



BENEMÉRITA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE PUEBLA

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

Diversidad polínica de la comunidad vegetal de Tepactipan, Municipio
de Hueytamalco, Puebla

Tesis que para obtener el título de
LICENCIADA EN BIOLOGÍA

PRESENTA:
LILIANA FERNÁNDEZ RAMOS

DIRECTORA: DRA. DULCE MARÍA FIGUEROA CASTRO
CODIRECTORA: M. EN BIÓL. SANDRA ARACELY AGUILAR GARCÍA

OCTUBRE 2021



DEDICATORIA

A mi papá, mi mamá y mi hermano

Los amo tantísimo

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a mi familia, siempre incondicional, siempre apoyándome y siempre a mi lado, los amo tantísimo, gracias por todo el cariño y amor que me han brindado, por los cuidados, por escucharme y por quererme durante todos estos años.

También quiero agradecer a la Dra. Dulce María Figueroa Castro, gracias por la paciencia que me mostró, por las enseñanzas, consejos y atenciones, puedo decir que aprendí mucho durante mi estancia en el laboratorio, no solo del ámbito escolar, sino que también en el ámbito personal. Gracias por aceptarme en su laboratorio y como su alumna, es algo invaluable.

Agradezco a los miembros de mi comisión revisora: Dra. Rosa Emilia Pérez Pérez y M. en C. Carlos Castañeda Posadas, por sus buenas y acertadas observaciones y recomendaciones para mejorar este trabajo, y también por su valioso tiempo y amable atención.

De igual forma quisiera agradecer a mis compañeras del Laboratorio de Interacciones Ecológicas, con las cuales pasé muy buenos momentos, aprendí mucho de todas ustedes y agradezco la amistad que me brindaron, el apoyo y las enseñanzas. Especialmente, quisiera agradecer a la M. en Biól. Sandra Aracely Aguilar García, quien fue quien me acercó al maravilloso mundo del polen del que ahora soy fan, gracias por enseñarme y por aconsejarme.

Finalmente, pero no menos importante, quiero agradecer a mis amigos de la facultad, con los que he pasado tantos momentos divertidos, llenos de risas. No pudimos despedirnos como se debería en el que sería nuestro último día de clases, pero tal vez fue lo mejor, así puedo recordarlos, mejor dicho, recordarnos, alegres, sin preocupaciones, abrazándonos y diciéndonos que nos veíamos el martes, deseándonos un buen puente. Agustín, Xally, Erika y Bris, los quiero mucho, y llevaré los recuerdos de nuestras aventuras en mi corazón.

ÍNDICE

Resumen	1
1. Introducción	2
2. Antecedentes	
2.1. El polen y su importancia	4
2.2. Morfología polínica	5
2.3. Morfología polínica, ecología y evolución	18
3. Justificación	23
4. Hipótesis	24
5. Objetivos	25
6. Material y Métodos	
6.1. Sitio de estudio	26
6.2. Morfología polínica de la comunidad vegetal estudiada	28
7. Resultados y Discusión	
7.1. Descripciones morfológicas de los granos de polen	32
7.2. Morfología polínica, ecología y evolución	79
8. Conclusiones	91
9. Literatura citada	92

RESUMEN

La descripción morfológica del polen permite obtener información diversa de las especies vegetales. Por ejemplo, se pueden identificar especies, resolver problemas filogenéticos, o bien, establecer relaciones entre caracteres morfológicos y aspectos ambientales. Además, a través del conocimiento de la morfología polínica se pueden llevar a cabo estudios climatológicos actuales y paleontológicos, estudios sobre las interacciones de polinización de un sitio dado y la realización proyectos de conservación, entre otros. A pesar de su importancia, hoy en día aún existe un gran número de especies vegetales para las que no se cuenta con descripciones palinológicas. En el presente estudio se describe la morfología polínica de 48 especies, pertenecientes a 24 familias vegetales de la localidad de Tepactipan, en el municipio de Hueytamalco, en el Estado de Puebla.

Se tomaron botones florales de las especies colectadas por Cárdenas-Avendaño (2019), de los cuales se extrajeron y se abrieron las anteras para liberar el polen, mismo que fue acetolizado para su limpieza. Posteriormente, los granos de polen fueron fijados en preparaciones permanentes. Las descripciones polínicas se llevaron a cabo a partir de la observación de 15 granos de polen de cada morfoespecie vegetal bajo microscopía de luz. De cada especie se describió la unidad de dispersión, el tamaño, la forma, el grosor de la exina, el tipo de relieve y de elementos esculturales de la ornamentación, así como el tipo y número de aperturas.

Los caracteres dominantes en los granos de polen de la comunidad estudiada fueron la mónada como unidad de dispersión, el tamaño pequeño, la forma esferoidal, la ornamentación reticulada y sin elementos esculturales, y presencia de tres aperturas de tipo colporado, colpo o poro. Se describió por primera vez la morfología polínica de las especies *Adhatoda cydoniifolia* (Acanthaceae) e *Hydrocotyle leucocephala* (Apiaceae), así como de los géneros *Rhodophiala* (Amaryllidaceae), *Helenium* y *Simsia* (Asteraceae). A pesar de que los caracteres del polen se describen como constantes, algunos de ellos pueden variar de acuerdo con la temperatura y humedad ambiental, la disponibilidad de recursos, e incluso las metodologías empleadas para la colecta, preparación, fijación y observación de las muestras.

1. INTRODUCCIÓN

El polen es un elemento fundamental para la reproducción de las plantas, ya que constituye la fase gametofítica masculina en su ciclo de vida (Glimn-Lacy y Kaufman, 2006) y contiene a los gametos masculinos necesarios para que se lleve a cabo la fecundación (Rand, 2001). Se considera que la morfología de los granos de polen es poco variable, única para cada especie vegetal (Hebda y Chinnappa, 1994; Glimn-Lacy y Kaufman, 2006; Maia-Silva *et al.*, 2020) y altamente consistente dentro de cada taxón (Fægri, 1956; Walker y Doyle, 1975; Hebda y Chinnappa, 1994; Glimn-Lacy y Kaufman, 2006; Blackmore, 2007; Shubharani *et al.*, 2013; Song *et al.*, 2019; Da Silva *et al.*, 2020; Mander *et al.*, 2020), por lo que tiene un valor taxonómico importante (Song *et al.*, 2019).

Las características morfológicas distinguibles en los granos de polen permiten obtener información sobre diversos aspectos ecológicos y evolutivos de las especies vegetales a las que pertenecen. Se ha descrito que a través del conocimiento de la morfología de los granos de polen se pueden hacer inferencias sobre el sistema de polinización (Pope, 1925; Müller, 1979; Kress, 1981; Osborn *et al.*, 1991; Johnson y Edwards, 2000; Banks y Rudall, 2016; Williams y Mazer, 2016; Albert *et al.*, 2018; Radaeski *et al.*, 2020; Yang *et al.*, 2020), el grupo taxonómico (Wodehouse, 1936; Bolick, 1978; Müller 1979; Ackerman y Williams, 1981; Zhang *et al.*, 2017; Yang *et al.*, 2020), la disponibilidad de recursos (Bell, 1959; Lau y Stephenson, 1994; Aizen y Raffaele, 1998; Lehtilä y Straus, 1999; Johnson y Edwards, 2000; Furness, 2007), el tipo de polinización (Lee, 1978; Müller, 1979; Osborn *et al.*, 1991; Furness, 2007; Banks y Rudall, 2016; Williams y Mazer, 2016; Yang *et al.*, 2020), las dimensiones de otros caracteres florales, como el tamaño del estilo (Lee, 1978; Müller, 1979; Harder, 1998; Torres, 2000; Kriebel *et al.*, 2017), la temperatura y humedad ambiental (Wodehouse, 1936; Drugg 1962; Bolick, 1978; Payne, 1981; Dajoz *et al.*, 1991, 1993; Cooper *et al.*, 2000; Furness, 2007; Ejsmond *et al.*, 2011; Banks y Rudall, 2016; Matamoro-Vidal *et al.*, 2016; Albert *et al.*, 2018; Wang y Dobritsa, 2018), así como la velocidad de germinación de los granos de polen (Lee, 1978; Müller, 1979; Dajoz *et al.*, 1991, 1993; Albert *et al.*, 2018).

Dada la gran cantidad de información que se puede inferir a partir de la morfología de los granos de polen, su conocimiento se puede emplear en diversos ámbitos. Por ejemplo, se pueden hacer estudios climatológicos, tanto actuales (Payne, 1981; Cooper *et al.*, 2000; Furness, 2007; Ejsmond *et al.*, 2011; Matamoro-Vidal *et al.*, 2016; Kriebel *et al.*, 2017; Yang *et al.*, 2020) como de los climas del pasado (Erdtman, 1943; Boyd y Hall, 1998; Da Silva *et al.*, 2020). Además, el conocimiento de la morfología polínica permite realizar estudios sobre los grupos vegetales preferidos y ruta de alimentación de los polinizadores, sobre la contribución relativa de distintos grupos de polinizadores al éxito reproductivo de las plantas (Da Silva *et al.*, 2014, 2020; Bittar *et al.*, 2020; Radaeski *et al.*, 2020), proyectos de restauración de la vegetación (Da Silva *et al.*, 2014, 2020; Radaeski *et al.*, 2020), e incluso, estudios médicos sobre alergias causadas por el polen (Bermejo, 2011); así como estudios para determinar lugares donde se han cometido crímenes (Boyd y Hall, 1998; Da Silva *et al.*, 2020). por mencionar algunos. Sin embargo, para llevar a cabo cualquiera de estos estudios es necesario contar con catálogos polínicos de la zona de estudio (Blackmore, 2007; Da Silva *et al.*, 2014; Laurence y Bryant, 2019; Maia-Silva *et al.*, 2020).

En la localidad de Tepactipan, Municipio de Hueytamalco, al Norte del Estado de Puebla el cultivo de bambú, café, cítricos, y hortalizas de traspatio constituyen la principal actividad económica (GEP, 2008; Evangelista *et al.*, 2010; De Luna, 2014). Más recientemente se han integrado a las actividades económicas el cultivo de abejas meliponas y la producción de miel (CONABIO, 2011; S. A. Aguilar-García, com. pers.). Sin embargo, existe un desconocimiento polínico en la región. En el presente estudio se describe la morfología polínica de 48 especies, elegidas al azar; pertenecientes a 24 familias vegetales, colectadas e identificadas previamente por Cárdenas-Avendaño (2019); y se hacen inferencias sobre la morfología del polen y sus relaciones ecológicas sobre la comunidad vegetal estudiada, así como la corroboración de tendencias evolutivas.

2. ANTECEDENTES

2.1. El polen y su importancia

El ciclo de vida de las plantas se caracteriza por presentar una alternancia de generaciones con diferente carga genética (Rand, 2001). De esta forma se puede distinguir una generación haploide (*i.e.* gametofito) y otra diploide (*i.e.* esporofito; Rand, 2001). En el caso de las angiospermas, la fase diploide o esporofítica es la dominante en el ciclo de vida, mientras que la fase gametofítica se encuentra reducida a unas cuantas células (Flores-Vindas, 1994).

El polen representa la generación haploide masculina (*i.e.* gametofito masculino; Glimn-Lacy y Kaufman, 2006). Los granos de polen se forman en los sacos polínicos (*i.e.* microesporangios) que se encuentran en las anteras de los estambres (*i.e.* androceo) de las flores (Bermejo, 2011). Dentro de los microesporangios, los microesporocitos diploides se dividen meióticamente, formando cuatro microesporas haploides que al madurar se convertirán en los granos de polen (Glimn-Lacy y Kaufman, 2006).

Los granos de polen están formados por una o varias células vivas y por envolturas inertes (Bermejo, 2011). A partir de las células vivas se forman los núcleos gaméticos y el tubo polínico. Este último es el encargado de facilitar la fecundación, ya que a través de él se depositarán los gametos masculinos en el saco embrionario, donde podrán fusionarse con el gameto femenino; por su parte, la envoltura inerte, también denominada esporodermis (Bermejo, 2011), se encarga de proteger a las células vivas en su viaje desde la antera hasta el estigma de la flor (*i.e.* polinización; Hesse *et al.*, 2009). La exina, que es la parte más externa de la esporodermis, puede ser lisa o con ornamentaciones (Alfaro *et al.*, 2010; Bermejo, 2011; Evert y Eichhorn, 2012), y puede presentar aperturas a través de las cuales crece el tubo polínico y que también cumplen funciones osmóticas (Hesse *et al.*, 2009; Evert y Eichhorn, 2012).

Una vez que las anteras inician la dehiscencia, los granos de polen formados se encuentran expuestos para ser transportados al estigma, y completar así la polinización (Rand, 2001; Glimn-Lacy y Kaufman, 2006). El transporte de los granos de polen es llevado a cabo por agentes físicos, como el viento, el agua, o la gravedad;

o bien, por agentes bióticos, como insectos, murciélagos, aves o pequeños roedores (Rand, 2001; Glimn-Lacy y Kaufman, 2006; Evert y Eichhorn, 2012). El éxito de la polinización está determinado en gran parte por las adaptaciones que presentan las flores (Rand, 2001). Por ejemplo, el polen de plantas con polinización biótica puede presentar una cubierta pegajosa (*i.e.* pollenkitt o cemento polínico; Laín, 2004; Hesse *et al.*, 2009) que favorece su adhesión al cuerpo de los polinizadores. Del mismo modo, plantas polinizadas por viento, producen grandes cantidades de granos de polen con una cubierta seca (Glimn-Lacy y Kaufman, 2006). Una vez que se completa la polinización, los granos de polen se hidratan y se desarrolla un tubo polínico que crecerá a lo largo del estilo hasta alcanzar el saco embrionario, donde los gametos masculinos serán liberados y podrá llevarse a cabo la fertilización (Rand, 2001).

Además de su importancia para la reproducción de las plantas, los granos de polen representan una fuente de alimento para diversos organismos (Konzmann *et al.*, 2019), principalmente insectos, como abejas, abejorros, escarabajos y algunos lepidópteros (Fægri y van der Pijl, 1979; Glimn-Lacy y Kaufman, 2006; Abrol, 2011; Evert y Eichhorn, 2012). Estos insectos obtienen diversos nutrientes de los granos de polen. Por ejemplo, la pared externa de los granos de polen (*i.e.* esporodermis) está formada por carotenoides, flavonoides, azúcares, proteínas, almidón, lípidos y parafinas. Del mismo modo, la parte interna de la esporodermis está compuesta de celulosa y pectina. En general, la composición de nutrientes en los granos de polen es de 2.5-60% proteínas, 1-20% lípidos, 22% almidón, 20-50% agua y menos de 1% de esteroides (Heslop-Harrison, 1971; Walker y Doyle, 1975; Wiermann y Gubatz, 1992; Hesse *et al.*, 2009; Evert y Eichhorn, 2012).

2.2. Morfología polínica

Las primeras descripciones de los granos de polen, hechas en conjunto con las de otras estructuras vegetales, fueron realizadas en el siglo XVII (Bermejo, 2011). Tras la invención del microscopio, las descripciones de polen se volvieron más detalladas (Hesse *et al.*, 2009; Bermejo, 2011). Pero no fue sino hasta 1935, que los estudios palinológicos empezaron a realizarse formalmente (Boyd y Hall, 1998). La obra de

Wodehouse, titulada "Pollen grains", compila estudios palinológicos con diversos enfoques, entre los que se incluye el taxonómico, el filogenético, el geológico, y el alergológico (Boyd y Hall, 1998; Hesse *et al.*, 2009). Además, en dicha obra también se incluyen algunos métodos para el estudio del polen, al igual que en las obras de Erdtman, y de Fægri e Iversen publicadas a mediados del siglo XX (Boyd y Hall, 1998; Hesse *et al.*, 2009; Bermejo, 2011). La publicación de estos trabajos, junto con el desarrollo del microscopio electrónico de transmisión en 1938 y el de barrido en 1965, marcaron el inicio de la palinología como disciplina científica, ya que dichas técnicas de microscopía permiten conocer la ultraestructura de los granos de polen (Hesse *et al.*, 2009; Bermejo, 2011).

De manera general, la morfología de los granos de polen puede ser descrita a partir de nueve características generales. Estas características son la unidad polínica, la polaridad, la forma, el contorno, la simetría, el tamaño, el grosor de la exina, la ornamentación, el tipo de aperturas (Taylor y Levin 1975; Walker y Doyle, 1975; Hesse *et al.*, 2009; Da Silva *et al.*, 2014, 2020; Song *et al.*, 2019). A continuación, se describe cada una de ellas.

Dentro de la antera, los granos de polen se pueden encontrar de manera independiente uno del otro, o agrupados entre sí. A la forma en que se encuentran dispuestos los granos de polen se le denomina unidad polínica (Walker, 1971). En la mayoría de las angiospermas, la unidad polínica es monada, en decir que los granos de polen se presentan de forma individual (Hesse *et al.*, 2009; Bermejo, 2011). Sin embargo, en ocasiones se pueden presentar en díadas (agrupaciones de dos granos de polen), como en las plantas de la Familia Podostemaceae (Hesse *et al.*, 2009). En otras especies, los granos de polen se presentan en tétradas (agrupaciones de cuatro granos de polen), como en especies de las familias Ericaceae, Onagraceae, Typhaceae o Winteraceae (Hesse *et al.*, 2009). De igual forma, los granos de polen pueden presentarse en poliadas (agrupaciones de más de 4 granos de polen), como en especies del género *Acacia* (Fabaceae) que tiene 16 (Bermejo, 2011). Por último, en especies de las Familias Orchidaceae y Asclepiadaceae las tétradas de granos de polen se mantienen unidas en masas polínicas denominadas polinios (Hesse *et al.*, 2009; Bermejo, 2011).

La polaridad del grano de polen está determinada por su posición cuando se forma la tétrada meiótica (Hesse *et al.*, 2009). El eje polar se extiende desde el polo proximal (*i.e.* centro de la tétrada) hasta el polo distal (*i.e.* lado externo de la tétrada); por lo que el eje ecuatorial corresponde al eje perpendicular a éste (Fig. 1; Laín, 2004; Hesse *et al.*, 2009; Bermejo, 2011). El eje ecuatorial divide al grano de polen en dos mitades, una proximal y una distal, por lo que también se le conoce como diámetro ecuatorial (Laín, 2004). Si los ejes polar y ecuatorial tienen la misma longitud, entonces el grano de polen es isopolar; pero si difieren en longitud, entonces se trata de un grano de polen heteropolar (Fig. 2; Hesse *et al.*, 2009).

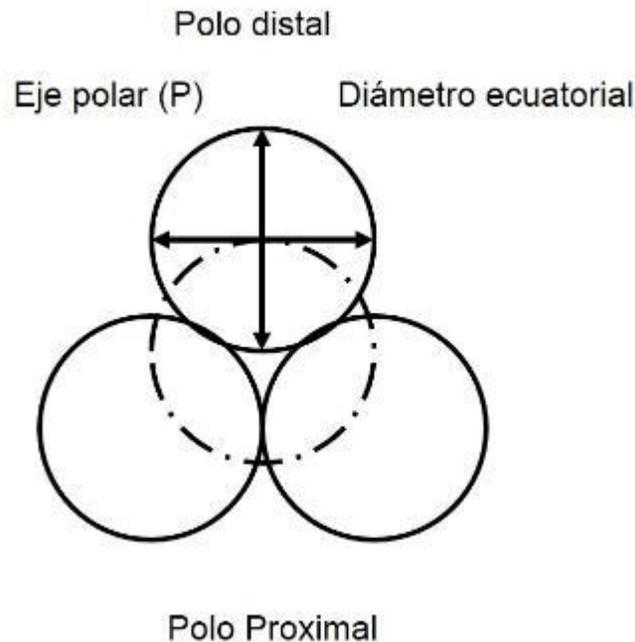


Figura 1. Ubicación de los ejes polar y ecuatorial en los granos de polen (*i.e.* diámetro ecuatorial; tomado de Laín, 2004).

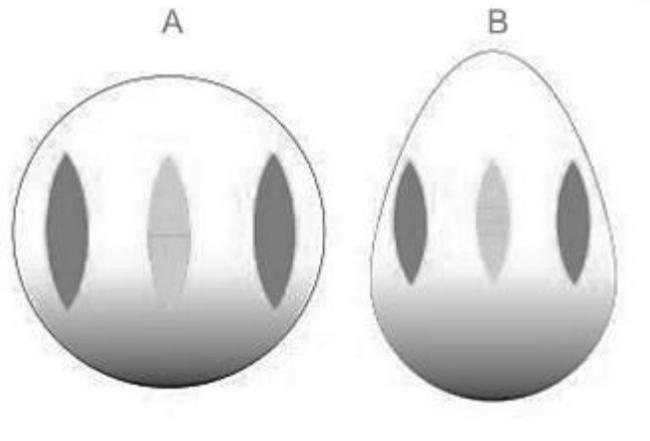


Figura 2. Tipos de polaridad distinguibles en los granos de polen. A) Isopolar; B) heteropolar (tomado de Hesse *et al.*, 2009).

La forma de los granos de polen se determina a través de la relación entre los ejes polar (EP) y ecuatorial (EE) en vista ecuatorial (Erdtman, 1943). A partir de dicha relación se reconocen nueve formas distintas (Tabla 1). Las tres más utilizadas corresponden a los tipos prolado (*i.e.* ovalado, siendo el eje polar más largo que el ecuatorial), oblado (*i.e.* ovalado, siendo el eje ecuatorial más largo que el polar) y esferoidal (*i.e.* redondo, con ejes de la misma longitud; Hesse *et al.*, 2009; Da Silva *et al.*, 2014, 2020). Las seis restantes están definidas por la relación EP:EE, dando lugar a formas intermedias entre las tres principales formas (Tabla 1, Fig. 3; Erdtman, 1943; Hesse *et al.*, 2009, Bermejo, 2011; Da Silva *et al.*, 2014, 2020).

Mientras que la forma del polen está determinada a partir de su vista ecuatorial; su contorno o ámbito se describe a partir de su vista polar (Laín, 2004). Se reconocen los siguientes tipos de contorno: circular, triangular, elíptico, subcircular, subtriangular y cuadrangular (Fig. 4; Punt *et al.*, 2007; Hesse *et al.*, 2009; Da Silva *et al.*, 2020).

