. *N. hondurensis*; C. *N. paniculata*; D. *Podopteris cordifolius*; E. *P. guatemalensis*; F. *P. mexicanus*.

Podopteris guatemalensis y *P. mexicanus*, mientras que el segundo tipo lo exhibe *N. emarginata* y *N. paniculata* y en tercer tipo *P. cordifolius*. Las discrepancias en el tamaño y forma del grano de polen 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 subprolato y discrepa de 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 en nuestro estudio fueron de $P=17.13$ y $E=13.82$.

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 Skvrta (1977), Sánchez-Dzib *et al.* (2009) y Alfaro-Bates *et al.* (2010) en *Neomillspaughia emarginata*.

En cuanto al número de aperturas, el grano de polen en esta tribu es tricolporado (rara vez 4-colporado) y coincide con el tipo básico de polen en la familia Polygonaceae (Nowicke y

Skvrla, 1977; Wodehouse, 1931). El número de aperturas también es importante en la separación de *P. mexicanus* de las otras especies de la tribu ya que esta especie puede presentar granos tri y tetracolporados en proporciones variables. Alfaro-Bates *et al.* (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 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 (Albert *et al.*, 2018; Reeder *et al.*, 2016; Yurtseva *et al.*, 2014). Por ejemplo, en *Rumex acetosella* 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 género *Polygonum* y se ha asociado al nivel ploidal (Yurtseva *et al.*, 2014). *Podopterus mexicanus* es también la única especie que presenta endoaperturas de tipo lolongado dentro de la tribu. En relación con la presencia de vestíbulo en las aperturas solo *Podopterus guatemalensis* y *Neomillspaughia hondurensis* lo poseen sin haberse observado en las otras cuatro especies.

La ornamentación es un carácter de suma importancia para reconocer a los géneros e incluso algunas especies (Hong *et al.*, 2005; Wang y Dobritsa, 2018). 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 Skvrla (1977) y Brandbyge (1990a).

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 además 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 Polygonaceae (Burke *et al.*, 2010). Si bien los estudios filogenéticos moleculares de la subfamilia Eriogonoideae (Burke *et al.*, 2010; Koenemann y Burke, 2020) en los que se incluye a *P. mexicanus* y *P. cordifolius* considera a este género monofilético resultan contrastantes con la información palinológica aquí presentada. En este contexto valdría la pena considerar mayor número de muestras en ambos estudios e incluir *P. guatemalensis* para corroborar la monofilia del género y para explicar las relaciones infragenéricas.

CONCLUSIONES

La caracterización palinológica de las especies de *Neomillspaughia* y *Podopterus* ha permitido explorar la utilidad taxonómica en el contexto de la subfamilia Eriogonoideae corroborando que el número de aperturas y los patrones de ornamentación de la exina son similares a los encontrados en otros géneros. La variación en la forma, número y tipo de aperturas, así como también en la ornamentación de la exina de los granos de polen en las seis especies estudiadas son críticas para su identificación por lo que pueden ser útiles en estudios de otra índole como los melisopalínológicos. *Neomillspaughia emarginata* y *Podopterus mexicanus* especies de importancia de apícola y marcadores geográficos que contribuyen de manera importante en la producción de miel en la península de Yucatán (México).

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. A los curadores de los herbarios MEXU, MO y UADY por las facilidades otorgadas en la toma de muestras de flores.