Tabla 1. Determinación de la forma de los granos de polen a partir de la relación entre la longitud de los ejes polar (EP) y ecuatorial (EE) (tomado de Erdtman, 1943; Walker y Doyle, 1975; Da Silva *et al.*, 2014).

Forma del grano de polen	Relación EP/EE
Peroblado	<0.50
Oblado	0.51 - 0.75
Suboblado	0.76 – 0.87
Oblado-esferoidal	0.88 – 0.99
Esferoidal	1.00
Prolado-esferoidal	1.01 – 1.14
Subprolado	1.15 – 1.33
Prolado	1.34 – 1.99
Perprolado	>2

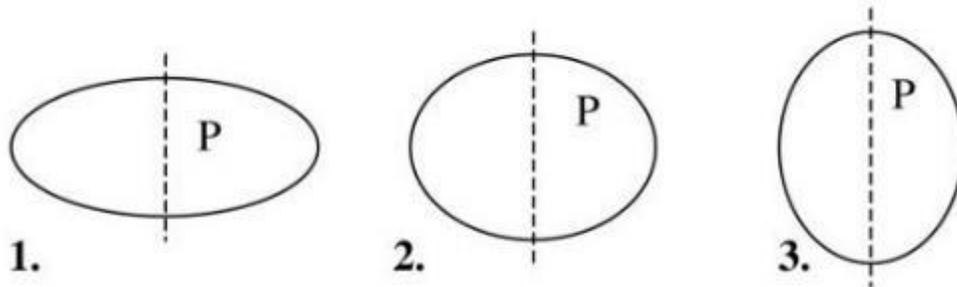


Figura 3. Formas principales de los granos de polen. 1) Oblado, 2) esferoidal, 3) prolado (tomado de Bermejo, 2011).

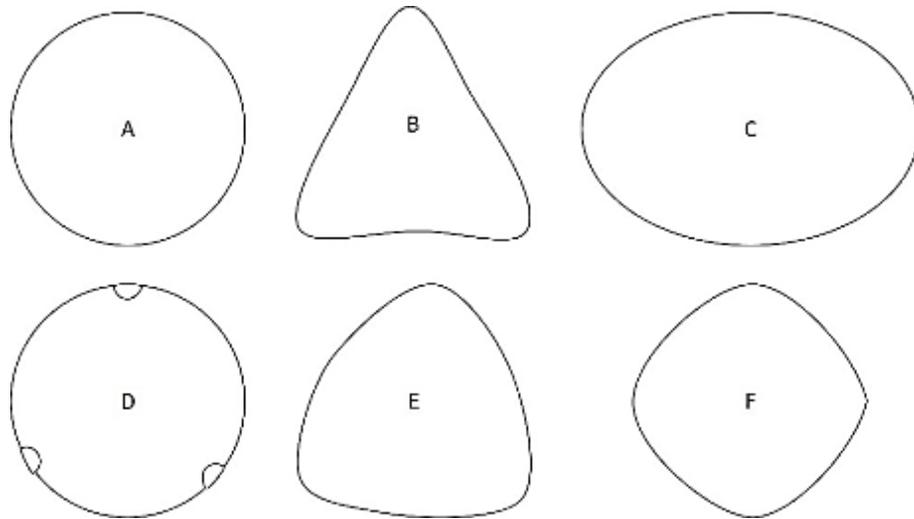


Figura 4. Ámbito de los granos de polen. A) Circular; B) triangular; C) elíptico; D) subcircular; E) subtriangular; y F) cuadrangular.

La simetría es un carácter asociado con la polaridad y la forma de los granos de polen. Si el polen es heteropolar, entonces es asimétrico; mientras que, si es isopolar, su simetría puede ser bilateral (para el caso del polen de tipo oblado y prolado), o radial (para el caso del polen de forma esferoidal; Hesse *et al.*, 2009; Da Silva *et al.*, 2020).

Por su parte, el tamaño de los granos de polen se determina a partir del valor del eje de mayor longitud (Walker y Doyle, 1975; Hesse *et al.*, 2009; Bermejo, 2011; Da Silva *et al.*, 2020). Considerando ese parámetro, se han propuesto dos clasificaciones (Tabla 2). En conjunto dichas clasificaciones reconocen que los granos de polen más pequeños tienen una longitud menor a 10 μm , mientras que los más grandes alcanzan una longitud mayor a 200 μm . Dichas clasificaciones se distinguen por el número de categorías que incluyen; por ejemplo, en la clasificación de Hesse *et al.* (2009) se mencionan cinco categorías, mientras que en las de Walker y Doyle (1975) y Da Silva *et al.* (2020) se mencionan seis. De estas clasificaciones, la más usada es la de Walker y Doyle (1975) y Da Silva *et al.* (2020), ya que incluye a los granos de polen de mayor tamaño, dentro de la categoría de gigantes.

Tabla 2. Clasificación de los granos de polen de acuerdo con su tamaño.

Longitud del eje mayor (μm)	Clasificación del tamaño de los granos de polen	
	Hesse <i>et al.</i> (2009)	Walker y Doyle (1975) Da Silva <i>et al.</i> (2020)
<10	Muy pequeño	Muy pequeño
10 – 25	Pequeño	Pequeño
26 – 50	Mediano	Mediano
51 – 100	Grande	Grande
>100	Muy grande	Muy grande
>200	-----	Gigante

La cubierta más externa de los granos de polen, denominada esporodermis, está compuesta por dos capas, una interna llamada intina, y una externa conocida como exina (Bermejo, 2011). Esta última es muy resistente al estrés ambiental (Hesse *et al.*, 2009), incluyendo la exposición a sustancias químicas y a temperaturas elevadas (Erdtman, 1943; Evert y Eichhorn, 2012). La exina se divide en dos capas; la más externa denominada sexina o ectexina, y la más interna conocida como nexina o endexina (Fig. 5; Erdtman, 1943; Fægri, 1956; Hesse *et al.*, 2009; Bermejo, 2011; Evert y Eichhorn, 2012)

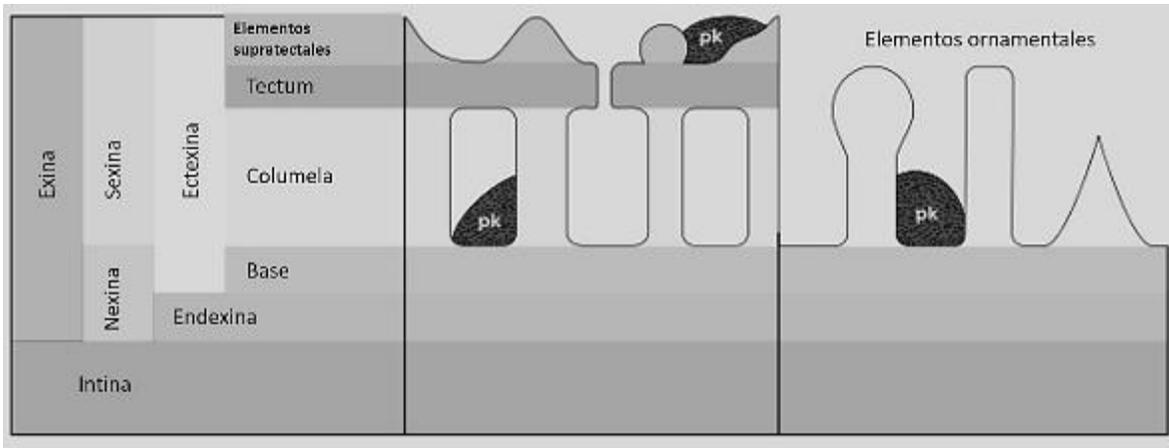


Figura 5. Estructura de la esporodermis del polen. Se distinguen dos capas, la intina y la exina. Esta última a su vez dividida en dos capas: sexina o ectexina y nexina o endexina. En la exina se pueden observar los elementos esculturales del grano de polen (imagen tomada de Hesse *et al.*, 2009).

En la sexina se pueden encontrar elementos esculturales, es decir, proyecciones externas de la sexina (Laín, 2004). Los elementos esculturales se pueden encontrar inmediatamente por encima de la nexina, en cuyo caso se les denomina elementos ornamentales, o pueden estar dispuestos sobre el tectum (parte de la sexina que forma un techo encima de los elementos infrategmiales, que pueden ser columelas o gránulos; Laín, 2004; Punt *et al.*, 2007), en cuyo caso se les denomina elementos suprategmiales (Fig. 5; Laín, 2004; Punt *et al.*, 2007; Bermejo, 2011). Cuando los granos de polen carecen de tectum se les conoce como intectados, pero si esta capa se presenta de manera parcial se les conoce como semitectados (Walker y Doyle, 1975; Laín, 2004; Hesse *et al.*, 2009; Bermejo, 2011).

El tipo de ornamentación hace referencia a la organización de los elementos ornamentales y suprategmiales y al relieve de la superficie de la pared de los granos de polen (Laín, 2004; Punt *et al.*, 2007; Hesse *et al.*, 2009). Se pueden distinguir diversos tipos de elementos esculturales, entre los que se encuentran las espínulas (*i.e.* ornamentación microequinada), las espinas (*i.e.* ornamentación equinada), los

báculos (*i.e.* ornamentación baculada), las verrugas (*i.e.* ornamentación verrugosa), las gemas (*i.e.* ornamentación gemada), los pilos (*i.e.* ornamentación pilata, o grano de polen pilato), las clavvas (*i.e.* ornamentación clavada) y los gránulos. Esta clasificación de los distintos elementos esculturales está determinada por su tamaño y forma (Fig. 6; Laín, 2004; Bermejo, 2011). Las espinas y las espínulas tienen forma puntiaguda, pero las espinas son de mayor longitud que las espínulas, llegando a medir más de 3 μm (Laín, 2004; Punt *et al.*, 2007). Por su parte, los báculos tienen forma alargada y redondeada en la punta; mientras que las verrugas y las gemas miden más de 2 μm y son redondeadas en la punta, pero se diferencian en la base, ya que las verrugas tienen una base ancha y las gemas tienen una base estrecha (Laín, 2004; Punt *et al.*, 2007). Por otro lado, los pilos son delgados y su punta termina de forma circular; mientras que las clavvas tienen una base estrecha y larga, con punta redondeada. Finalmente, los gránulos se observan como pequeños montículos (Laín, 2004; Punt *et al.*, 2007).

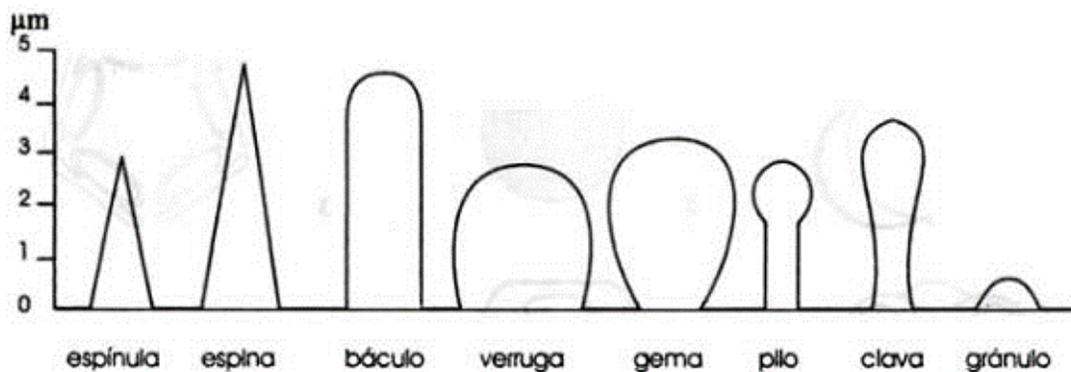


Figura 6. Tipos de elementos esculturales (ya sea suprategmiales u ornamentales) distinguibles en la exina de los granos de polen (tomado de Laín, 2004).

El relieve de la pared del grano de polen puede tener diferentes nombres de acuerdo con la forma que presente (Fig. 7). Se distinguen los siguientes tipos: i) psilado, que es una superficie lisa con ausencia de elementos esculturales; ii) escábrido, con gránulos distribuidos sobre toda la extensión de la exina; iii) reticulado, donde la sexina es discontinua, dejando espacios irregulares conocidos como lúmenes, que se encuentran rodeados por muros de sexina que se unen entre sí, como las mallas de una red; iv) retipiliado, muy parecida a la anterior, pero en lugar de los muros se encuentran elementos esculturales de tipo báculo o pilo rodeando los lúmenes; v) foveolado, con cavidades circulares de más de 1 μm de diámetro separadas entre sí por una distancia mayor al diámetro de la cavidad; vi) perforado, con agujeros de diámetro menor a 1 μm ; vii) rugulado, en el cual la sexina es discontinua, formando muros de más de 1 μm de longitud distribuidos irregularmente sobre la nexina; viii) estriado, donde la sexina es discontinua, con espacios en forma de surcos más o menos paralelos; ix) fosulado, donde la sexina tiene pequeñas hendiduras alargadas e irregulares; y, x) areolado, con áreas circulares o poligonales de sexina, separadas por hendiduras (Fig. 7; Laín, 2004; Punt *et al.*, 2007; Hesse *et al.*, 2009; Bermejo, 2011; Da Silva *et al.*, 2020).

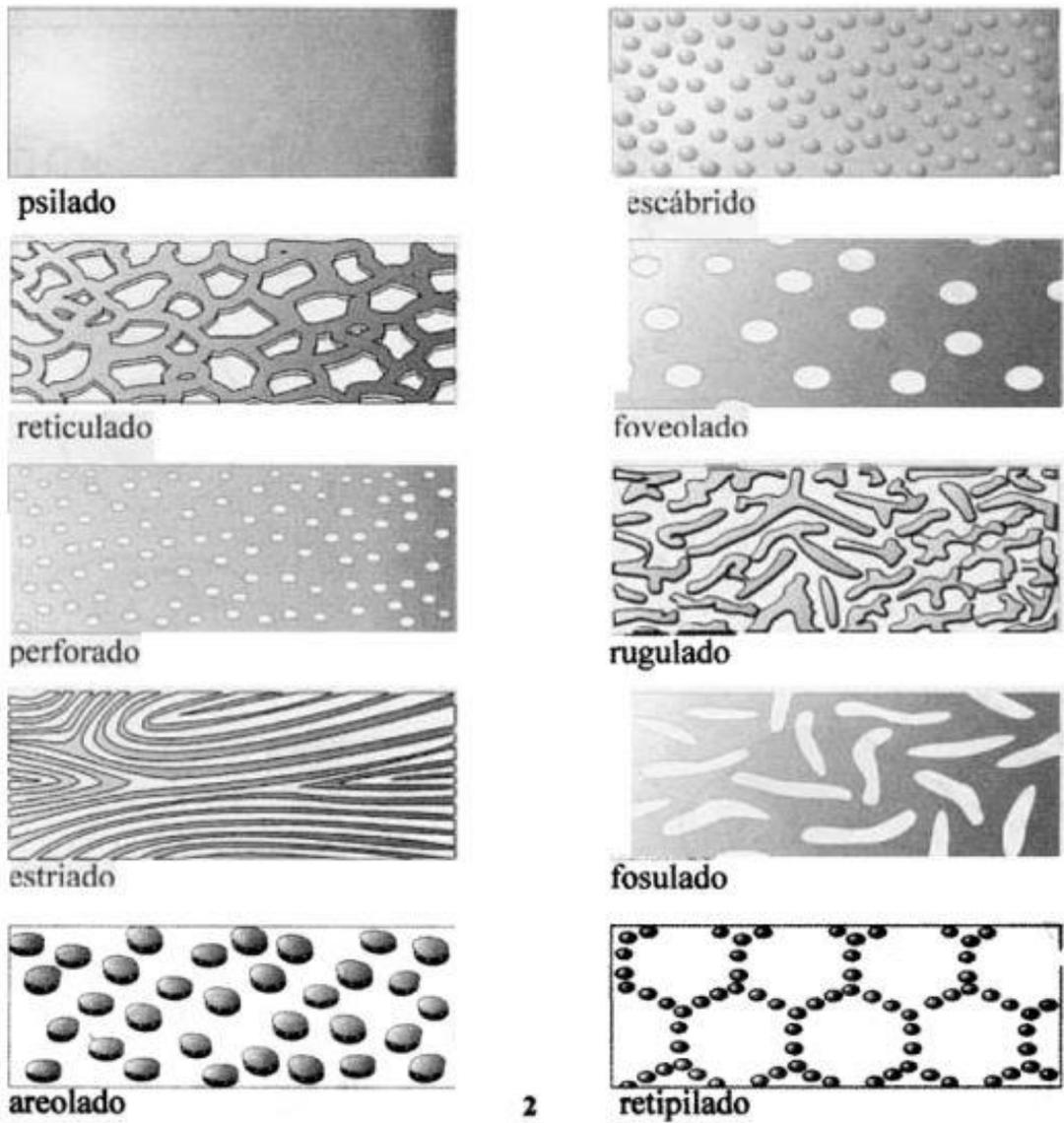


Figura 7. Tipos de relieve que se pueden distinguir en los granos de polen de acuerdo con la disposición que guardan los elementos esculturales sobre la exina (tomado de Laín, 2004).

Por último, en algunos tipos polínicos se pueden distinguir zonas adelgazadas o rotas en la superficie de la exina, conocidas como aperturas (Laín, 2004; Punt *et al.*, 2007; Hesse *et al.*, 2009). Estas aperturas regulan la cantidad de humedad en el interior del grano de polen (*i.e.* harmomegata) y facilitan el crecimiento del tubo

polínico tras la polinización (Walker y Doyle, 1975; Laín, 2004; Punt *et al.*, 2007; Hesse *et al.*, 2009; Bermejo, 2011). De acuerdo con su forma, número y posición, se distinguen distintos tipos de aperturas: i) colpos, que son aperturas alargadas localizadas sobre el eje polar; ii) sulcos, que son aperturas alargadas ubicadas sobre el eje ecuatorial, característicos de gimnospermas y monocotiledóneas; iii) poros, que son aperturas circulares o elípticas ubicadas sobre el eje ecuatorial; y, iv) colporado, que son una fusión entre un colpo y un poro, ya que presentan aperturas alargadas y circulares (Fig. 8; Laín, 2004; Punt *et al.*, 2007, Hesse *et al.*, 2009; Bermejo, 2011). Cuando las aperturas se ubican en el eje ecuatorial, se agrega el prefijo zono- al tipo de apertura; mientras que el prefijo panto- se usa cuando las aperturas se encuentran cubriendo toda la superficie del grano de polen (Fig. 9; Laín, 2004).

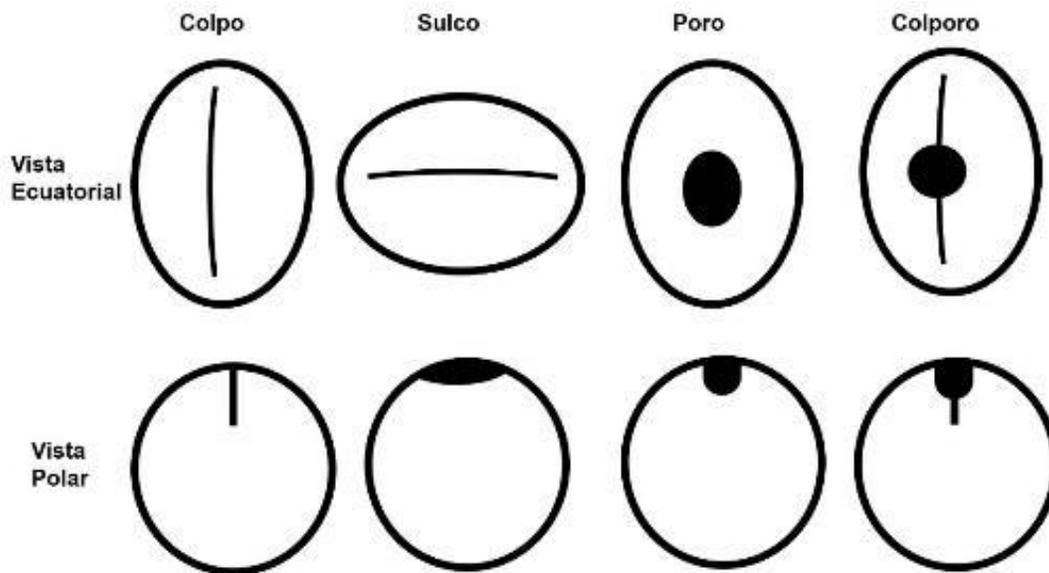


Figura 8. Tipos de aperturas distinguibles en los granos de polen. Se muestra la forma y posición de las aperturas en vista ecuatorial y vista polar.

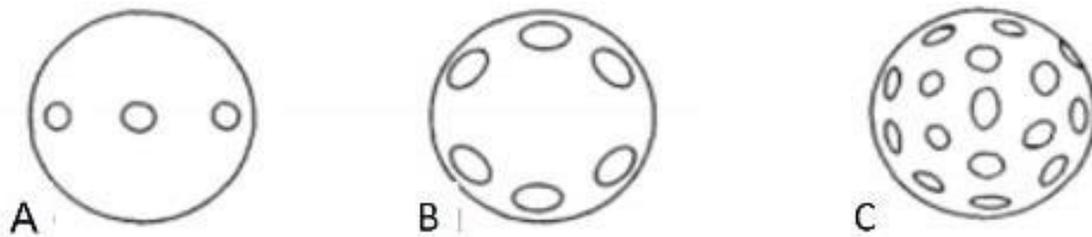


Figura 9. Disposición de las aperturas en los granos de polen. A-B) granos zonoporados en vista ecuatorial (A) y vista polar (B). C) Grano de polen pantoporado (tomado de Laín, 2004).

Además, al describir esta característica de los granos de polen, si sólo se presentan entre una y tres aperturas, se cuantifican y se incluyen en la descripción empleando el prefijo correspondiente: mono- para una apertura, di- para dos aperturas y tri- para el caso de tres aperturas (Laín, 2004; Hesse *et al.*, 2009). Si los granos de polen presentan más de tres aperturas, se indica el número en la descripción, pero si el grano de polen tiene aperturas en toda la superficie, entonces se le agrega el prefijo panto-. Finalmente, si los granos de polen carecen de aperturas, se describen como inaperturados (Hesse *et al.*, 2009).

Por último, es importante resaltar que la morfología de los granos de polen es característica de cada especie vegetal (Glimn-Lacy y Kaufman, 2006). Sin embargo, se pueden distinguir ciertas similitudes en los granos de polen de especies vegetales pertenecientes al mismo grupo taxonómico (Hebda y Chinnappa, 1994; Glimn-Lacy y Kaufman, 2006; Maia-Silva *et al.*, 2020). Por ejemplo, los granos de polen de especies de la Familia Asteraceae, que se caracteriza por tener granos de polen triporados, esferoidales a prolados, la exina tiene una ornamentación de tipo equinada (Tellería, 1995), siendo las principales características para las relaciones taxonómicas, las medidas de las espinas, como su longitud, forma y arreglo en la exina (Tellería *et al.*, 2010) y el tamaño de los granos de polen (Tellería, 2017). Así

mismo, en plantas de la familia Apiaceae los granos de polen son de forma prolada, con aperturas de tipo colporados que se extienden a lo largo del eje polar, y con ornamentación de tipo rugulada o estríada (Hebda, 1985; Weber, 1992; De Leonardis *et al.*, 2009); siendo el tamaño (17 - 31 μm) y el ámbito (elíptico, circular o subcircular) los caracteres variables entre especies (De Leonardis *et al.*, 2009).

2.3. Morfología polínica, ecología y evolución

Las características morfológicas de los granos de polen han sido empleadas por diversos autores para inferir diversos aspectos ecológicos y evolutivos de las plantas. En particular, la unidad polínica, la forma, el tamaño, el grosor y el tipo de ornamentación de la exina, así como el tipo de aperturas, proveen importante información al respecto.

Algunos autores han descrito la relación entre la unidad polínica y el sistema de polinización que presentan las plantas (Kress, 1981; Banks y Rudall, 2016). Por ejemplo, especies polinizadas por viento o con polinización biótica poco especializada, tienden a producir granos de polen en monadas; mientras que en aquellas especies con polinización biótica especializada se observa una tendencia hacia la producción de granos de polen en grupos, como tétradas o incluso polinios (como en las familias Asclepidaceae y Orchidaceae; Kress, 1981). La liberación del polen en unidades polínicas múltiples, como los polinios aseguran una alta remoción de polen de la antera y su deposición en el estigma en pocas visitas del polinizador (Pope, 1925; Johnson y Edwards, 2000). De esta manera, se asegura que haya una mayor cantidad de óvulos fertilizados (Kress, 1981; Johnson y Edwards, 2000). Además, la producción de polinios disminuye la pérdida de granos de polen durante la polinización (Pope, 1925; Johnson y Edwards, 2000). Por otro lado, desde el punto de vista evolutivo, la producción de granos de polen en mónadas es un carácter ancestral, mientras que su presentación de forma agregada es un carácter derivado (Ackerman y Williams, 1981; Zhang *et al.*, 2017).

Por su parte, se ha encontrado una asociación entre la forma de los granos de polen y el hábito de crecimiento, así como el hábitat en el que se desarrollan las

especies vegetales. Por ejemplo, la forma esferoidal es más frecuente en plantas con hábito herbáceo (Lee, 1978; Zhang *et al.*, 2017); mientras que, dependiendo del grupo taxonómico, las especies arborescentes tienden a presentar forma prolada (para el caso del grupo Lamiidae, dentro de la Subclase Asteridae; Yang *et al.*, 2020), u oblada (para el caso de las Eudicotiledóneas; Zhang *et al.*, 2017).

En cuanto a la asociación entre la forma de los granos de polen y el tipo de hábitat, especies del Orden Myrtales que crecen en zonas húmedas suelen presentar granos de polen con forma prolada o redonda, mientras que las de zonas secas tienden a tener forma oblada y con un contorno triangular (Kriebel *et al.*, 2017). Del mismo modo, granos de polen con forma oblada también han sido observados en especies de hábitats mesofílicos del grupo Lamiidae dentro de la Subclase Asteridae (Yang *et al.*, 2020). Las marcadas diferencias en forma entre hábitats reflejan la flexibilidad que deben presentar los granos de polen ante periodos de deshidratación recurrentes (Kriebel *et al.*, 2017). Sin embargo, en otros grupos vegetales, como la Familia Rosaceae, no se ha detectado una relación entre el hábitat y la forma de los granos de polen (Ejmond *et al.*, 2011). Por último, se ha encontrado que las monocotiledóneas tienden a tener granos de polen más elipsoidales que las dicotiledóneas (Pope, 1925; Perveen, 2000; Wortley *et al.*, 2015). Además, dentro de algunos grupos vegetales se han observado ciertas tendencias evolutivas. Por ejemplo, dentro del género *Schefflera*, (Araliaceae), las especies basales presentan granos de polen esferoidales, mientras que la mayoría de las especies recientes presentan polen de tipo subprolado (Tseng y Shoup, 1978).

Por otro lado, existen evidencias de que el tamaño de los granos de polen puede verse fuertemente afectado por la disponibilidad de recursos. En plantas que sufren elevados niveles de defoliación se ha observado que los granos de polen son de tamaño pequeño (Aizen y Raffaele, 1998; Lehtilä y Straus, 1999). Se ha reportado una relación positiva entre la disponibilidad de fósforo y el tamaño del polen. Dado que el fósforo facilita la germinación y el crecimiento del tubo polínico se considera como un elemento determinante asociado con el tamaño del polen (Lau y Stephenson, 1994). Sin embargo, en un estudio con diferentes especies vegetales se encontró una gran variación en el tamaño de los granos de polen en función de

distintos nutrientes, como nitrógeno, potasio, calcio, magnesio, azufre y fósforo (Bell, 1959).

En algunos estudios se ha sugerido la existencia de una relación entre el tipo de polinización, el tamaño de la flor y del estilo, así como de la temperatura ambiental con el tamaño del polen. En relación con el tipo de polinización, se ha observado que especies anemófilas suelen producir granos de polen pequeños, de forma que son ligeros, lo que favorece su flotabilidad (Müller, 1979; Osborn *et al.*, 1991). Por el contrario, especies con polinización biótica suelen producir granos de polen de mayor tamaño (Müller, 1979; Osborn *et al.*, 1991; Yang *et al.*, 2020). De hecho, se ha reportado una relación positiva entre el tamaño del polinizador y el tamaño de los granos de polen (Lee, 1978). El polen representa una recompensa para muchos polinizadores, por lo que polen de mayor tamaño les proporciona más energía (Müller, 1979). Entre especies de la Familia Proteaceae se ha observado una gran variación en el tamaño del polen, misma que se ha relacionado con la gran variedad de polinizadores dentro del grupo (Zhang *et al.*, 2017). Por su parte, algunos autores han encontrado una relación positiva entre el tamaño del polen y la longitud del estilo (Lee, 1978; Torres, 2000; Kriebel *et al.*, 2017) o el tamaño de la flor (Lee, 1978; Harder, 1998). La explicación a estas relaciones es que en flores de mayor tamaño o cuyos estilos son largos, el polen requiere de más recursos para poder desarrollar un tubo polínico suficientemente largo para alcanzar el ovario (Lee, 1978; Müller, 1979). Por último, se ha encontrado que, en hábitats con temperaturas más cálidas, los granos de polen tienden a ser de mayor tamaño, ya que eso disminuye la relación superficie: volumen del grano de polen, y, por tanto, su vulnerabilidad a la desecación (Ejsmond *et al.*, 2011).

En cuanto al grosor de la exina, se ha descrito que se relaciona con la ausencia de aperturas, el tipo de polinización y, en mayor medida, con la resistencia a la desecación (Payne, 1981; Cooper *et al.*, 2000; Furness, 2007; Banks y Rudall, 2016; Wang y Dobritsa, 2018). En plantas con granos de polen inaperturados, la exina suele ser delgada, de tal forma que pueda romperse fácilmente durante la germinación del polen (Wang y Dobritsa, 2018). De manera similar, en especies polinizadas por viento que producen polen seco, se ha observado que los granos de

polen tienen una exina delgada, lo que favorece su transporte por el viento (Furness, 2007; Banks y Rudall, 2016). La producción de una exina delgada representa un ahorro de recursos para la planta (Johnson y Edwards, 2000; Furness, 2007). Por último, se ha encontrado que el grosor de la exina tiene una estrecha relación con la resistencia de los granos de polen a la desecación (Payne, 1981; Cooper *et al.*, 2000; Furness, 2007). Se ha observado que en sistemas terrestres o con temperaturas más cálidas, donde existen mayores posibilidades de que el polen se deshidrate la exina es más gruesa (Cooper *et al.*, 2000). En esos casos, las aperturas del polen también pueden facilitar los cambios de volumen (Lee, 1978). En sitios donde los cambios de humedad son recurrentes, la exina suele ser delgada, dándole flexibilidad y permitiendo los continuos cambios de volumen del polen (*i.e.* harmomegatia) a la vez que evita que se colapse (Wodehouse, 1936; Payne, 1981; Matamoro-Vidal *et al.*, 2016).

Por otro lado, el tipo de ornamentación presente en los granos de polen se ha relacionado con aspectos fisiológicos asociados con la germinación del tubo polínico (Bolick, 1978) y con el estrés hídrico (Payne, 1981; Furness, 2007; Matamoro-Vidal *et al.*, 2016). En este caso, se ha documentado que la ornamentación reticulada favorece el intercambio de agua con el ambiente (Furness, 2007). Así mismo, se ha sugerido que, durante eventos de desecación, las báculas dan resistencia al grano de polen evitando su colapso, la ornamentación estriada da flexibilidad a la exina, y las espinas sirven para sostener la tensión cuando el polen cambia de volumen (Payne, 1981). Además, se ha encontrado que la ornamentación de tipo perforada, por tener una exina gruesa con pequeñas aperturas, le da poca elasticidad al grano de polen durante la harmomegatia. Por su parte, la ornamentación crotonoide, en la que los elementos esculturales están separados en anillos de 5 o 6, facilita la deformación de la exina sin dañar la integridad del grano de polen (Matamoro-Vidal *et al.*, 2016).

El tipo de ornamentación presente en los granos de polen también ha sido asociado con el tipo de polinización. Por ejemplo, se ha documentado que especies anemófilas presentan granos de polen con ornamentación escábrida o verrugada (Osborn *et al.*, 1991; Yang *et al.*, 2020). Especies de la Familia Cambombaceae

polinizadas por moscas presentan granos de polen con ornamentación estriada, ya que los canales característicos de ese tipo de ornamentación permiten almacenar pollenkitt para que el polen se adhiera al polinizador (Osborn *et al.*, 1991). En la Familia Fabaceae, se ha encontrado que los granos de polen con ornamentación estriada, reticulada, con verrugas o gemas son típicos de especies polinizadas por vertebrados, como murciélagos o aves (Banks y Rudall, 2016; Williams y Mazer, 2016). En un estudio en el que se incluyeron especies de distintas familias de angiospermas, se encontró que especies polinizadas por murciélagos suelen presentar granos de polen con ornamentación psilada, estriada, o fosulada (Yang *et al.*, 2020).

Finalmente, el número y tipo de aperturas presentes en los granos de polen se han asociado con funciones fisiológicas relacionadas con la germinación del tubo polínico y la harmomegata, así como con el tipo de polinización. Especies hidrofílicas suelen producir granos de polen inaperturados (Cooper *et al.*, 2000; Furness, 2007; Albert *et al.*, 2018), ya que, de presentar aperturas, el polen podría hidratarse, lo que impediría que flote (Cooper *et al.*, 2000). Sin embargo, dentro del grupo Lamiidae de la Subclase Asteridae, existen especies hidrofílicas con dos aperturas de tipo poro o colpo (Yang *et al.*, 2020). Por su parte, en plantas anemófilas también se ha observado la carencia de aperturas, lo que favorece la flotabilidad del polen al hacerlo más aerodinámico (Furness, 2007). En especies dioicas con polinización biótica, se ha observado que los individuos femeninos producen polen inaperturado, estéril, cuya función es la de atraer a los polinizadores (Furness, 2007).

Las aperturas son de suma importancia durante la harmomegata, ya que redistribuyen la tensión en la exina, permitiendo su contracción y expansión sin romperse (Wang y Dobritsa, 2018). Por ejemplo, los colpos pueden doblarse hacia adentro para evitar la desecación cuando la humedad disminuye en el ambiente y abrirse conforme aumenta (Drugg 1962; Bolick, 1978; Banks y Rudall, 2016). Sin embargo, las aperturas también pueden poner en riesgo la integridad de los granos de polen y afectar su longevidad, ya que, a mayor número de aperturas, mayor exposición a la deshidratación y por tanto a cambios de volumen recurrentes (Dajoz *et al.*, 1991, 1993; Albert *et al.*, 2018), ya que, en ambientes con poca humedad, el

polen perderá agua continuamente (Wang y Dobritsa, 2018). Por otro lado, las aperturas juegan un papel importante en la germinación del polen, ya que es a través de ellas que crece el tubo polínico. Por lo tanto, a mayor número de aperturas, la germinación del polen ocurre más rápido (Dajoz *et al.*, 1991, 1993; Albert *et al.*, 2018). Esto se debe a que una vez que el polen llega al estigma, se hidrata y germina rápidamente a través de las aperturas (Bolick, 1978; Dajoz *et al.*, 1991, 1993; Albert *et al.*, 2018). En este sentido, granos de polen con aperturas tipo colpo (*i.e.* alargadas, que cubren gran parte de la superficie del polen) se verán más favorecidos para germinar al llegar al estigma, en comparación con los que presenten aperturas tipo poro (Müller, 1979). En hábitats con temperaturas cálidas, un mayor número de aperturas puede favorecer una rápida re-hidratación de los granos de polen al llegar al estigma y favorecer su germinación (Lee, 1978).

Por último, desde el punto de vista filogenético, se ha encontrado que grupos como las gimnospermas, las monocotiledóneas (excepto la Familia Alismataceae y el Orden Laurales) y algunas dicotiledóneas inferiores (pertenecientes a los órdenes Ceratophyllales, Trochondendrales, Proteales, y Ranunculales) presentan granos de polen con aperturas simples; mientras que en dicotiledóneas superiores (de las subclases Rosidae y Asteridae) predominan los granos de polen con tres aperturas ecuatoriales y compuestas (colporo; Wodehouse, 1936; Müller 1979; Zhang *et al.*, 2017). Por lo tanto, el polen de las dicotiledóneas superiores es más resistente y flexible a los cambios de volumen durante la harmomegastia (Bolick, 1978; Zhang *et al.*, 2017).

3. JUSTIFICACIÓN

El conocimiento de la morfología polínica es fundamental para la realización de estudios de diversa índole. Por ejemplo, los grupos vegetales preferidos por los polinizadores, su ruta de alimentación, y la disponibilidad de flores de las que se alimentan, así como evaluar la contribución de los polinizadores al éxito reproductivo de las plantas (Da Silva *et al.*, 2014, 2020; Bittar *et al.*, 2020). Así mismo, se pueden implementar proyectos de restauración de vegetación nativa (Da Silva *et al.*, 2014, 2020; Radaeski *et al.*, 2020); estudios médicos sobre alergias causadas por el polen

(Bermejo, 2011); así como estudios para determinar lugares donde se han cometido crímenes (Boyd y Hall, 1998; Da Silva *et al.*, 2020). En todos estos casos es necesario contar con un conocimiento previo acerca de los tipos polínicos en una región dada; por lo que las colecciones de morfología polínica constituyen una fuente de información importante (Blackmore, 2007; Da Silva *et al.*, 2014; Maia-Silva *et al.*, 2020). Sin ellas, la identificación de los granos de polen puede representar un obstáculo significativo para el desarrollo de proyectos en los que se requiera del conocimiento de la morfología polínica (Laurence y Bryant, 2019).

A pesar de la gran importancia que tiene la descripción morfológica de los granos de polen dada la gran cantidad de información que se puede inferir a partir de ella, aún existen muchas especies vegetales para las que no existen descripciones morfológicas de los granos de polen. Se considera que la morfología polínica ha sido descrita para apenas un 10% de las especies vegetales conocidas (Hesse *et al.*, 2009).

Las principales actividades económicas en la localidad de Tepactipan, Hueytamalco, son las de tipo agropecuario. Entre ellas, figura el cultivo de especies como el bambú, el café, los cítricos, el plátano, la papaya, el litchi, la macadamia, el chayote y hortalizas de traspatio (GEP, 2008; Evangelista *et al.*, 2010; De Luna, 2014). Más recientemente, los pobladores del lugar han empezado a desarrollar proyectos relacionados con el cultivo de abejas meliponas y la producción de miel (CONABIO, 2011; S. A. Aguilar-García, com. pers.). De aquí la importancia de ampliar el conocimiento de la morfología polínica, ya que puede impactar favorablemente a las prácticas apícolas que actualmente se desarrollan en la localidad, así como impulsar la implementación de proyectos de conservación.

4. HIPÓTESIS

La localidad de estudio presenta un clima tropical con lluvias a lo largo de todo el año (INAFED, 2017). Dado que, en hábitats de este tipo, tanto la temperatura como la humedad son elevadas, se espera que los granos de polen sean de tamaño grande, ya que, los granos de polen grandes tienen a disminuir la relación superficie-volumen

disminuyendo su propensión a la desecación, además de que contarán con más recursos para el crecimiento del tubo polínico (Ejsmond *et al.*, 2011). Así mismo, se espera que predominen los granos de polen con exina delgada, ya que, al ser una localidad húmeda, no hay riesgo de desecación (Cooper *et al.*, 2000), al mismo tiempo que le da flexibilidad al polen frente a los cambios de volumen en casos de hidratación extrema (Matamoro-Vidal *et al.*, 2016). Además, se espera que en general, los granos de polen de la comunidad presenten pocas aperturas, ya que, a pesar de que la localidad tiene temperaturas altas también es húmeda, por lo que los granos de polen no necesitarán gran número de aperturas que favorezcan la hidratación rápida. Un bajo número de aperturas evitará absorber gran cantidad de agua y una hidratación excesiva, a la vez que garantiza la viabilidad de los granos de polen por un mayor tiempo (Lee, 1978; Dajoz *et al.*, 1991, 1993; Albert *et al.*, 2018).

Por otro lado, la comunidad vegetal de la localidad de estudio está dominada por especies eudicotiledóneas, con forma de vida herbácea (Cárdenas-Avenidaño, 2019). Estudios previos han documentado que las especies herbáceas tienden a producir granos de polen esferoidales (Lee, 1978), y que las eudicotiledóneas suelen presentar aperturas compuestas (Wodehouse, 1936; Müller, 1979). Así mismo, se ha registrado una tendencia dentro del grupo Lamiidae de la Subclase Asteridae hacia la producción de granos de polen con forma oblada (Yang *et al.*, 2020) en ambientes húmedos. Por lo tanto, se espera que los granos de polen de la comunidad muestreada presenten esas características morfológicas.

5. OBJETIVOS

Objetivo general

Describir la morfología de los granos de polen de 48 especies, pertenecientes a 24 familias de angiospermas de la localidad de Tepactipan, Municipio de Hueytamalco, en el estado de Puebla.

Objetivos particulares

1. Elaborar un catálogo descriptivo de la diversidad polínica encontrada en la localidad de estudio.
2. Hacer inferencias ecológicas y corroborar la tendencia evolutiva de la comunidad vegetal estudiada a partir de las características morfológicas del polen.

6. MATERIAL Y MÉTODOS

6.1. Sitio de estudio

La comunidad de Tepactipan en el municipio Hueytamalco (Fig. 10), se encuentra en la Sierra Norte de Puebla (19° 94' 92.38"N, 97° 28' 00.52"O), dentro de la provincia florística de la Sierra Madre Oriental (Rzedowski, 2006), a una altitud de 843 m s.n.m (INEGI, 2011). La localidad presenta una temperatura promedio de 20°C (INEGI, 2011), con temperaturas mínima y máxima de 10°C y 30°C, respectivamente (CONABIO, 2020). La precipitación media anual es de 3500 mm (INEGI, 2011; CONABIO, 2020). Aunque se registra precipitación prácticamente a lo largo de todo el año, la temporada con mayor precipitación es de junio a noviembre; mientras que la temporada más seca es de marzo a mayo (Treviño *et al.*, 1975).

El tipo de vegetación original en la localidad es un bosque tropical perennifolio (Rzedowski, 2006; GEP, 2008). Sin embargo, las actividades agropecuarias que los habitantes de la región llevan a cabo de manera intensiva, han degradado la flora original (INAFED, 2017). En un estudio reciente se encontró que la vegetación de la localidad está conformada por 243 especies pertenecientes a 82 familias de angiospermas, de las cuales 189 (78%) son herbáceas, 32 (13%) son arbustivas y 22 (9%) son arbóreas (Cárdenas-Avendaño, 2019). En dicho estudio se encontró que las familias vegetales dominantes son Lamiaceae, Asteraceae, Leguminosae, Acanthaceae, Apiaceae, Malvaceae, Poaceae, Caryophyllaceae, Melastomataceae, Piperaceae, Rubiaceae, Solanaceae, Verbenaceae y Apocynaceae. Además, la comunidad vegetal está conformada por un gran número de plantas que han sido introducidas a la localidad por su uso comercial, tales como las especies *Sambucus nigra* (Adoxaceae), *Clerodendrum paniculatum* (Lamiaceae), *Justicia spicigera*

(Acanthaceae), *Odontonema calystachieum* (Acanthaceae), *Lepidium virginicum* (Brassicaceae), *Commelina difusa*, *C. erecta* (Commelinaceae), *Costus pulverulentus* y *C. spicatus* (Costaceae), así como los géneros *Euphrasia* (Orobanchaceae), *Plantago* (Plantaginaceae) y *Waltheria* (Sterculiaceae) que se emplean con fines medicinales. Así mismo, los géneros *Viola* (Violaceae), *Homskioldia* (Lamiaceae), *Datura* (Solanaceae), *Camellia* (Theaceae) y *Lagerstroemia* (Lythraceae) son de importancia ornamental; mientras que el género *Lamouroxia* (Orobanchaceae) tiene un uso ornamental y como forraje. Por su parte, *Citrus x limon* (Rutaceae) y *Musa paradisiaca* (Musaceae) tienen importancia alimenticia (CONABIO, 2011; Cárdenas-Avedaño, 2019).