LITERATURA CITADA

- Albert, B., Ressayre, A., Dillmann, C., Carlson, A. L., Swanson, R. J., Gouyon, P.-H., & Dobritsa, A. A. (2018). Effect of aperture number on pollen germination, survival and reproductive success in *Arabidopsis thaliana*. *Annals of Botany*, 121(4), 733–740. <https://doi.org/10.1093/aob/mcx206>
- Alfaro-Bates, R. G., González Acereto, J. Á., Ortiz Díaz, J. J., Viera Castro, F. A., Burgos Pérez, A. I., Martínez Hernández, E., & Ramírez Arriaga, E. (2010). *Caracterización palinológica de las mieles de la Península de 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.
- Blake, S. F. (1921). *Neomillspaughia*, a new genus of Polygonaceae, with remarks on related genera. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 48(3), 77–88. <https://doi.org/10.2307/2480362>
- Brandbyge, J. (1990a). The diversity of micromorphological features in the genus *Coccoloba* (Polygonaceae). *Nordic Journal of Botany*, 10, 25–44. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1990.tb01749.x>
- Brandbyge, J. (1990b). The genus *Leptogonum* (Polygonaceae). *Nordic Journal of Botany*, 10(5), 487–492. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1990.tb02092.x>
- Brandbyge, J. (1993). Polygonaceae. In K. Kubitzki, J. G. Rohwer, & V. Bittrich (Eds.), *Flowering Plants · Dicotyledons. The families and genera of vascular plants* (Vol. 2, pp. 531–544). Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5_63
- Brandbyge, J., & Øllgaard, B. (1984). Inflorescence structure and generic delimitation of *Triplaris* and *Ruprechtia* (Polygonaceae). *Nordic Journal of Botany*, 4(6), 765–769. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1984.tb02007.x>
- Burger, W. C. (1983). Polygonaceae. In W. Burger (Ed.), *Flora Costaricensis. Fieldiana Botany* 13 (pp. 99–138). Field Museum of Natural History. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.2593>
- Burke, J. M., & Sanchez, A. (2011). Revised subfamily classification for Polygonaceae, with a tribal classification for Eriogonoideae. *Brittonia*, 63(4), 510–520. <https://doi.org/https://doi.org/10.1007/s12228-011-9197-x>
- Burke, J. M., Sanchez, A., Kron, K., & Luckow, M. (2010). Placing the woody tropical genera of Polygonaceae: A hypothesis of character evolution and phylogeny. *American Journal of Botany*, 97(8), 1377–1390. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000022>
- den Nijs, J., Hooghiemstra, H., & 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. (1952). *Pollen morphology and plant taxonomy: angiosperms (an introduction to Palynology)*. Vol. I (B. Archive, Ed.). Almqvist & Wiksell.
- García, L., Rivero, M., & Droppelmann, F. (2015). Descripción morfológica y viabilidad del polen de *Nothofagus nervosa* (Nothofagaceae). *Bosque*, 36(3), 487–496. <https://doi.org/10.4067/S0717-92002015000300015>
- Hernández-Ledesma, P., Berendsohn, W. G., Borsch, T., Mering, S. von, Akhani, H., Arias, S., Castañeda-Noa, I., Egli, U., Eriksson, R., Flores-Olvera, H., Fuentes-Bazán, S., Kadereit, G., Klak, C., Korotkova, N., Nyffeler, R., Ocampo, G., Ochoterena, H., Oxelman, B., Rabeler, R. K., ... Uotila, P. (2015). A taxonomic backbone for the global synthesis of species diversity in the angiosperm order Caryophyllales. *Willdenowia*, 45(3), 281–383. <https://doi.org/10.3372/wi.45.45301>

Recibido:
19/julio/2021

Aceptado:
14/enero/2022

- Hong, S. P., Oh, I. C., & Ronse De Craene, L. P. (2005). Pollen morphology of the genera *Polygonum* s. str. and *Polygonella* (Polygoneae: Polygonaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 254, 13–30. <https://doi.org/10.1007/s00606-005-0334-4>
- Koenemann, D. M., & Burke, J. M. (2020). A molecular phylogeny for the genus *Coccoloba* (Polygonaceae) with an assessment of biogeographic patterns. *Systematic Botany*, 45(3), 567–575. <https://doi.org/10.1600/036364420X15935294613536>
- Mondal, M. (1997). Pollen morphology and systematic relationship of the family Polygonaceae. *Botanical Survey of India*.
- Nowicke, J. W., & Skvrla, J. J. (1977). Pollen morphology and the relationship of the and Primulaceae to the order Centrospermae. *Smithsonian Contribution to Botany*, 37, 1–64.
- Ortíz-Díaz, J. (1994). *Polygonaceae. Etnoflora yucatanense. Fascículo 10.* (UADY, Ed.). Universidad Autónoma de Yucatán.
- Ortiz-Díaz, J. J., Arnelas, I., Tun, J., & Flores, J. S. (2013). *Neomillspaughia hondurensis* (Polygonaceae), a new species from Central America. *Phytotaxa*, 144(2), 56–60. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.144.2.3>
- Oswald, W. W., Doughty, E. D., Ne'eman, G., Ne'eman, R., & Ellison, A. M. (2011). Pollen morphology and its relationship to taxonomy of the genus *Sarracenia* (Sarraceniaceae). *Rhodora*, 113(955), 235–251. <https://doi.org/10.3119/0035-4902-113.955.235>
- Punt, W., Hoen, P. P., Blackmore, S., Nilsson, S., & le Thomas, A. (2007). Glossary of pollen and spore terminology. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 143(1–2). <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2006.06.008>
- Reeder, S. H., Lee, B. H., Fox, R., & Dobritsa, A. A. (2016). A ploidy-sensitive mechanism regulates aperture formation on the *Arabidopsis* pollen surface and guides localization of the aperture factor INP1. *PLOS Genetics*, 12(5), e1006060. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1006060>
- Russell, A. (2003). *Phylogenetic analysis and morphological study of the subfamily Eriogonoideae (Polygonaceae) with emphasis on the genus Chorizanthe.*
- Sáenz Laín, C. (2004). Glosario de términos palinológicos. *Lazaroa*, 25, 93–112.
- Sánchez-Dzib, Y., Sosa-Nájera, S., & 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. <https://doi.org/https://doi.org/10.17129/botsoci.2296>
- Sawyer, R. (1988). *Honey identification.* Cardiff Academic Press.
- Schneider, C., Rasband, W., & Eliceiri, K. (2012). NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods*, 9(7), 671–675. <https://doi.org/https://doi.org/10.1038/nmeth.2089>
- Standley, P. C., & Steyermark, J. A. (1946). Flora of Guatemala - Part IV. *Fieldiana Botany*, 24(4), 104–137. <https://www.biodiversitylibrary.org/item/19662#page/11/mode/1up>
- Wang, R., & Dobritsa, A. A. (2018). Exine and aperture patterns on the pollen surface: their formation and roles in plant reproduction. *Annual Plant Reviews*, 1(2), 1–40. <https://doi.org/10.1002/9781119312994.apr0625>
- Wodehouse, R. P. (1931). Pollen grains in the identification and classification of plants. VI. Polygonaceae. *American Journal of Botany*, 18(9), 749–764. <https://doi.org/https://doi.org/10.2307/2435790>
- Yasmin, G., Khan, M. A., Shaheen, N., & Khan, U. J. (2015). Palynological studies of *Aconogonon* (Polygonaceae) from Pakistan. *Sarhad Journal of Agriculture*, 31(1), 16–21.
- Yasmin, G., Khan, M., Shaheen, N., Hayat, M. Q., Ahmed, M., & Zafar, M. (2009). Taxonomic utility of palynological characters in the genus *Fallopia* Adan, Family Polygonaceae from Pakistan. *International Journal of Agriculture and Biology*, 11, 798–800.
- Yurtseva, O., Severova, E., & Bovina, I. (2014). Pollen morphology and taxonomy of *Atraphaxis* (Polygoneae, Polygonaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 300(4), 749–766. <https://doi.org/10.1007/s00606-013-0917-4>