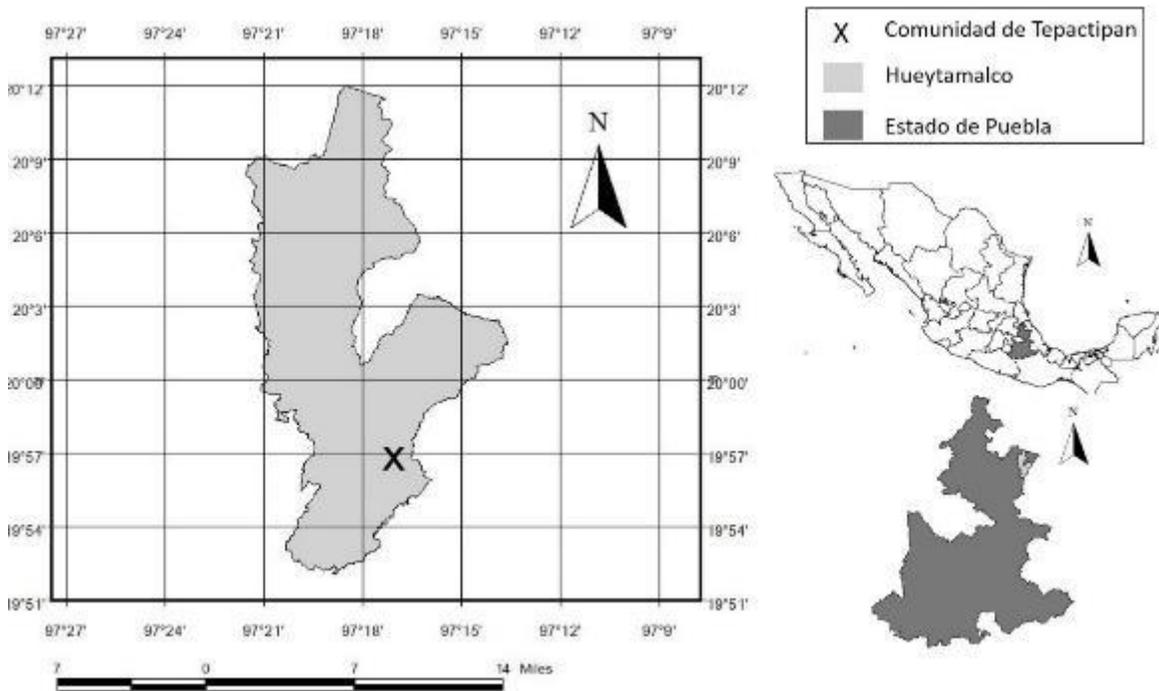


Figura 10. Ubicación de la comunidad de Tepactipan, en el Municipio Hueytamalco, en el Estado de Puebla, México.

6.2. Morfología polínica de la comunidad vegetal estudiada

Para llevar a cabo la descripción morfológica de los granos de polen de la comunidad vegetal de estudio, de agosto 2017 a Julio 2018 se hicieron colectas mensuales de los botones florales de las especies en floración. Durante cada colecta se realizaron caminatas con una extensión de 2.3 km sobre la periferia de un polígono de 13.4 ha. Durante los muestreos, se colectaron los botones florales de todas las especies que se encontraban en floración en ese momento y que fueron identificadas por Cárdenas-Avendaño (2019). Los botones colectados fueron preservados en formaldehído: alcohol etílico: ácido acético glacial (FAA) y llevados al laboratorio para su posterior procesamiento.

De los botones florales previamente mencionados, se seleccionaron al azar 48 especies, pertenecientes a 24 familias vegetales, de acuerdo con la APG IV (2016; Tabla 3). De cada una de ellas se extrajeron entre 5 y 30 anteras (dependiendo de su tamaño) de los botones florales colectados, y se colocaron en micro-tubos de 1.5 ml con 500 μ l de ácido acético glacial. Las anteras se abrieron con la ayuda de agujas de disección para liberar el polen y limpiarlo por medio de la técnica de acetólisis (Erdtman, 1943). Para ello, primero se decantó el ácido acético glacial de cada tubo y se agregaron 500 μ l de solución de acetólisis (nueve partes de anhídrido acético y una parte de ácido sulfúrico), se mezcló en un vórtex durante 3 min y después se centrifugó por 10 min a 2500 rpm. Enseguida, se decantó la solución de cada tubo, para después agregar 500 μ l de ácido acético glacial con el fin de detener la reacción; se mezcló en el vórtex durante 3 min, seguido por la centrifugación de los tubos a 2500 rpm durante 10 min. Finalmente, se decantó el ácido acético glacial y se llevó a cabo el lavado de los granos de polen con el fin de eliminar los restos de los ácidos. Para ello, se colocaron 500 μ l de agua destilada en cada muestra, se mezclaron durante 1 min en el vórtex, y se centrifugaron a 2500 rpm por 3 min. Al finalizar este proceso, se decantó el agua destilada y se colocó una gota de glicerina para preservar los granos de polen.

Tabla 3. Listado de las 48 especies de angiospermas para las que se realizó la descripción de sus granos de polen

Familia	Especie	Familia	Especie
Acanthaceae	<i>Adhatoda cydoniifolia</i> Ness	Asteraceae	<i>Simsia</i> sp. 1 Persoon
	sinonimia de <i>Justicia</i>		<i>Tagetes</i> sp. 1 L.
	<i>cydoniifolia</i> Griseb		<i>Verbesina</i> sp. 1 L.
	<i>Justicia carnea</i> Lindl		<i>Vernonia</i> sp. 1 Schreb
	<i>Pachystachys lutea</i> Nees		<i>Zinnia</i> sp. 1 L.
Adoxaceae	<i>Sambucus nigra</i> L.	Balsaminaceae	<i>Impatiens</i> sp. 1 L.
Amaranthaceae	<i>Amaranthus</i> sp.1 L.	Begoniaceae	<i>Begonia cucullata</i> Willd
Amaryllidaceae	<i>Crinum</i> sp. 1 L.	Bignoniaceae	<i>Campsis</i> sp. 1 Lour
	<i>Rhodophiala</i> sp.1 C. Presl		<i>Camelina</i> sp. 1 Crantz
Apiaceae	<i>Berula erecta</i> (Huds.) Coville	Brassicaceae	<i>Lepidium</i> sp. 1 L.
	<i>Coriandrum</i> sp.1 L.	Bromeliaceae	<i>Tillandsia</i> sp. 1 L.
	<i>Eryngium</i> sp.1 L.	Calceolariaceae	<i>Calceolaria</i> sp. 1 L.
	<i>Hydrocotyle leucocephala</i>	Campanulaceae	<i>Lobelia</i> sp. 1 L.
	Cham. & Schltl.	Cannaceae	<i>Canna indica</i> L.
	<i>Pimpinella</i> sp.1 L.	Caricaceae	<i>Carica papaya</i> L.
Apocynaceae	<i>Allamanda</i> sp. 1 L.	Caryophyllaceae	<i>Stellaria</i> sp. 1 L.
	<i>Asclepias curassavica</i> L.	Cleomaceae	<i>Cleome</i> sp. 1 L.
Araceae	<i>Spathiphyllum</i> sp.1 Schott	Commelinaceae	<i>Commelina</i> sp. 1 L.
	<i>Syngonium</i> sp.1 Schott		<i>Tradescantia</i> sp. 1 L.
Araliaceae	<i>Dendropanax arboreus</i> (L.)		<i>Ipomoea batatas</i> (L.)
	Decne & Planch.	Convolvulaceae	Lam.
Asteraceae	<i>Bidens</i> sp. 1 L.		<i>Ipomoea</i> sp. 1 L.
	<i>Bidens</i> sp. 2 L.	Crassulaceae	<i>Sedum</i> sp. 1 L.
	<i>Conoclinium coelestinum</i> (L.)	Cucurbitaceae	<i>Sechium</i> sp. 1 Browne
	DC.		
	<i>Dahlia</i> sp.1 Cav.		
	<i>Helenium</i> sp.1 L.		
	<i>Mikania</i> sp. 1 Willd.		
	<i>Parthenium hysterophorus</i> L.		
	<i>Picris</i> sp. 1 L.		

Los granos de polen limpios fueron montados en preparaciones permanentes. Para ello, de cada muestra acetolizada se tomaron 100 μ l y se colocaron sobre un cubreobjetos con 2 gotas de hidroxietilcelulosa (HEC) tratando de obtener una mezcla homogénea. Posteriormente, el cubreobjetos con la muestra se secó durante 40 - 60 min en una parrilla a una temperatura de 26°C aproximadamente. Enseguida, se agregaron de 2 a 3 gotas de resina sintética al cubreobjetos con la muestra seca y éste se colocó sobre un portaobjetos limpio. Finalmente, la preparación se dejó secar a temperatura ambiente por una semana.

Las preparaciones así elaboradas fueron observadas a 100x en un microscopio óptico marca Nikon, modelo Eclipse 50i, para realizar la descripción morfológica de los granos de polen de cada especie vegetal. Las descripciones se realizaron a partir de la observación minuciosa de 15 granos de polen de cada especie vegetal (Tellería, 2017). De cada grano de polen se midió la longitud del eje polar y ecuatorial (sin considerar la exina) con ayuda de una micro-reglilla (Fig. 11), no se pudo observar los granos en vista L-O, ni en contraste de fases, ya que inicio la contingencia sanitaria por COVID-19. La forma del grano de polen (oblada, esferoidal o prolada) se determinó a partir de la relación entre la longitud de los ejes polar y ecuatorial (Tabla 1, Fig. 3; Erdtman, 1943; Hesse *et al.*, 2009; Da Silva *et al.*, 2020). El tamaño de los granos de polen se determinó a partir del valor del eje de mayor longitud (Walker y Doyle, 1975; Hesse *et al.*, 2009; Bermejo, 2011; Da Silva *et al.*, 2020), empleando la clasificación de Walker y Doyle (1975; Tabla 2).

El tipo de aperturas se determinó a partir de su forma y posición en vistas polar y ecuatorial (Fig. 8). La distinción entre sulcos y colpos se realizó con apoyo de literatura especializada de cada grupo taxonómico (Wodehouse, 1932; Zavada, 1983; Meerow y Dehgan, 1988; Willard *et al.*, 2004). Además, cuando fue posible, se midió la longitud y el ancho de un colpo o sulco (Fig. 11) en cada uno de los 15 granos de polen empleados para la descripción. En el caso de los poros, se midió el diámetro de un poro por grano de polen. Finalmente, en el caso de las aperturas de tipo colporado se midió la longitud del colpo y el diámetro del poro en cada uno de los 15 granos de polen.

En cuanto al tipo de elementos esculturales, este se determinó a partir de la forma y tamaño (Laín, 2004; Bermejo, 2011). Para ello, se midió la longitud de tres elementos esculturales en cada uno de los 15 granos de polen. Además, se midió la distancia entre tres pares de elementos esculturales en cada uno de los 15 granos de polen (Fig. 11). Por último, se midió el grosor de la exina de cada uno de los 15 granos de polen, sin tomar en cuenta los elementos esculturales. En los casos en que se distinguía la estructura de la exina, se midió la longitud y grosor de tres columelas en cada uno de cinco granos de polen (Fig. 11).

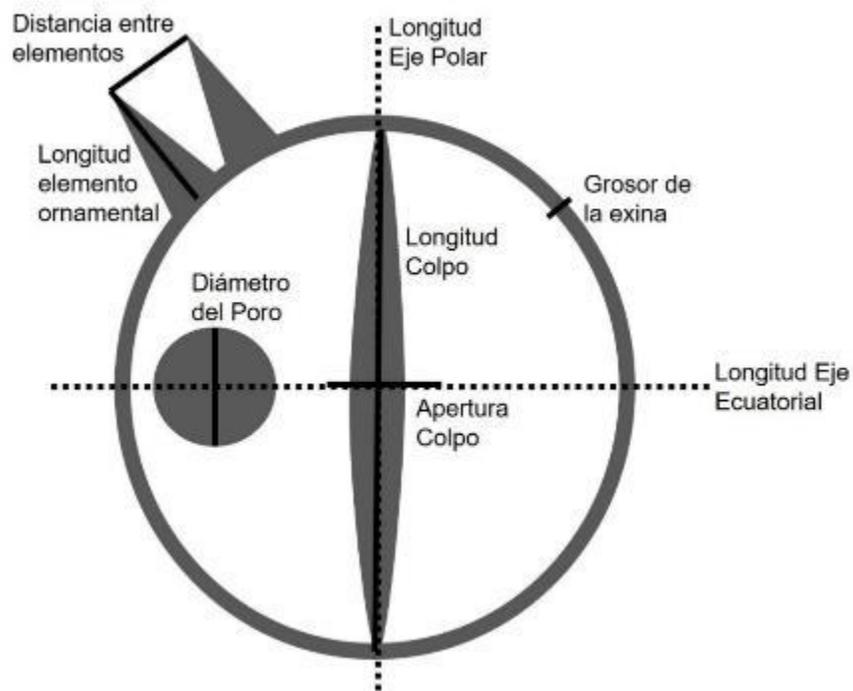


Figura 11. Caracteres morfológicos medidos en los granos de polen de 48 especies de la comunidad de angiospermas en la localidad de estudio.

7. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

7.1. Descripciones morfológicas de los granos de polen

A continuación, se presenta la descripción morfológica de los granos de polen de la comunidad vegetal estudiada. En todos los casos, los valores cuantitativos están expresados como promedio \pm error estándar. Y también se presenta la comparación con descripciones palinológicas de estudios anteriores de cada especie.

Familia Acanthaceae

Justicia cydoniifolia (Fig. 12 A-C)

El polen encontrado para esta especie es mónada, isopolar, con simetría radial, ámbito circular, forma esferoidal con un diámetro de $77.33 \pm 2.29 \mu\text{m}$, por lo que tiene un tamaño grande. Los granos de polen son porados, con ornamentación reticulada. El grosor de la exina es de $7 \pm 0.19 \mu\text{m}$ y un tectum con columnelas de $5.73 \pm 0.11 \mu\text{m}$ de longitud y de $9.08 \pm 0.15 \mu\text{m}$ de grosor.

No se encontraron estudios anteriores de esta especie, pero a nivel de género (Trigo, 1993; Tellería, 1995; Willard *et al.*, 2004; Shubharani *et al.*, 2013; Mercado-Gómez *et al.*, 2015; House y Balkwill, 2016, 2017; Schüler y Hemp, 2016; Singh *et al.*, 2017), coincide en la polaridad, el tamaño, en el relieve y tipo de apertura, pero el ámbito debe elíptico, la simetría bilateral, el grosor de la exina se menciona que debe ser de $1-6 \mu\text{m}$, mientras que debe tener 3 o 2 aperturas, y también debe tener gránulos.

Justicia carnea (Fig. 12 A-C)

El polen de esta especie es mónada, isopolar, con simetría bilateral, ámbito elíptico, forma prolada, con una longitud de $32.42 \pm 1.39 \mu\text{m}$ en el eje polar y de $75.53 \pm 1.17 \mu\text{m}$ en el eje ecuatorial, por lo que tiene un tamaño grande. El grosor de la exina es de $4.86 \pm 0.16 \mu\text{m}$, con una ornamentación de tipo reticulada, y una apertura de tipo colporo, cuya longitud del colpo fue de $68 \pm 1.14 \mu\text{m}$.

En comparación con estudios anteriores (Trigo, 1993; Mercado-Gómez *et al.*, 2015; House y Balkwill, 2016, 2017), la descripción morfológica coincide en todos los

caracteres estudiados excepto en los elementos esculturales, ya que se menciona que tiene verrugas o gránulos, y con 2 aperturas.

Pachystachys lutea (Fig. 12 G-I)

Esta especie tiene granos de polen en mónadas, isopolares, con simetría bilateral, ámbito elíptico, forma prolada, con una longitud del eje polar de $43 \pm 1.72 \mu\text{m}$ y de $32.66 \pm 1.92 \mu\text{m}$ en el eje ecuatorial, por lo que su tamaño es mediano. El grosor de la exina es de $4.88 \pm 0.13 \mu\text{m}$, la ornamentación es reticulada. Se distinguen tres aperturas de tipo colporo, en la que el colpo tiene una longitud de $36.2 \pm 1.22 \mu\text{m}$, mientras que los poros tuvieron un diámetro de $3.06 \pm 0.18 \mu\text{m}$.

En comparación con estudios anteriores (Halbritter y Hesse, 2005; Fauzia *et al.*, 2019), la descripción morfológica coincide en todos los caracteres estudiados excepto en el tamaño, siendo grande, y en el caso del grosor de la exina, a nivel especie no se encontró medida al respecto, pero comparaciones a nivel familiar, sí coincide (Da Silva *et al.*, 2014, 2020).

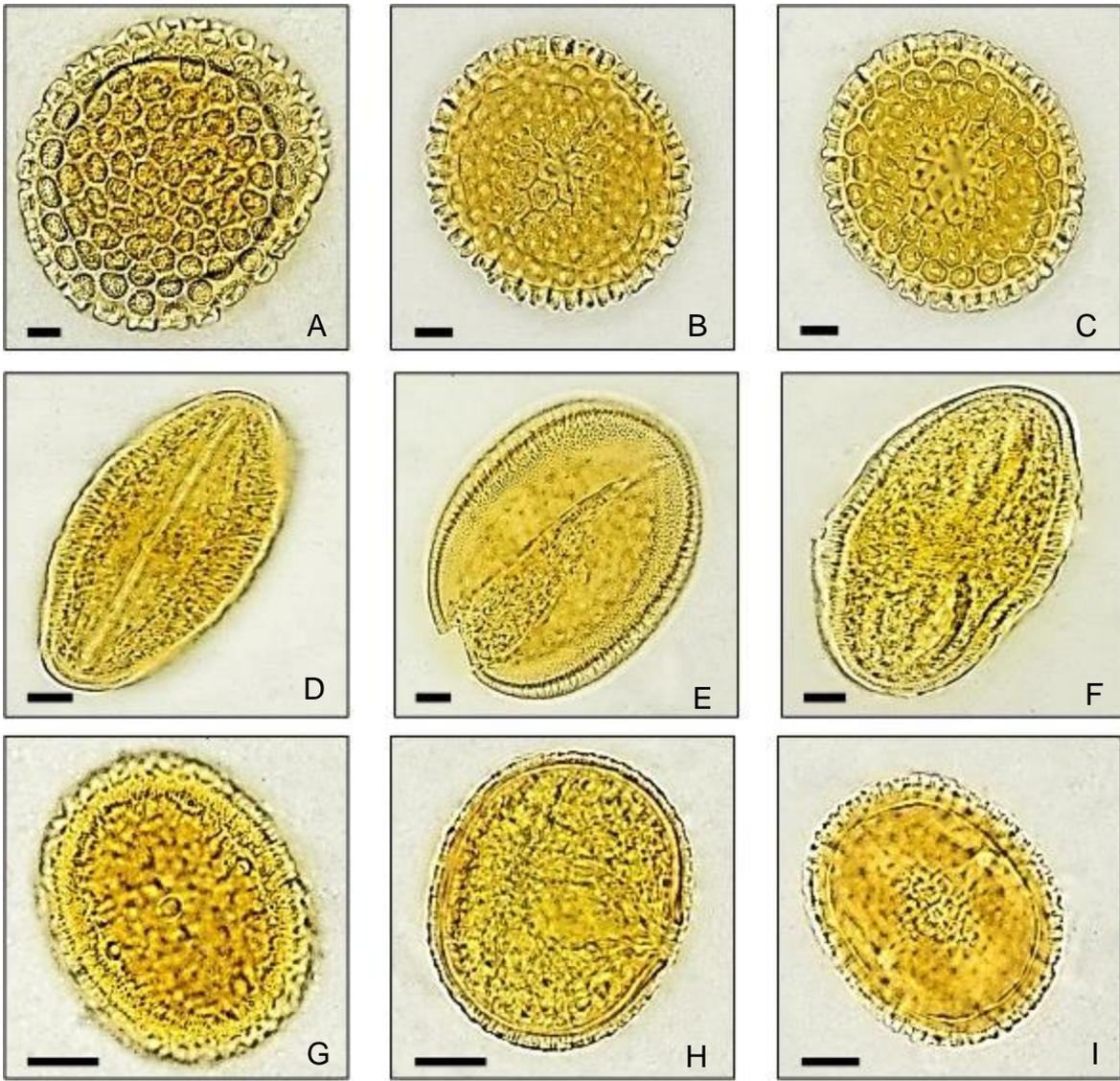


Figura 12. Morfología de los granos de polen de la Familia Acanthaceae en la localidad de Tepactipan Hueytamalco, Puebla. A-C: *Justicia cydoniifolia*, vista isopolar; D-F: *Justicia carnea*; G-I: *Pachystachys lutea*. E & H: vista polar; D, F, G & I: vista ecuatorial. Todas las observaciones se realizaron bajo microscopio de luz a una magnificación de 100x. En todos los casos la barra de escala corresponde a 10 μ m.

Familia Adoxaceae

Sambucus nigra (Fig. 13 A-C)

El grano de polen de esta especie es mónada, isopolar, con simetría bilateral, ámbito subtriangular, forma prolada, con una longitud en el eje ecuatorial de $16.13 \pm 0.64 \mu\text{m}$ y de $25.13 \pm 1.43 \mu\text{m}$ en el eje polar, por lo que es de tamaño pequeño a mediano. El grosor de su exina es de $1 \pm 0 \mu\text{m}$. Su ornamentación es reticulada. Es colporado, del cual el colpo que mide $23.66 \pm 1.27 \mu\text{m}$.

En comparación con estudios anteriores (Wodehouse, 1932; Willard *et al.*, 2004), la descripción morfológica coincide en todos los caracteres estudiados excepto en el ámbito, siendo triangular, el tamaño debe ser pequeño, y en el número de aperturas, siendo 3 aperturas, aunque también, en Wodehouse (1932) se menciona que hay granos de polen con 2 aperturas.

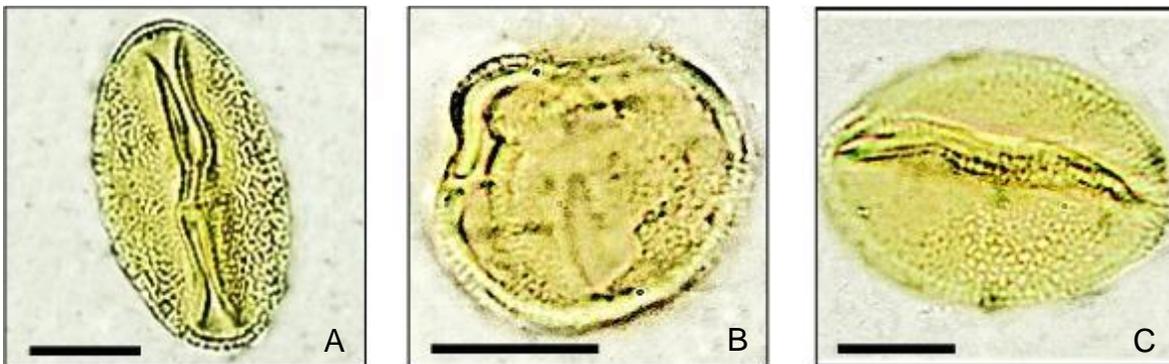


Figura 13. Morfología de los granos de polen de *Sambucus nigra* (Adoxaceae) en la localidad de Tepactipan Hueytamalco, Puebla. A & C: vista ecuatorial; B: vista polar. Todas las observaciones se realizaron bajo microscopio de luz a una magnificación de 100x. En todos los casos la barra de escala corresponde a $10 \mu\text{m}$

Familia Amaranthaceae

Amaranthus sp.1 (Fig. 14 A-C)

El polen de esta morfoespecie es mónada, isopolar, con simetría radial, ámbito circular, forma esferoidal, con un diámetro ecuatorial de $19.4 \pm 0.48 \mu\text{m}$, por lo que

es de tamaño pequeño. El grosor de la exina es de $1.13 \pm 0.09 \mu\text{m}$. Granos de polen pantoporados. Presenta tipo de ornamentación foveolado.

En comparación con estudios anteriores (Willard *et al.*, 2004; Devarkar, 2011; Montoya-Pfeiffer *et al.*, 2014; Mercado-Gómez *et al.*, 2015; Schüller y Hemp, 2016), la descripción morfológica coincide en todos los caracteres estudiados excepto en el grosor de la exina, siendo mayor de $1.5 \mu\text{m}$.

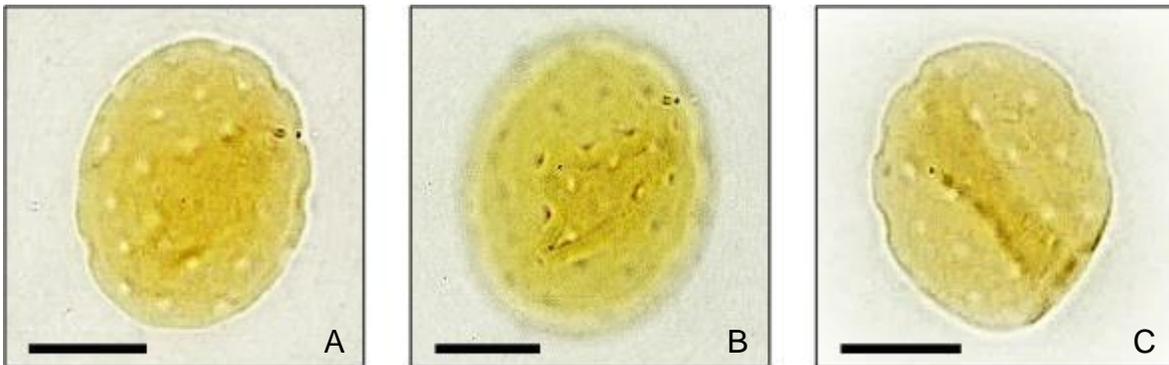


Figura 14. Morfología de los granos de polen de la Familia Amaranthaceae en la localidad de Tepactipan Hueytamalco, Puebla. A-C *Amaranthus* sp. A & B: vista polar; C: vista ecuatorial. Todas las observaciones se realizaron bajo microscopio de luz a una magnificación de 100x. En todos los casos la barra de escala corresponde a $10 \mu\text{m}$.

Familia Amaryllidaceae

Crinum sp. 1 (Fig. 15 A-C)

Los granos de polen de esta morfoespecie son mónadas, isopolares, con simetría bilateral, ámbito elíptico, forma oblada, con un eje ecuatorial de $74.26 \pm 1.09 \mu\text{m}$ de longitud y un eje polar de $42.4 \pm 1.32 \mu\text{m}$ de longitud, por lo que su tamaño es grande. El grosor de la exina es de $1 \pm 0 \mu\text{m}$. La ornamentación de la exina es reticulada y microequinada, con espínulas de $2.06 \pm 0.04 \mu\text{m}$ de longitud. Se distingue una apertura de tipo sulco con una anchura de $19.73 \pm 1.4 \mu\text{m}$ y cuya longitud se extiende a lo largo de todo el eje polar.

En comparación con estudios anteriores (Meerow y Dehgan, 1988; Willard *et al.*, 2004), la descripción morfológica coincide en todos los caracteres estudiados excepto en el grosor de la exina, siendo mayor de 3.6 μm , y a nivel género no se encontraron datos del relieve, pero a nivel familia sí coincide (Meerow y Dehgan, 1988).

Rhodophiala sp.1 (Fig. 15 D-F)

Esta morfoespecie tiene granos de polen en mónadas, isopolares, con simetría bilateral, ámbito elíptico, forma oblada, con una longitud en el eje polar de $35.2 \pm 0.43 \mu\text{m}$ y de $81.13 \pm 1 \mu\text{m}$ en el eje ecuatorial, por lo que son de tamaño grande. El grosor de la exina es de $1.06 \pm 0.06 \mu\text{m}$. La ornamentación es reticulada y microequinada, con espínulas de $1.48 \pm 0.07 \mu\text{m}$ de longitud. Se distingue una apertura de tipo sulco cuya longitud se extiende a lo largo de todo el eje polar.

En comparación con estudios anteriores a nivel familia (Meerow y Dehgan, 1988; Willard *et al.*, 2004; Candido *et al.*, 2013; Singh *et al.*, 2017), ya que se desconocen datos a nivel género, la descripción morfológica coincide en todos los caracteres estudiados excepto en el grosor de la exina, siendo mayor de 2 μm .

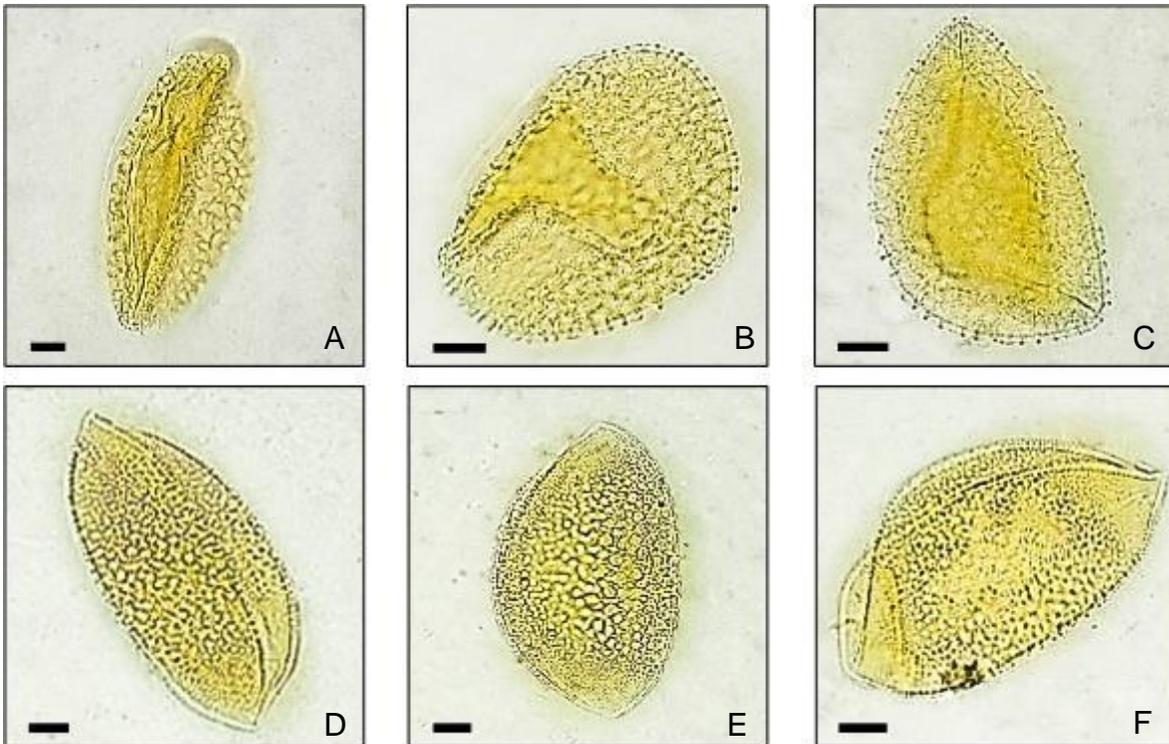


Figura 15. Morfología de los granos de polen de la Familia Amaryllidaceae en la localidad de Tepactipan Hueytamalco, Puebla. A-C: *Crinum* sp.; D-F: *Rhodophila* sp. A, C, D-F: vista ecuatorial; B: vista polar. Todas las observaciones se realizaron bajo microscopio de luz a una magnificación de 100x. En todos los casos la barra de escala corresponde a 10 μm .

Familia Apiaceae

Berula erecta (Fig. 16 A-C)

Los granos de polen de esta especie son mónadas, isopolares, con simetría bilateral, ámbito circular, forma prolada, en el eje ecuatorial miden $13.3 \pm 0.34 \mu\text{m}$ de longitud y en el eje polar miden $21.8 \pm 0.40 \mu\text{m}$, por lo que su tamaño es pequeño. La exina mide $1.93 \pm 0.06 \mu\text{m}$ de grosor. La ornamentación es rugulada. Los granos de polen son zonocolpados, presentan seis colpos en el eje ecuatorial. Los colpos tienen una longitud de $16.4 \pm 0.68 \mu\text{m}$.

En comparación con un estudio anterior (Bouchal, 2019), la descripción morfológica coincide solo en la forma y en la ornamentación; en los caracteres del

tamaño no coincide ya que es descrito como muy pequeño, con una exina de un grosor de 1 a 1.5 μm y con 3 aperturas de tipo colporo; en el caso de la polaridad, simetría y ámbito no hay datos.

Coriandrum sp.1 (Fig. 16 D-F)

El polen de esta morfoespecie es mónada, isopolar, con simetría bilateral, ámbito subtriangular, forma oblada, con un eje ecuatorial de $65.86 \pm 0.95 \mu\text{m}$ de longitud y un eje polar de $34.2 \pm 0.9 \mu\text{m}$ de longitud, por lo que su tamaño es grande. La exina tiene un grosor de $2.4 \pm 0.13 \mu\text{m}$. La ornamentación es rugulada con tres aperturas de tipo colporo. Los poros tienen un diámetro de $4.62 \pm 0.36 \mu\text{m}$ y en vista polar se aprecia una profundidad de $5.26 \pm 0.75 \mu\text{m}$.

En comparación con estudios anteriores (Ali-Chakass *et al.*, 2011; Shubharani *et al.*, 2013), la descripción morfológica coincide en la polaridad, simetría, la ornamentación, el tipo y número de aperturas; en cambio, la forma se describe como prolada, el ámbito es mencionado como triangular, con un grosor de exina 2 o 3 μm , el tamaño no se menciona a nivel género, pero a nivel familiar el tamaño es reportado como pequeño a mediano (De Leonardis *et al.*, 2009; Baczyński *et al.*, 2021).

Eryngium sp.1 (Fig. 16 G-I)

Los granos de polen de esta morfoespecie son mónadas, isopolar, con simetría bilateral, ámbito elíptico, forma prolada, con una longitud en el eje ecuatorial de $10.93 \pm 0.33 \mu\text{m}$, y de $22.46 \pm 0.36 \mu\text{m}$ en el eje polar, por lo que son de tamaño pequeño. La exina tiene un grosor de $1.6 \pm 0.13 \mu\text{m}$. La ornamentación es de tipo psilado. Se distingue una apertura de tipo colporo, en la que el colpo se extiende a lo largo de todo el eje polar y el poro tiene un diámetro de $2.06 \pm 0.11 \mu\text{m}$.

En comparación con estudios anteriores (Ferreira e Irgang, 1970; Ali-Chakass *et al.*, 2011), la descripción morfológica coincide en el tamaño, en la polaridad, la simetría, grosor de la exina y el tipo de apertura, la forma no coincide, siendo oblada, el relieve no se menciona a nivel género, pero a nivel familiar (De Leonardis *et al.*,

2009; Baczyński *et al.*, 2021), tampoco coincide ya que es descrito como reticulado o rugulado.

Hydrocotyle leucocephala (Fig. 17 A-C)

El polen de esta especie es mónada, isopolar, con simetría bilateral, ámbito cuadrangular, forma prolada, con una longitud de $13.71 \pm 0.18 \mu\text{m}$ en el eje ecuatorial y de $19.93 \pm 0.40 \mu\text{m}$ en el eje polar, por lo que su tamaño es pequeño. La exina tiene un grosor de $1.93 \pm 0.06 \mu\text{m}$, es rugulada, con una apertura de tipo colporo, en la cual el poro tiene un diámetro de $2.73 \mu\text{m}$ (± 0.11).

Se desconocen estudios a nivel especie, pero en comparación con un estudio anterior, a nivel género (Willard *et al.*, 2004), la descripción morfológica coincide en polaridad, simetría, tamaño, grosor de la exina y el tipo de apertura, el relieve no se menciona a nivel género, pero a nivel familiar (De Leonardis *et al.*, 2009; Baczyński *et al.*, 2021), tampoco coincide ya que es descrito como reticulado o rugulado.

Pimpinella sp.1 (Fig. 17 D-F)

El polen de esta morfoespecie es mónada, isopolar, con simetría bilateral, ámbito elíptico, forma prolada, con una longitud en el eje polar de $29.73 \pm 0.66 \mu\text{m}$ y de $14.3 \mu\text{m} \pm 0.51$ en el eje ecuatorial, por lo que su tamaño es mediano. La exina tiene un grosor de $1.73 \pm 0.15 \mu\text{m}$. La ornamentación es de tipo psilado. Se distingue tres aperturas de tipo colporo, en la que el colpo tiene una anchura de $3 \pm 0.21 \mu\text{m}$ justo en la parte del poro, mientras éste último tiene un diámetro de $2.26 \pm 0.18 \mu\text{m}$.

En comparación con estudios anteriores (Abebe, 1992; García-García *et al.*, 2000; Perveen y Qaiser, 2006), la descripción morfológica coincide en el ámbito, simetría, polaridad, tamaño, forma, grosor de la exina y el tipo de apertura; la ornamentación no coincide ya que se menciona como reticulada, estriada, rugulada, perforada o granulada.



Figura 16. Morfología de los granos de polen de la Familia Apiaceae en la localidad de Tepactipan Hueytamalco, Puebla. A-C: *Berula erecta*; D-F: *Coriandrum* sp.; G-I: *Eryngium* sp. A, C, F, G, & I: vista ecuatorial; B, D, E & H: vista polar. Todas las observaciones se realizaron bajo microscopio de luz a una magnificación de 100x. En todos los casos la barra de escala corresponde a 10 μ m.

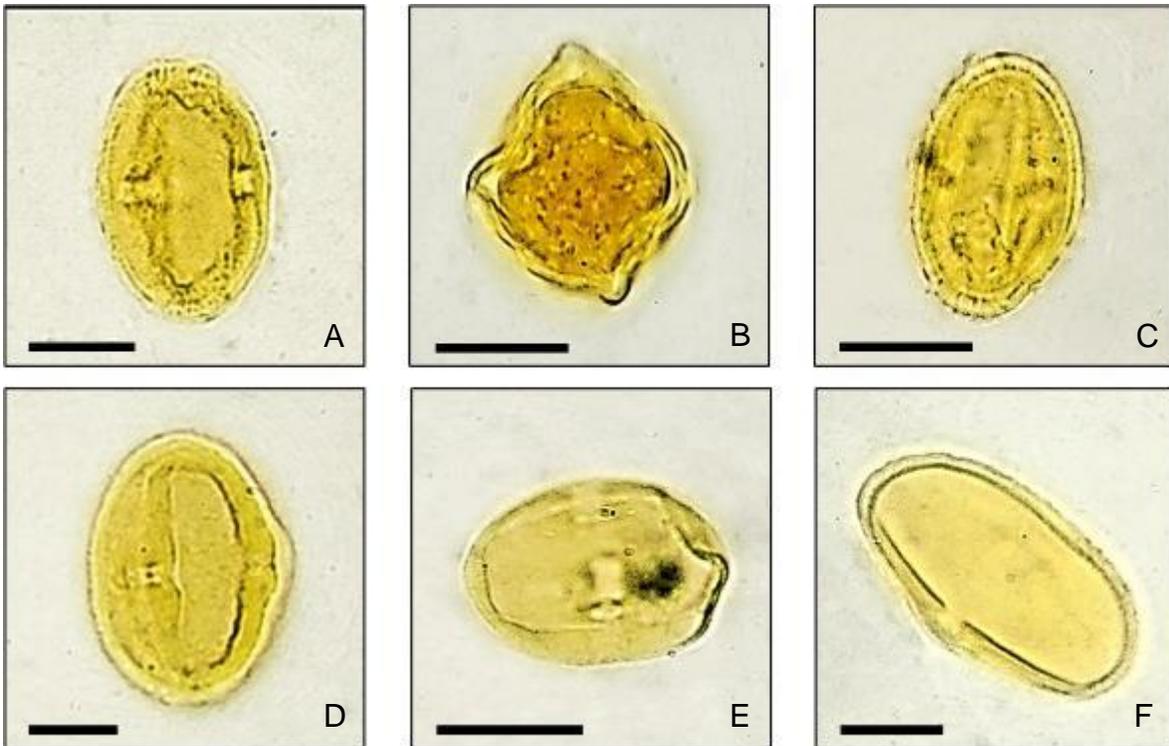


Figura 17. Morfología de los granos de polen de la Familia Apiaceae en la localidad de Tepactipan Hueytamalco, Puebla. A-C: *Hydrocotyle* sp.; D-F: *Pimpinella* sp. A, C, D & F: vista ecuatorial; B & E: vista polar. Todas las observaciones se realizaron bajo microscopio de luz a una magnificación de 100x. En todos los casos la barra de escala corresponde a 10 μm .

Familia Apocynaceae

Allamanda sp.1 (Fig. 18. A-C)

El polen de esta morfoespecie es mónada, isopolar, con simetría bilateral, ámbito subtriangular, forma oblada, con una longitud de $59.6 \pm 1.32 \mu\text{m}$ en el eje ecuatorial y de $34.33 \pm 1.12 \mu\text{m}$ en el eje polar, por lo que es de tamaño grande. La exina tiene un grosor de $3.13 \pm 0.13 \mu\text{m}$. La ornamentación es rugulada. Se distinguen 3 aperturas de tipo colporo, del cual el diámetro es de $6.82 \pm 0.20 \mu\text{m}$ y su profundidad es de $3.93 \pm 0.10 \mu\text{m}$.

En comparación con estudios anteriores (Devarkar, 2011; Da Silva *et al.*, 2014), solo no coincide en la forma que es descrita como esferoidal, grosor de la exina, ya que se reporta que esta debe ser de 2.5 μm , y en la simetría que es radial.

Asclepias curassavica (Fig. 18. D-F)

Esta especie tiene polen en mónada isopolar, con simetría radial, ámbito circular, forma esférica, con un diámetro promedio de $53 \pm 0.77 \mu\text{m}$, por lo que su tamaño es grande. El grosor de la exina es de $3.2 \pm 0.14 \mu\text{m}$, son granos de polen psilados. El polen es zonocolpado, con 11 colpos.

En comparación con un estudio anterior a nivel especie (Dabbub *et al.*, 2020) y estudios anteriores a nivel género (Devarkar, 2011; Yu y Yi, 2019; Linn, 2020), se menciona que los granos deben estar en la unidad polínica de tipo polinio. Solo en los estudios de Yu y Yi (2019) y Linn (2020), se describe al grano de polen solo, coincidiendo en la forma, mientras que el tamaño es mencionado como pequeño. A comparación con descripciones familiares (Rao y Ling, 1974; Absy, 1975; Moar *et al.*, 2011; Da Silva *et al.*, 2020) coincide en el tamaño y el grosor de la exina, mientras que el número y tipo de apertura no coincidió ni a nivel familiar, siendo los reportados 3 o 4 poro o colporo.