APÉNDICE

Material examinado de *Neomillspaughia* y *Podopterus* y su respectivo número de catálogo dentro de la colección palinológica de la Universidad Autónoma de Yucatán (UADY-PAL).

Neomillspaughia emarginata. México. Campeche, 4 km del camino a Uayamon, 20 Sep 1983, *J. J. Ortiz* 371 (MO5687094) (UADY-PAL 426); Quintana Roo, 3.5 km SW of Tihosuco, 4 Ago 1972, *G. L. Webster* y *S. P. Lynch* 17684 (MO2706804) (UADY-PAL 427); Quintana Roo, 8 km al Sureste de Cobá, 12 Ago 1980, *O. Téllez* 3208 (MO5703356) (UADY PAL 428); Yucatán, Yaxcabá, Tixcacaltuyub 8 km al norte, 26 Jun 1980, *C. Vargas* 59 (MO5703363) (UADY PAL 425). *Neomillspaughia hondurensis*. Honduras. El Paraíso, Morocelí, Quebrada Guisire aprox. 6 km de Morocelí, 8 Jun 2003, *J. Linares* 6580 (MEXU1164362) (UADY PAL 429), 6595 (MEXU1164363) (UADY PAL 430); Francisco Morazán, along road to Olancho, c. 2 mi NE of Tegucigalpa, 6 Jul 1962, *G. L. Webster et al.* 12062 (MO1982180) (UADY PAL 432); Guatemala. Zacapa, between km 40 and 45 on road to Chile, 21 Oct 1994, *J. J. Castillo* 2283 (MO5707835) (UADY PAL 431). *Neomillspaughia paniculata*. Honduras, Olancho, Juticalpa, llanura de Juticalpa, a 5 km de la misma, 21 Oct 1979, *D. B. Pereira* 96 (MO3604251) (UADY PAL 435); Comayagua, Villa Chicuas, near Villa Chicuás, 11 Sep 1974, *D. L. Harlett* 2017 (MO2238414) (UADY PAL 434); Nicaragua. Estelí, San Juan Limay, Los Encuentros, 1 Sep 1980, *P. P. Moreno* 1939 (MO5707985) (UADY PAL 433). *Podopterus cordifolius*. México. Guerrero, Acapulco, 18 Feb 1941, *I. Raugman* 3342 (MEXU1317369) (UADY PAL 437); México. Jalisco, La Huerta, Chamela, Arroyo Careyes, 07 Jul 1991, *M. A. Ayala* 91-252 (MEXU593221) (UADY PAL 436); *Podopterus guatemalensis*. Nicaragua. Boaco, Santa Cruz, 1 km E of Santa Cruz, W of Teustepe, 7 Jun 1984, *W. D. Stevens* 22919 (MO5707957) (UADY PAL 438). *Podopterus mexicanus*. México. Yucatán, Ticul, North slopes of hills south of Ticul, 22 Feb 1982, *D. A. White* y *R. Mott* 104 (BM000827824) (UADY PAL 440); México. Yucatán, *E. Cabrera* 10177 (UADY021951) (UADY PAL 439).