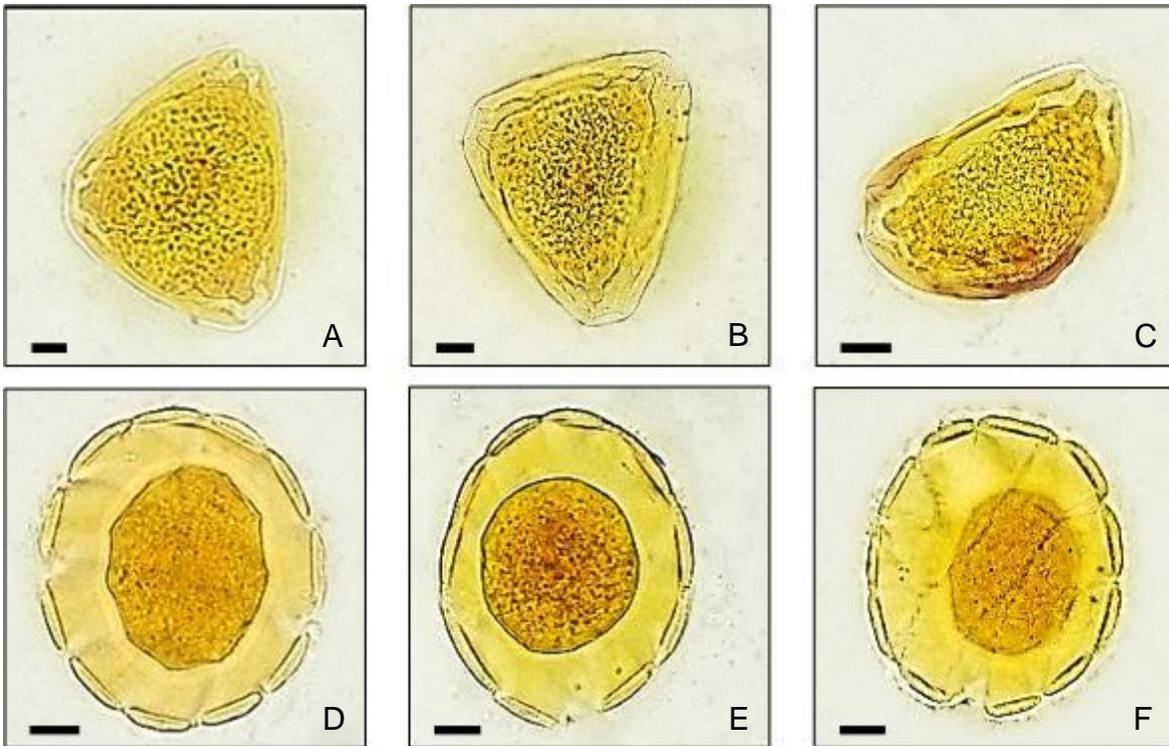


Figura 18. Morfología de los granos de polen de la Familia Apocynaceae en la localidad de Tepactipan Hueytamalco, Puebla. A-C: *Allamanda* sp. A & B: vista polar. C: vista ecuatorial. D-F: *Asclepias curassavica*, vista isopolar. Todas las observaciones se realizaron bajo microscopio de luz a una magnificación de 100x. En todos los casos la barra de escala corresponde a 10 μm

Familia Araceae

Spathiphyllum sp.1 (Fig. 19 A-C)

El polen de esta morfoespecie es mónada, isopolar, con simetría bilateral, ámbito elíptico, forma oblada, con una longitud de $15.6 \pm 0.71 \mu\text{m}$ en el eje polar y $28 \pm 0.85 \mu\text{m}$ en el ecuatorial, por lo que su tamaño es mediano. La exina mide $1.33 \pm 0.12 \mu\text{m}$ de grosor. La ornamentación es estriada. Se distingue una apertura de tipo sulco, con una longitud de $24.8 \pm 1.01 \mu\text{m}$.

En comparación con un estudio anterior (Zavada, 1983), coinciden en el tipo de apertura, pero en descripciones a nivel familiar (Rao y Ling, 1974; Grayum, 1986;

Furness y Rudall, 1999; Willard *et al.*, 2004; Shubharani *et al.*, 2013; Mercado-Gómez *et al.*, 2015; Da Silva *et al.*, 2020), coinciden en los demás caracteres.

Syngonium sp.1 (Fig. 19 D-F)

El polen de esta morfoespecie es mónada, isopolar, con simetría radial, ámbito circular, forma oblada, con una longitud de $29.73 \pm 0.89 \mu\text{m}$ en el eje polar y $38.3 \pm 0.63 \mu\text{m}$ en el eje ecuatorial, por lo que es de tamaño mediano. La exina tiene un grosor de $3.06 \pm 0.11 \mu\text{m}$, son psilados. El polen es monosulcado; el sulco tiene un margen (un engrosamiento de la exina en el contorno de este) y una longitud de $28.73 \pm 0.69 \mu\text{m}$.

En comparación con un estudio anterior (Bogner y Gonçalves, 2005), coinciden en el tamaño y en el relieve, pero en descripciones a nivel familiar (Rao y Ling, 1974; Grayum, 1986; Furness y Rudall, 1999; Willard *et al.*, 2004; Shubharani *et al.*, 2013; Mercado-Gómez *et al.*, 2015; Da Silva *et al.*, 2020), coinciden en los demás caracteres.

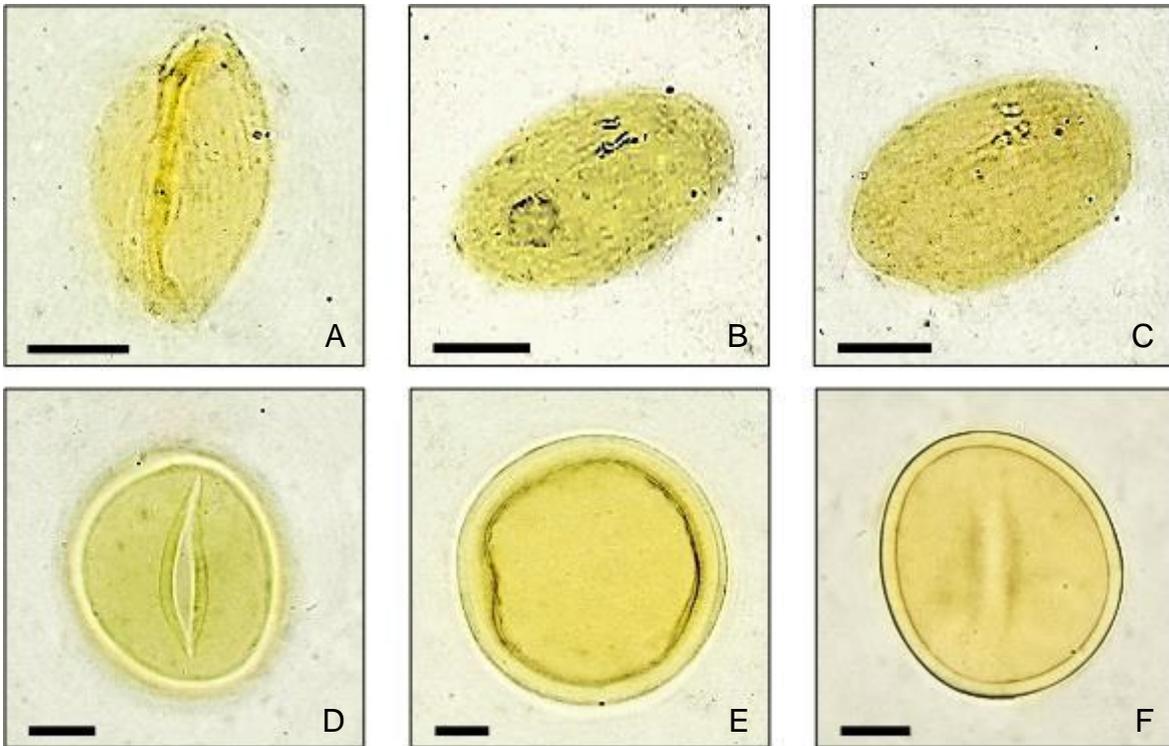


Figura 19. Morfología de los granos de polen de la Familia Araceae en la localidad de Tepactipan Hueytamalco, Puebla. A-C: *Spathiphyllum* sp., vista ecuatorial. D-F: *Sygonium* sp. D & F: vista ecuatorial; E: vista polar. Todas las observaciones se realizaron bajo microscopio de luz a una magnificación de 100x. En todos los casos la barra de escala corresponde a 10 μm .

Familia Araliaceae

Dendropanax arboreus (Fig. 20 A-C)

Los granos de polen de esta especie son mónadas, isopolares, con una simetría radial, ámbito circular, forma esferoidal, con un diámetro de $9.86 \pm 0.09 \mu\text{m}$, por lo que es de tamaño muy pequeño. La exina tiene un grosor de $1.06 \pm 0.06 \mu\text{m}$. La ornamentación es perforada. El polen es zonocolpado, con seis colpos que se extienden a lo largo del eje polar.

En comparación con estudios anteriores (Sosa, 1983; Landi y Gasparino, 2018; Fontes *et al.*, 2020), coinciden en la forma y ornamentación, ámbito, polaridad, simetría, pero difiere en el tamaño, siendo mediano, en el grosor de la exina siendo

2.6 a 6 μm y en las aperturas que son reportadas como de 3 a 6 colporado, aunque a en descripciones a nivel familia (Wodehouse, 1932; Absy, 1975; Tseng y Shoup, 1978; Moar *et al.*, 2011; Montoya-Pfeiffer *et al.*, 2014; Schüler y Hemp, 2016) sí coinciden en el número y tipo de apertura.

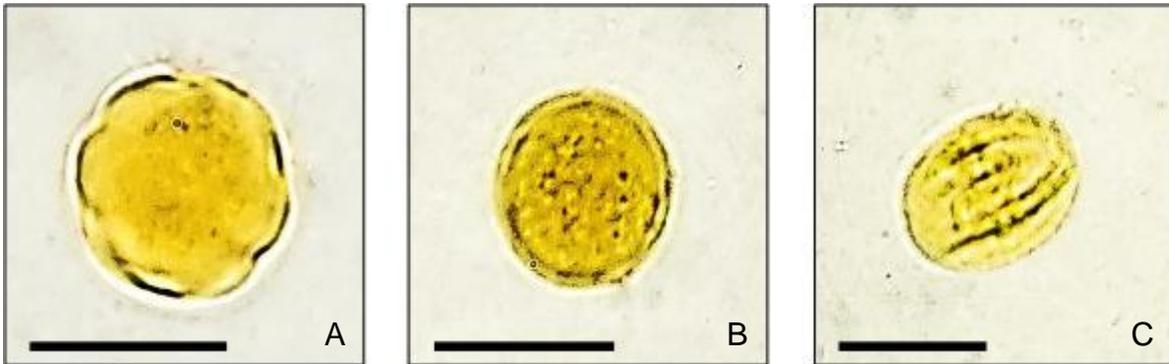


Figura 20. Morfología de los granos de polen de *Dendropanax arboreus* (Araliaceae) en la localidad de Tepactipan Hueytamalco, Puebla. A & B: vista polar; C: vista ecuatorial. Todas las observaciones se realizaron bajo microscopio de luz a una magnificación de 100x. En todos los casos la barra de escala corresponde a 10 μm .

Familia Asteraceae

Bidens sp. 1 (Fig. 21 A-C)

El grano de polen de esta morfoespecie es mónada, isopolar, con simetría radial, ámbito circular, forma esferoidal, con un diámetro de $12.8 \pm 0.45 \mu\text{m}$, por lo que su tamaño es pequeño. El grosor de la exina es de $2.1 \pm 0.17 \mu\text{m}$. La ornamentación es equinada, con espinas de $3.44 \pm 0.08 \mu\text{m}$ de longitud. La distancia entre las espinas es de $4.02 \pm 0.07 \mu\text{m}$. Los granos de polen son triporados.

Bidens sp. 2 (Fig. 21 D-F)

Los granos de polen de esta morfoespecie son mónadas, isopolares, con simetría radial, ámbito circular, forma esferoidal, con un diámetro de $16.53 \pm 0.21 \mu\text{m}$, por lo que son de tamaño pequeño. La exina tiene un grosor de $1.13 \pm 0.09 \mu\text{m}$. La ornamentación es de tipo equinado, en el cual las espinas tienen una longitud de 3.55

$\pm 0.08 \mu\text{m}$. La distancia entre espinas es de $4.66 \pm 0.09 \mu\text{m}$. Los granos de polen son triporados.

En comparación con estudios anteriores (Tadesse *et al.*, 1995; Torres, 2000; Willard *et al.*, 2004; Da Silva *et al.*, 2014; Schüller y Hemp, 2016), coinciden en la polaridad, simetría, ámbito, tamaño, la forma, los elementos esculturales, pero difiere en grosor de la exina siendo mayor de $2.23 \mu\text{m}$, en el relieve que es descrito como perforado.

Conoclinium coelestinum (Fig. 21 G-I)

El polen es mónada, isopolar, con simetría radial, ámbito subtriangular, forma esferoidal, con un diámetro de $11.66 \pm 0.57 \mu\text{m}$, por lo que su tamaño es pequeño. La exina tiene un grosor de $1.43 \pm 0.12 \mu\text{m}$. con elementos esculturales tipo espinas de una longitud de $3.26 \pm 0.06 \mu\text{m}$. La distancia entre espinas es de $3.62 \pm 0.07 \mu\text{m}$. El polen es tricolporado

En comparación con un estudio anterior (Willard *et al.*, 2004), hay coincidencia en todos los caracteres a excepción del grosor de la exina siendo $2.3 \mu\text{m}$.

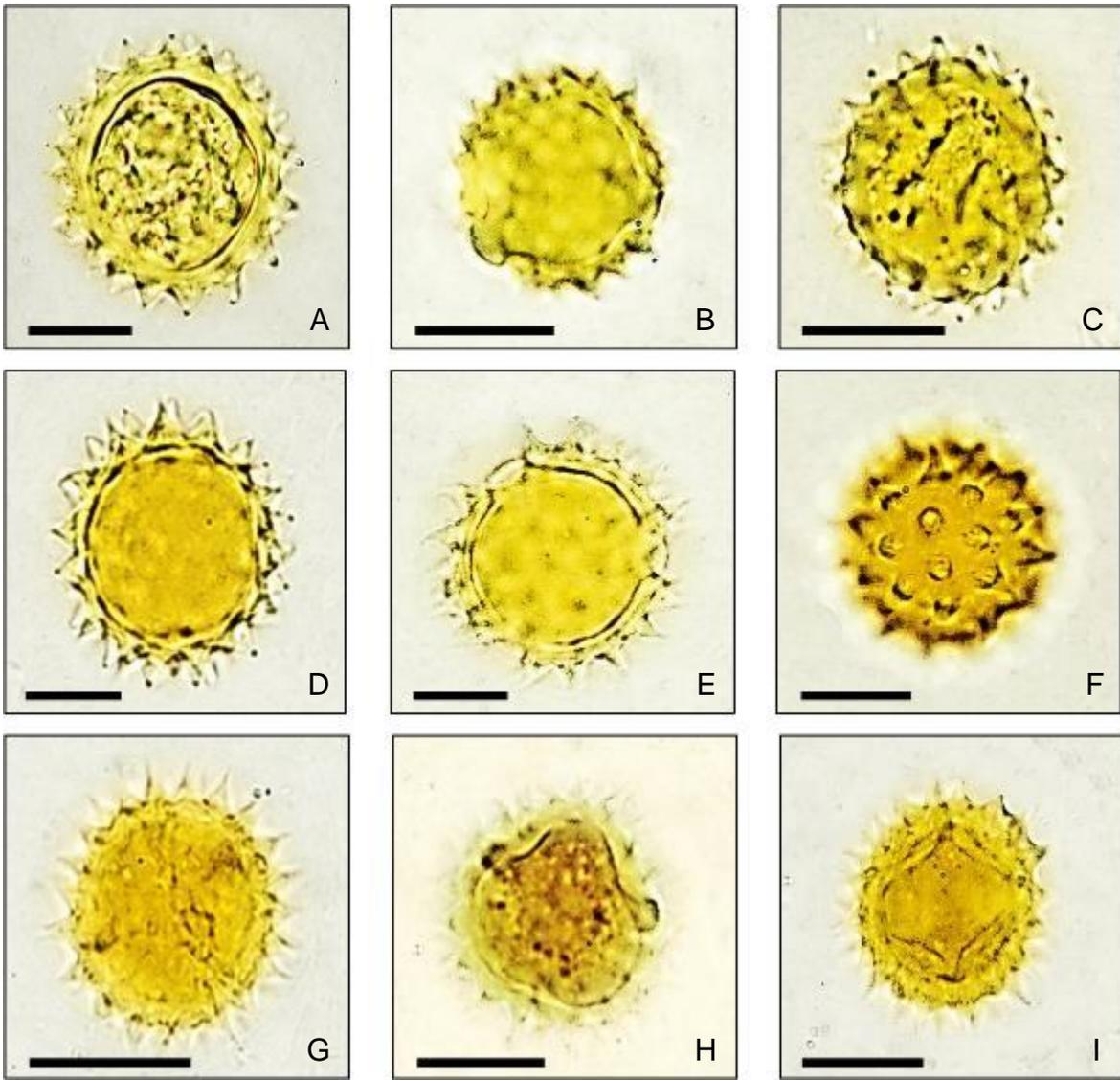


Figura 21. Morfología de los granos de polen de la Familia Asteraceae en la localidad de Tepactipan Hueytamalco, Puebla. A-C: *Bidens* sp. 1; D-F: *Bidens* sp. 2; G-I: *Conoclinium coelestinum*. A, C, D, F, G, & I: vista ecuatorial; B, E & H: vista polar. Todas las observaciones se realizaron bajo microscopio de luz a una magnificación de 100x. En todos los casos la barra de escala corresponde a 10 μ m.

Dahlia sp.1 (Fig. 22 A-C)

Los granos de polen son mónadas, isopolares, con simetría radial, ámbito circular, forma esférica, con un diámetro promedio de $20.26 \mu\text{m}$ (± 0.5), de tamaño pequeño. La exina tiene un grosor de $1.2 \mu\text{m}$ (± 0.14), la ornamentación es equinada, donde las espinas tienen una longitud de $5.91 \mu\text{m}$ (± 0.15) y la distancia entre ellas es de $6.11 \mu\text{m}$ (± 0.15), los granos de polen de esta morfoespecie son inaperturados.

En comparación con estudios anteriores (Singh *et al.*, 2017; Abbas y Suciato, 2020; Abhivivek *et al.*, 2021), coinciden en el tamaño, la forma, los elementos esculturales, pero difiere en el grosor de la exina siendo mayor a $1.5 \mu\text{m}$, en descripciones a nivel familia (Absy, 1975; Lin *et al.*, 2005; Daşkin e Yilmaz, 2009; Mercado-Gómez *et al.*, 2015; Singh *et al.*, 2017; Webb *et al.*, 2018; Da Silva *et al.*, 2020) coinciden en ser inaperturadas, pero en el caso del relieve es reportada como reticulada o perforada.

Helenium sp.1 (Fig. 22 D-F)

Esta morfoespecie tiene granos de polen en mónadas, isopolar, con simetría radial, ámbito circular, tamaño muy pequeño, de forma esferoidal, con un diámetro de $7 \pm 0.16 \mu\text{m}$. La exina tiene un grosor de $1 \pm 0.0 \mu\text{m}$. La ornamentación es equinada. Las espinas tienen una longitud de $3.33 \pm 0.13 \mu\text{m}$ y están separadas entre sí por una distancia de $4.08 \pm 0.11 \mu\text{m}$. Los granos de polen son inaperturados.

No se tienen registros de estudios anteriores a nivel género, pero en descripciones familiares (Absy, 1975; Lin *et al.*, 2005; Daşkin e Yilmaz, 2009; Mercado-Gómez *et al.*, 2015; Singh *et al.*, 2017; Webb *et al.*, 2018; Da Silva *et al.*, 2020), coinciden en todos los caracteres a excepción del grosor de la exina y el relieve, los cuales son descritos como mayor a $1.5 \mu\text{m}$ y reticulado o perforado.

Mikania sp. 1 (Fig. 22 G-I)

Los granos de polen son mónadas, isopolares, con simetría bilateral, ámbito triangular, forma prolada, la longitud del eje ecuatorial es de $0.33 \pm 0.28 \mu\text{m}$, mientras que la de eje polar es de $14.06 \pm 0.37 \mu\text{m}$, por lo que son de tamaño pequeño. La

exina tiene un grosor de $1.06 \pm 0.06 \mu\text{m}$. La ornamentación es equinada. Las espinas tienen una longitud de $2.62 \pm 0.7 \mu\text{m}$ y están separadas entre sí por una distancia de $3.75 \pm 0.09 \mu\text{m}$. Los granos de polen son tricolporados.

En comparación con estudios anteriores (Torres, 2000; Willard *et al.*, 2004; Montoya-Pfeiffer *et al.*, 2014), coinciden en la polaridad, el tamaño, los elementos esculturales, en el tipo y número de apertura, en el caso de la forma coincide, pero en descripciones a nivel de familia (Absy, 1975; Lin *et al.*, 2005; Daşkin e Yilmaz, 2009; Mercado-Gómez *et al.*, 2015; Singh *et al.*, 2017; Webb *et al.*, 2018; Da Silva *et al.*, 2020), el ámbito es descrito como circular, la simetría como radial, el grosor de la exina es reportada como mayor a $2.1 \mu\text{m}$, y el relieve es reportado como escábrido.

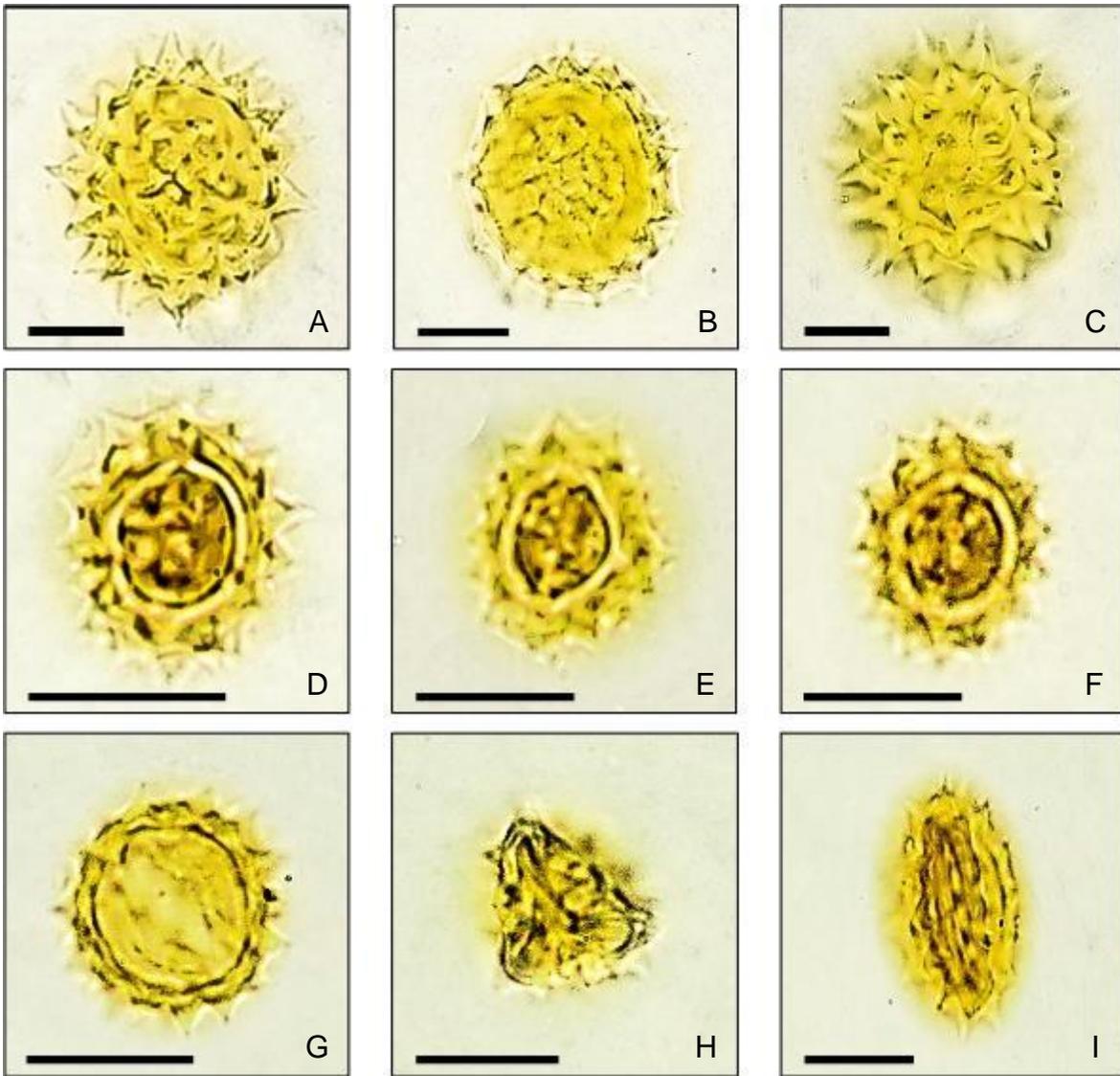


Figura 22. Morfología de los granos de polen de la Familia Asteraceae en la localidad de Tepactipan Hueytamalco, Puebla. A-C: *Dahlia* sp., vista isopolar. D-F: *Helenium* sp., vista isopolar. G-I: *Mikania* sp. G & I: vista ecuatorial; H: vista polar. Todas las observaciones se realizaron bajo microscopio de luz a una magnificación de 100x. En todos los casos la barra de escala corresponde a 10 μm .

Parthenium hysterophorus (Fig. 23 A-C)

Esta especie presenta polen en mónadas, isopolares, con simetría radial, ámbito subtriangular, forma esferoidal, con un diámetro de $9.33 \pm 0.18 \mu\text{m}$, por lo que son de tamaño muy pequeño. La exina tiene un grosor de $1.2 \pm 0.10 \mu\text{m}$. La ornamentación es equinada. Las espinas tienen una longitud de $2.75 \pm 0.06 \mu\text{m}$, y están separadas entre sí por una distancia de $3.42 \pm 0.08 \mu\text{m}$. Los granos de polen de esta especie son inaperturados.

En comparación con estudios anteriores (Zafar *et al.*, 2006, 2007; Devarkar, 2011; Basarkar, 2017; Ahmad *et al.*, 2019), coinciden en el tamaño, la forma y los elementos esculturales; mientras que el ámbito es descrito como circular, el grosor de la exina es de $1.75\text{-}3.8 \mu\text{m}$, el relieve es reportado como escábrido y se mencionan 3 aperturas de tipo colporo.

Picris sp. 1 (Fig. 23 D-F)

Los granos de polen son mónadas, isopolares, con simetría radial, ámbito circular, forma esferoidal, con un diámetro de $11.8 \pm 0.21 \mu\text{m}$, por lo que son de tamaño pequeño. La exina tiene un grosor de $2.06 \pm 0.11 \mu\text{m}$. La ornamentación es de tipo equinada, en el cual las espinas tienen una longitud de $2.7 \pm 0.06 \mu\text{m}$ y se encuentran separadas entre sí por una distancia de $3.51 \pm 0.07 \mu\text{m}$. Las aperturas son de tipo poro, cada grano de polen tiene tres poros.

En comparación con estudios anteriores (Zeleznač, 1975; Tellería, 1995), coinciden en la polaridad, simetría, ámbito, el tamaño, la forma y los elementos esculturales; en el caso del grosor de la exina, tipo y número de apertura coinciden, pero en descripciones a nivel de familia (Absy, 1975; Lin *et al.*, 2005; Daşkin e Yilmaz, 2009; Mercado-Gómez *et al.*, 2015; Singh *et al.*, 2017; Webb *et al.*, 2018; Da Silva *et al.*, 2020), finalmente, el relieve no coincide ya que es reportado como reticulado o perforado (Lin *et al.*, 2005; Da Silva *et al.*, 2020).

Simsia sp. 1 (Fig. 23 G-I)

Los granos de polen son mónadas, isopolares, con simetría radial, ámbito subtriangular, forma esferoidal, con un diámetro de $12.46 \pm 0.25 \mu\text{m}$, por lo que son de tamaño pequeño. La exina tiene un grosor de $1.96 \pm 0.07 \mu\text{m}$. La ornamentación es de tipo equinada. Las espinas tienen una longitud de $3.55 \pm 0.09 \mu\text{m}$, y se encuentran separadas entre sí por una distancia de $5.02 \pm 0.09 \mu\text{m}$. Los granos de polen son triporados.

No se conocen estudios anteriores a nivel género, pero en comparación con descripciones a nivel familia (Absy, 1975; Lin *et al.*, 2005; Daşkin e Yilmaz, 2009; Mercado-Gómez *et al.*, 2015; Singh *et al.*, 2017; Webb *et al.*, 2018; Da Silva *et al.*, 2020), coincide en todos los caracteres, a excepción del relieve que es descrito como reticulado o perforado.

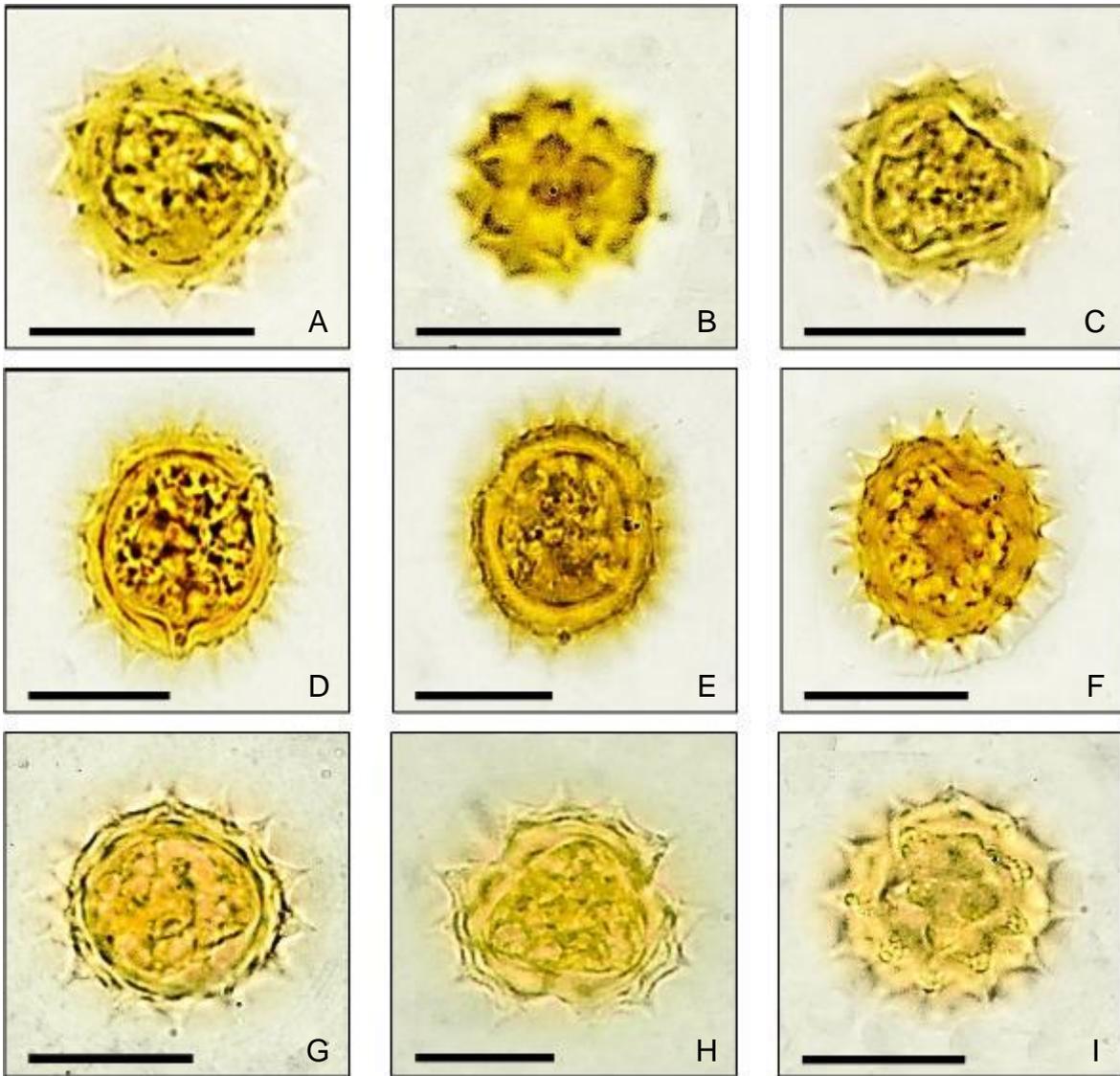


Figura 23. Morfología de los granos de polen de la Familia Asteraceae en la localidad de Tepactipan Hueytamalco, Puebla. A-C: *Parthenium hysterophorus*, vista isopolar. D-F: *Picris* sp.; G-I: *Simsia* sp. D, E & H: vista polar; F, G & I: vista ecuatorial. Todas las observaciones se realizaron bajo microscopio de luz a una magnificación de 100x. En todos los casos la barra de escala corresponde a 10 μm .

Tagetes sp. 1 (Fig. 24 A-C)

Los granos de polen son mónadas, isopolares, con simetría radial, ámbito circular, esferoidales, tienen un diámetro de $22.6 \pm 0.27 \mu\text{m}$, por lo que son de tamaño pequeño. La exina tiene un grosor de $2.06 \pm 0.15 \mu\text{m}$. La ornamentación es equinada. Las espinas tienen una longitud de $6.24 \pm 0.14 \mu\text{m}$ y se encuentran separadas entre sí por una distancia de $5.51 \pm 0.11 \mu\text{m}$, el polen es tricolporado.

En comparación con estudios anteriores (Torres, 2000; Osman, 2011; Shubharani *et al.*, 2013; Schüler y Hemp, 2016), coinciden en la polaridad, simetría, ámbito, la forma, los elementos esculturales, tipo y número de apertura, pero en descripciones a nivel de familia (Absy, 1975; Lin *et al.*, 2005; Daşkin e Yilmaz, 2009; Mercado-Gómez *et al.*, 2015; Singh *et al.*, 2017; Webb *et al.*, 2018; Da Silva *et al.*, 2020) coinciden el tamaño, el grosor de la exina, sin embargo, el relieve es descrito como perforado.

Verbesina sp. 1 (Fig. 24 D-F)

Esta morfoespecie tiene granos de polen en mónadas, isopolares, con simetría radial, ámbito circular, forma esferoidal, con un diámetro de $14.93 \pm 0.28 \mu\text{m}$, por lo que su tamaño es pequeño. El grosor de la exina es de $1.56 \pm 0.08 \mu\text{m}$. La ornamentación es de tipo equinada. Las espinas tienen una longitud de $4.06 \pm 0.08 \mu\text{m}$ y se encuentran separadas entre sí por una distancia de $4.48 \pm 0.08 \mu\text{m}$. Los granos de polen son triporados.

En comparación con estudios anteriores (Torres, 2000; Harker y Jiménez-Reyes, 2002; Moreira *et al.*, 2019), coinciden en el polaridad, simetría, ámbito, tamaño, la forma, los elementos esculturales, el número de apertura, mientras que en descripciones a nivel de familia (Absy, 1975; Lin *et al.*, 2005; Daşkin e Yilmaz, 2009; Mercado-Gómez *et al.*, 2015; Singh *et al.*, 2017; Webb *et al.*, 2018; Da Silva *et al.*, 2020) coinciden en el grosor de la exina; sin embargo, el relieve es descrito como perforado y las aperturas son colporos.

Vernonia sp. 1 (Fig. 24 G-I)

Esta morfoespecie tiene granos de polen en mónadas, isopolar, con simetría radial, ámbito subtriangular, forma esferoidal, con un diámetro de $9.53 \pm 0.23 \mu\text{m}$, por lo que su tamaño es muy pequeño. La exina tiene un grosor de $1 \pm 0.0 \mu\text{m}$. La ornamentación es de tipo equinada. Las espinas tienen una longitud de $2.31 \pm 0.06 \mu\text{m}$, separadas entre sí por una distancia de $2.65 \pm 0.06 \mu\text{m}$. Se distinguen tres aperturas de tipo colporo.

En comparación con estudios anteriores (Vasanthi *et al.*, 1993; Torres, 2000; Devarkar, 2011; Ramírez-Arriaga *et al.*, 2016; Schüller y Hemp, 2016; Basarkar, 2017), coinciden en polaridad, simetría, la forma, en los elementos esculturales y en el tipo y número de aperturas, mientras que en descripciones a nivel de familia (Absy, 1975; Lin *et al.*, 2005; Daşkin e Yilmaz, 2009; Mercado-Gómez *et al.*, 2015; Singh *et al.*, 2017; Webb *et al.*, 2018; Da Silva *et al.*, 2020) coinciden en el tamaño; sin embargo, el ámbito es descrito como circular, el relieve es descrito como perforado, escábrido, o reticulado y el grosor de la exina es de 1.5 a 5 μm .

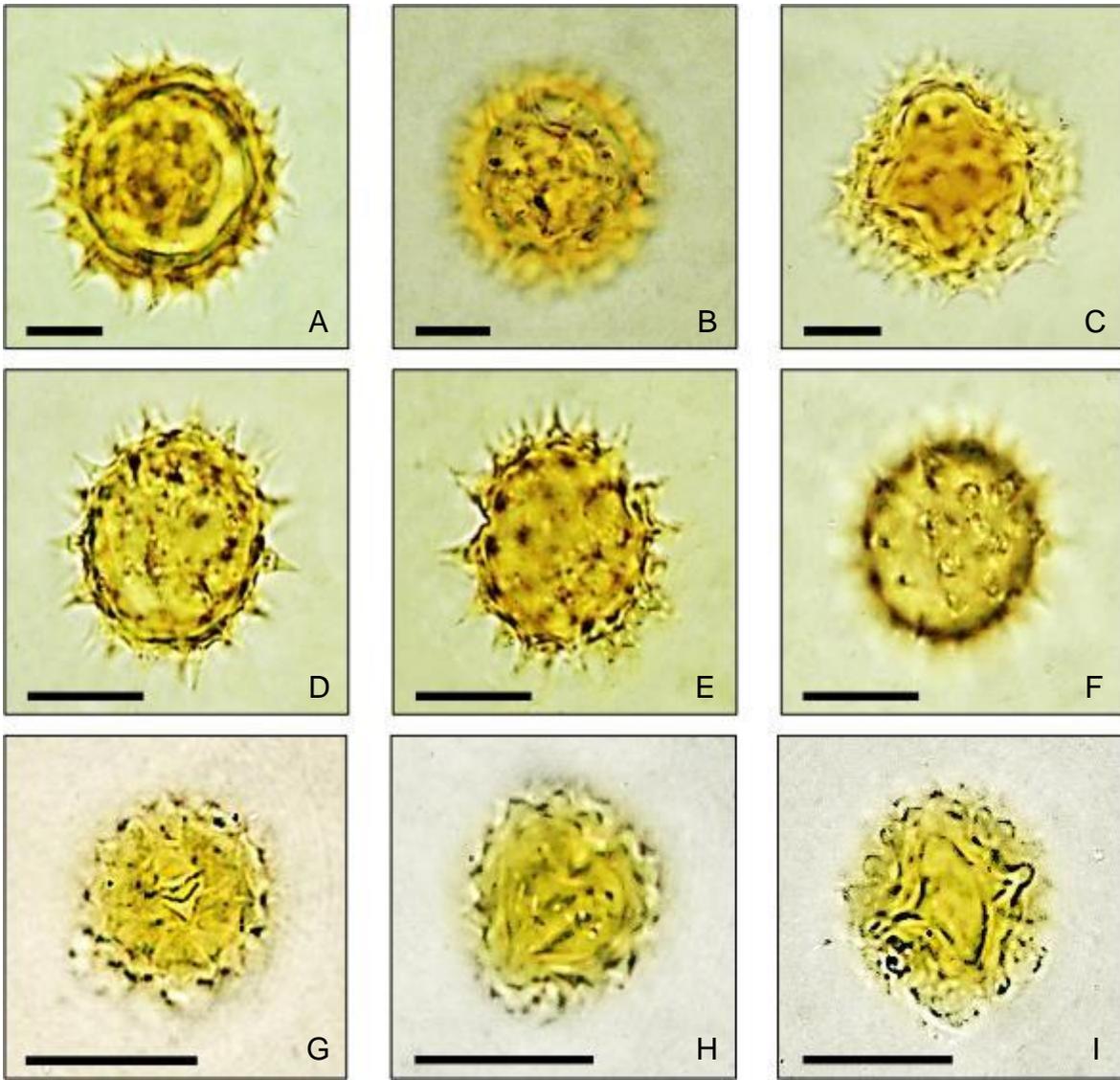


Figura 24. Morfología de los granos de polen de la Familia Asteraceae en la localidad de Tepactipan Hueytamalco, Puebla. A-C: *Tagetes* sp.; D-F: *Verbesina* sp.; G-I: *Vernonia* sp. A, B, E & H: vista polar; C, D, F, G & H: vista ecuatorial. Todas las observaciones se realizaron bajo microscopio de luz a una magnificación de 100x. En todos los casos la barra de escala corresponde a 10 µm.

Zinnia sp. 1 (Fig. 25 A-C)

Esta morfoespecie tiene polen en mónadas, isopolares, con simetría radial, ámbito circular, forma esferoidal, con un diámetro de $14.8 \pm 0.35 \mu\text{m}$, por lo que son de tamaño pequeño. La exina tiene un grosor de $2.3 \pm 0.13 \mu\text{m}$. La ornamentación es equinada. Las espinas tienen una longitud de $3.8 \pm 0.11 \mu\text{m}$, separadas entre sí por una distancia de $4.6 \pm 0.10 \mu\text{m}$. El polen es triporada.

En comparación con estudios anteriores (Basarkar, 2017; Singh *et al.*, 2017), coinciden en la polaridad, simetría, el tamaño, la forma, en los elementos esculturales y en el tipo de aperturas, mientras que en descripciones a nivel de familia (Absy, 1975; Lin *et al.*, 2005; Daşkin e Yilmaz, 2009; Mercado-Gómez *et al.*, 2015; Singh *et al.*, 2017; Webb *et al.*, 2018; Da Silva *et al.*, 2020) coinciden en el grosor de la exina y el número de apertura, sin embargo, el relieve es descrito como perforado o reticulado.

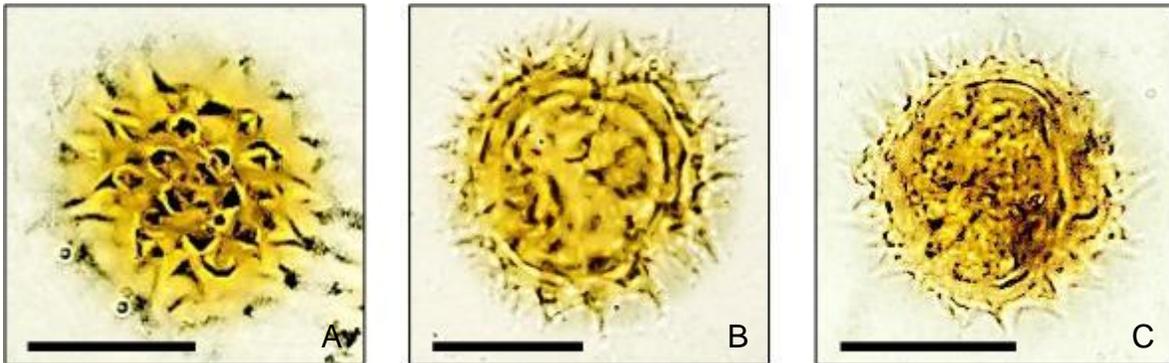


Figura 25. Morfología de los granos de polen de la Familia Asteraceae en la localidad de Tepactipan Hueytamalco, Puebla. A-C: *Zinnia* sp. A & C: vista ecuatorial; B: vista polar. Todas las observaciones se realizaron bajo microscopio de luz a una magnificación de 100x. En todos los casos la barra de escala corresponde a $10 \mu\text{m}$.

Familia Balsaminaceae

Impatiens sp. 1 (Fig. 26 A-C)

El polen de esta especie está en mónadas, isopolares, con simetría bilateral, ámbito circular, forma prolada, con una longitud de $26.66 \pm 1.83 \mu\text{m}$ en el eje ecuatorial y de

29.26 ± 0.83 µm en el eje polar, por lo que su tamaño es mediano. La exina tiene un grosor de 1.26 ± 0.11 µm. La ornamentación es reticulada. Se distinguen cinco aperturas de tipo colpo, los cuales tienen una longitud de 32.4 ± 1.65 µm.

En comparación con estudios anteriores (Rao y Ling, 1974; Gálvez y Ubera, 1985; Montoya-Pfeiffer *et al.*, 2014; Schüler y Hemp, 2016; Da Silva *et al.*, 2020), coinciden en polaridad, simetría, el tamaño, el grosor de la exina, el relieve y en el tipo; sin embargo, el ámbito es descrito cuadrangular, la forma es descrita como prolada, se describen elementos esculturales del tipo espínula y es tri o tetra aperturado.

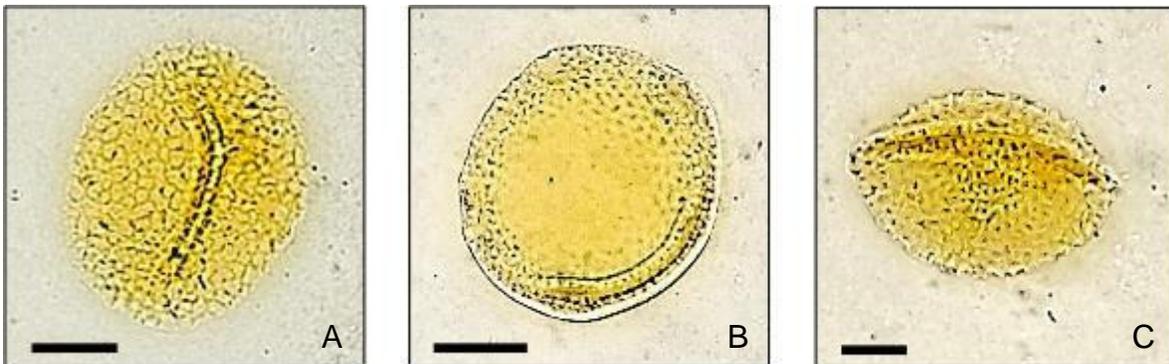


Figura 26. Morfología de los granos de polen de *Impatiens* sp. (Balsaminaceae) en la localidad de Tepactipan Hueytamalco, Puebla. A & C: vista ecuatorial; B: vista polar. Todas las observaciones se realizaron bajo microscopio de luz a una magnificación de 100x. En todos los casos la barra de escala corresponde a 10 µm.

Familia Begoniaceae

Begonia cucullata (Fig. 27 A-C)

Los granos de polen de esta especie son mónadas, isopolares, con simetría bilateral, ámbito elíptico, forma prolada, tienen una longitud de 8.6 ± 0.28 µm el eje ecuatorial y de 19.66 ± 0.58 µm en el eje polar, por lo que su tamaño es pequeño. La exina tiene un grosor de 1 ± 0.0 µm. La ornamentación es de tipo psilado. Se distingue una apertura de tipo colporo; la longitud del colporo es de 18.33 ± 0.41 µm, mientras que el diámetro del poro es de 1.93 ± 0.15 µm.

En comparación con estudios anteriores (Montoya-Pfeiffer *et al.*, 2014; Schüler y Hemp, 2016; Fauzia *et al.*, 2019), coinciden con todos los caracteres, a excepción de la simetría que es descrita como radial, el tipo y número de apertura; ya que son descritos como tricolpados; y en el caso del grosor de la exina no hay datos para la especie, pero sí coincide a nivel género (Schüler y Hemp, 2016).

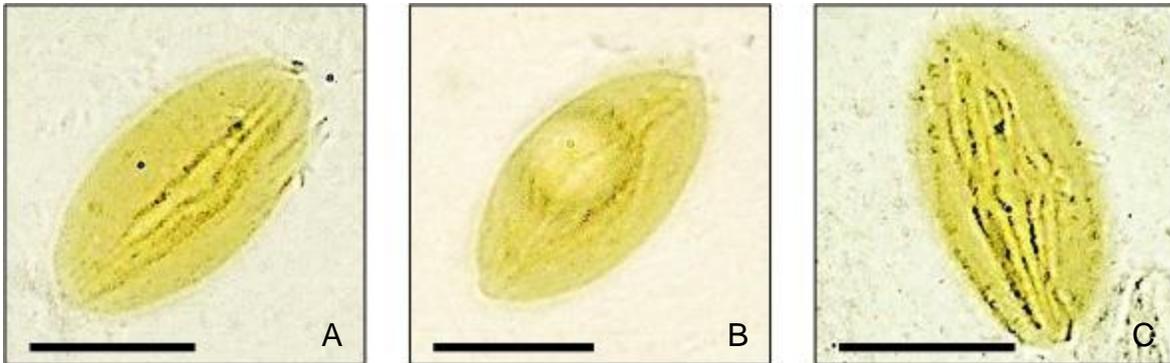


Figura 27. Morfología de los granos de polen de la Familia Begoniaceae en la localidad de Tepactipan Hueytamalco, Puebla. A-C: *Begonia cucullata*, vista ecuatorial. Todas las observaciones se realizaron bajo microscopio de luz a una magnificación de 100x. En todos los casos la barra de escala corresponde a 10 µm.

Familia Bignoniaceae

Campsis sp. 1 (Fig. 28 A-C)

Esta morfoespecie tiene granos de polen en mónadas, isopolares, con simetría bilateral, ámbito circular, forma esférica, con un diámetro de $20.3 \pm 0.47 \mu\text{m}$, por lo que son de tamaño pequeño. La exina tiene un grosor de $1 \pm 0.0 \mu\text{m}$. Se observa una ornamentación reticulada. Los granos de polen son tricolpado, que se extienden a lo largo del eje polar.

En comparación con un estudio anterior (Schüler y Hemp, 2016), coincide en la ornamentación, el tipo y número de aperturas, en el caso de las descripciones a nivel familiar (Rao y Ling, 1974; Gálvez y Ubera, 1985; Shubharani *et al.*, 2013; Da Silva *et al.*, 2014, 2020; Montoya-Pfeiffer *et al.*, 2014; Mercado-Gómez *et al.*, 2015; Singh *et al.*, 2017; Yang *et al.*, 2020) coinciden en la forma; en el caso del tamaño es

reportado como mediano, con una exina de más de $1.6 \mu\text{m}$, con elementos esculturales de tipo clavos o espinas.

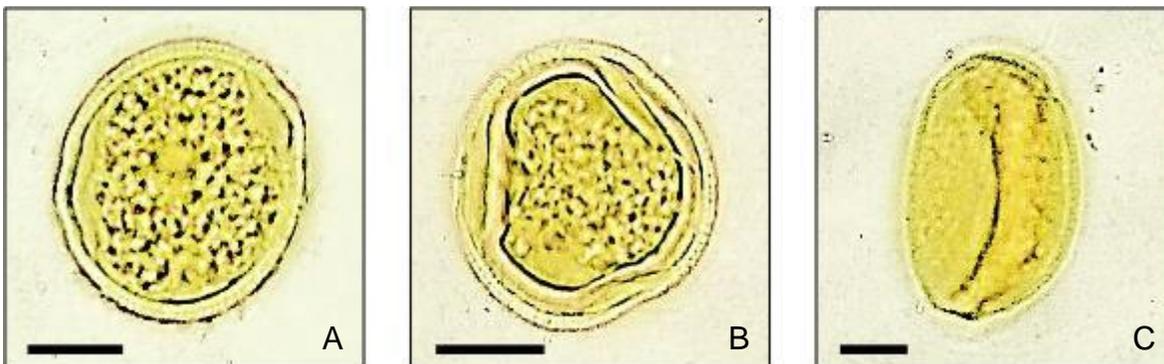


Figura 28. Morfología de los granos de polen de *Campsis* sp. (Bignoniaceae) en la localidad de Tepactipan Hueytamalco, Puebla. A & B: vista polar; C: vista ecuatorial. Todas las observaciones se realizaron bajo microscopio de luz a una magnificación de 100x. En todos los casos la barra de escala corresponde a $10 \mu\text{m}$.

Familia Brassicaceae

Camelina sp. 1 (Fig. 29 A-C)

El polen de esta morfoespecie está en mónadas, isopolares, con simetría bilateral, ámbito subcircular, forma prolada, tiene una longitud de $12.6 \pm 0.33 \mu\text{m}$ en el eje ecuatorial, y de $16.93 \pm 0.37 \mu\text{m}$ en el eje polar, por lo que su tamaño es pequeño. La exina mide $1 \pm 0.0 \mu\text{m}$ de grosor. La ornamentación es perforada. Es tricolpado. Los colpos se extienden a lo largo de todo el eje polar.

En comparación con estudios anteriores (Inceoğlu y Karamustafar, 1977; Sagun y Auer, 2017), coincide en el tamaño, forma, el grosor de la exina y tipo y número de aperturas, mientras que el ámbito es descrito como circular, el relieve es descrito como reticulado, escábrido, foveolado, fosulado o psilado, y con gránulos.

Lepidium sp. 1 (Fig. 29 D-F)

El polen de esta morfoespecie se presenta en mónadas, isopolares, con simetría bilateral, ámbito subcircular, forma oblada, tiene $19.2 \pm 0.29 \mu\text{m}$ de longitud en el eje ecuatorial y $12.46 \pm 0.21 \mu\text{m}$ en el eje polar, por lo que su tamaño es pequeño. La

exina tiene un grosor de $1 \pm 0.0 \mu\text{m}$. La ornamentación es rugulada. El polen es triporado; los poros tienen un diámetro de $1.93 \pm 0.11 \mu\text{m}$.

En comparación con estudios anteriores (Perveen *et al.*, 2004; Moar *et al.*, 2011; Amina *et al.*, 2020), coincide en el tamaño, forma, el grosor de la exina, el relieve y el número de aperturas, sin embargo, es descrito como colporado y con báculas.

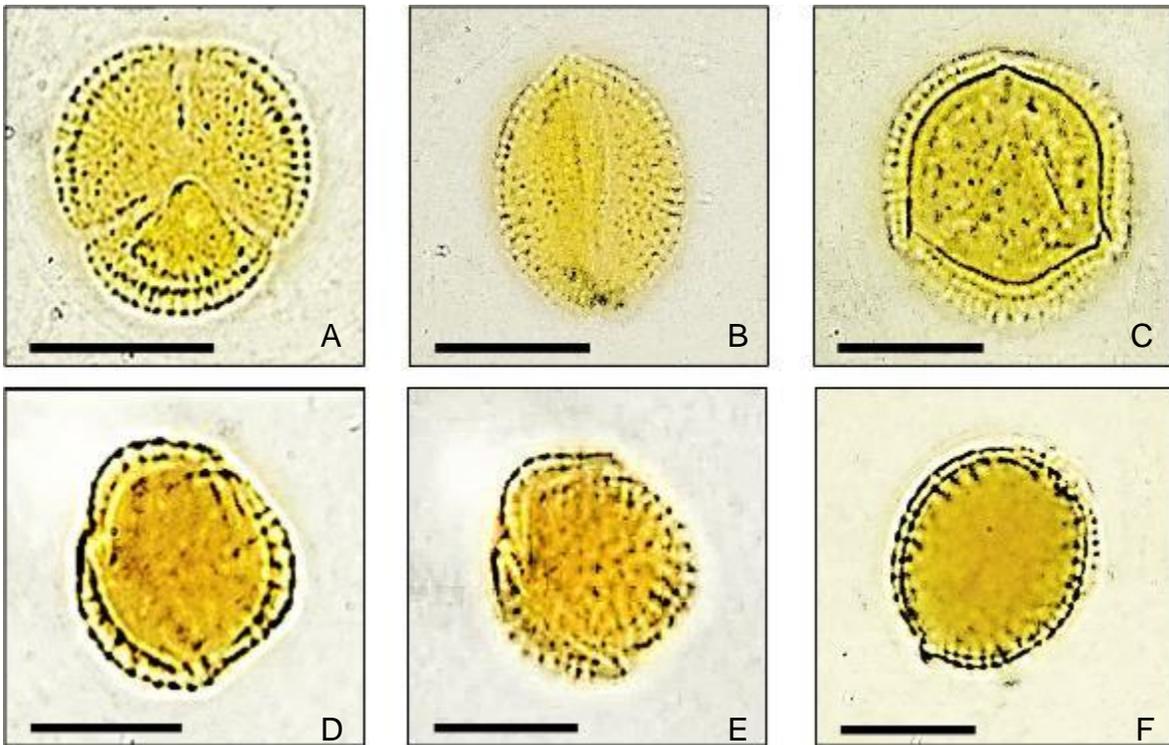


Figura 29. Morfología de los granos de polen de la Familia Brassicaceae en la localidad de Tepactipan Hueytamalco, Puebla. A-C: *Camelina* sp.; D-F: *Lepidium* sp. A, B, D & E: vista polar; C & F: vista ecuatorial. Todas las observaciones se realizaron bajo microscopio de luz a una magnificación de 100x. En todos los casos la barra de escala corresponde a $10 \mu\text{m}$.

Familia Bromeliaceae

Tillandsia sp. 1 (Fig. 30 A-C)

Esta morfoespecie cuenta con polen en mónadas, isopolares, con simetría bilateral, ámbito elipsoidal, forma oblada, con una longitud de $57.73 \pm 0.65 \mu\text{m}$ en el eje ecuatorial y de $36.2 \pm 0.39 \mu\text{m}$ en el eje polar, por lo que son de tamaño grande. El grosor de la exina es de $1.06 \pm 0.06 \mu\text{m}$. La ornamentación es reticulada. Se distingue una apertura de tipo sulco, que se extiende a lo largo de todo el eje ecuatorial.

En comparación con estudios anteriores (Zavada, 1983; Willard *et al.*, 2004), coincide en el tamaño, forma, en la ornamentación y el tipo y número de aperturas, aunque en el grosor de la exina es descrito como mayor a $2 \mu\text{m}$.

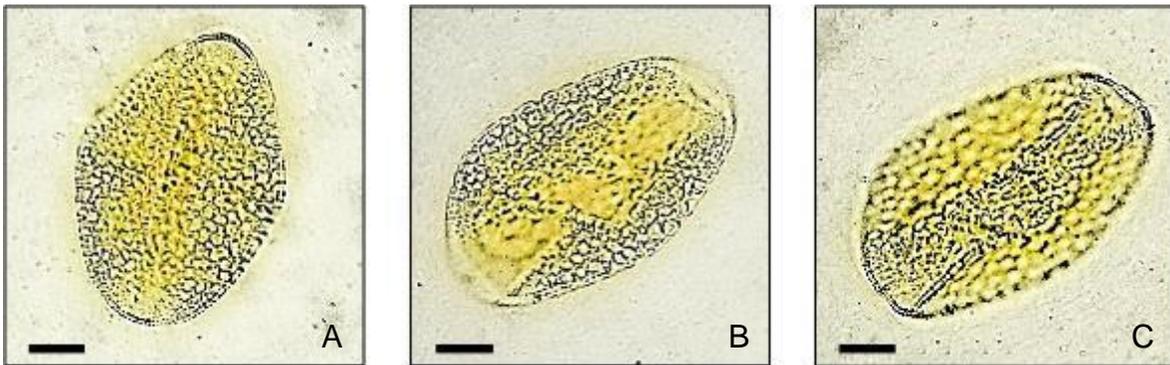


Figura 30. Morfología de los granos de polen de la Familia Bromeliaceae en la localidad de Tepactipan Hueytamalco, Puebla. A-C: *Tillandsia* sp., vista ecuatorial. Todas las observaciones se realizaron bajo microscopio de luz a una magnificación de 100x. En todos los casos la barra de escala corresponde a $10 \mu\text{m}$.

Familia Calceolariaceae

Calceolaria sp. 1 (Fig. 31 A-C)

Los granos de polen de esta morfoespecie son mónadas, isopolares, con simetría bilateral, ámbito cuadrangular, forma prolada, con una longitud de $13.3 \pm 0.71 \mu\text{m}$ en el eje ecuatorial y de $19.33 \pm 0.54 \mu\text{m}$ en el eje polar, por lo que su tamaño es pequeño. La exina tiene un grosor de $0.8 \pm 0.06 \mu\text{m}$. La ornamentación es reticulada.

Se distinguen cuatro colpos, los cuales se extienden a lo largo de todo el eje polar. Los colpos tienen una anchura de $4.73 \pm 0.40 \mu\text{m}$.

En comparación con un estudio anterior (Sosa y Salgado, 2016), coincide en polaridad, simetría, tamaño, forma, en la ornamentación, pero en el tipo y número de aperturas no, ya que es descrito con tricolporado; mientras que de los caracteres de ámbito y grosor de la exina no se encontraron datos.

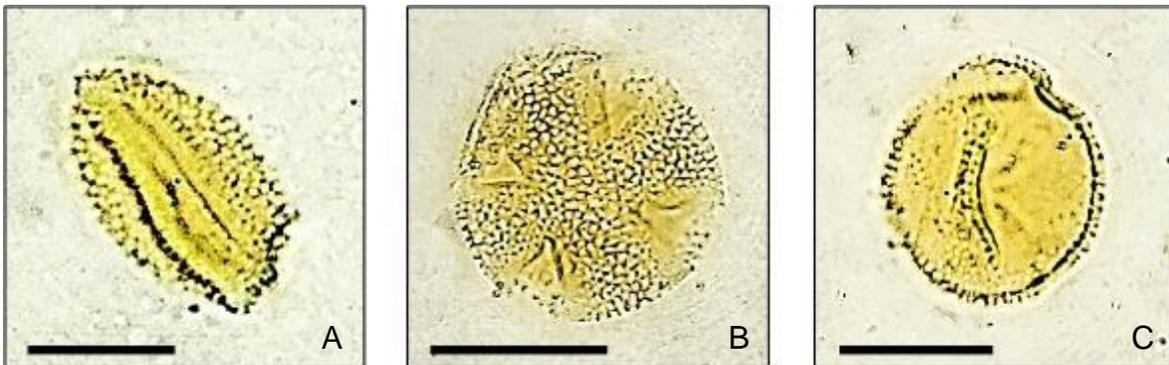


Figura 31. Morfología de los granos de polen de *Calceolaria* sp. (Calceolariaceae) en la localidad de Tepactipan Hueytamalco, Puebla. A & C: vista ecuatorial; B: vista polar. Todas las observaciones se realizaron bajo microscopio de luz a una magnificación de 100x. En todos los casos la barra de escala corresponde a $10 \mu\text{m}$.

Familia Campanulaceae

Lobelia sp. 1 (Fig. 32 A-C)

Esta morfoespecie presenta polen en mónadas, isopolares, con simetría bilateral, ámbito subcircular, forma esferoidal, con un diámetro de $21 \pm 0.19 \mu\text{m}$, por lo que su tamaño es pequeño. La exina tiene un grosor de $1.76 \pm 0.06 \mu\text{m}$. La nexina tiene un grosor de $0.76 \pm 0.06 \mu\text{m}$, mientras que la sexina tiene un grosor de $1 \pm 0.0 \mu\text{m}$. La ornamentación es reticulada. El polen es tricolporado. Los colpos se extiende a lo largo de todo el eje polar. Los poros tienen un diámetro de $4.93 \pm 0.22 \mu\text{m}$.

En comparación con estudios anteriores (Dunbar, 1984; Ayers, 1988; Moar *et al.*, 2011), coincide en todos los caracteres a excepción del grosor de la exina, que no hay datos en las descripciones a nivel género, pero sí a nivel de familia (Rao y

Ling, 1974; Rohwer y Bittrich, 1990; Schüler y Hemp, 2016), en las cuales sí coinciden.

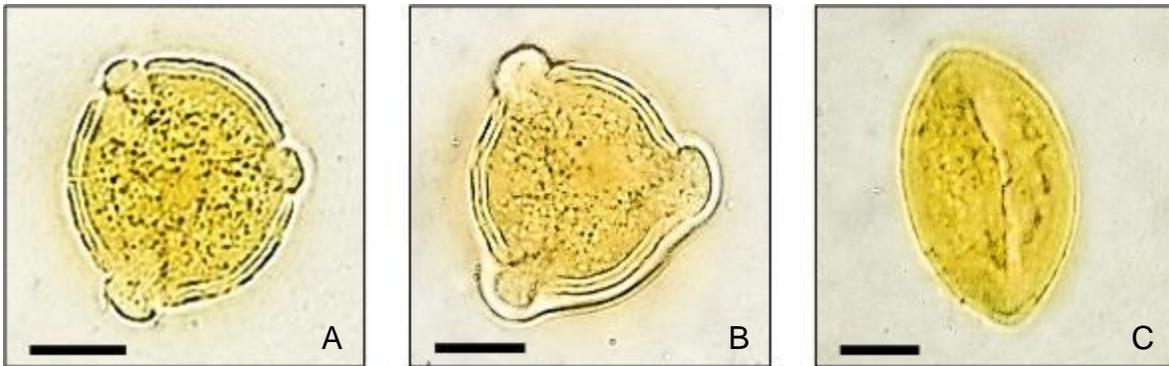


Figura 32. Morfología de los granos de polen de la Familia Campunalaceae en la localidad de Tepactipan Hueytamalco, Puebla. A-C: *Lobelia* sp. A & B: vista polar. C: vista ecuatorial. Todas las observaciones se realizaron bajo microscopio de luz a una magnificación de 100x. En todos los casos la barra de escala corresponde a 10 μm

Familia Cannaceae

Canna indica (Fig. 33 A-C)

Esta especie tiene polen en mónadas, isopolares, con simetría radial, ámbito circular, forma esferoidal, con un diámetro de $42.26 \pm 0.58 \mu\text{m}$, por lo que es de tamaño mediano. La exina tiene un grosor de $2.26 \pm 0.15 \mu\text{m}$. La ornamentación es reticulada y microequinada. Las espínulas tienen una longitud de $2.06 \pm 0.07 \mu\text{m}$ y están separadas entre sí por una distancia de $4.48 \pm 0.15 \mu\text{m}$. Los granos de polen son inaperturados.

En comparación con estudios anteriores (Segeren y Maas, 1971; Kubitzki, 1998; Bolick y Vogel, 1992; Ciciarelli *et al.*, 2010; Ghosh y Karmakar 2017; Bahadur *et al.*, 2018; Ciciarelli y Passarelli, 2020), coincide en todos los caracteres.

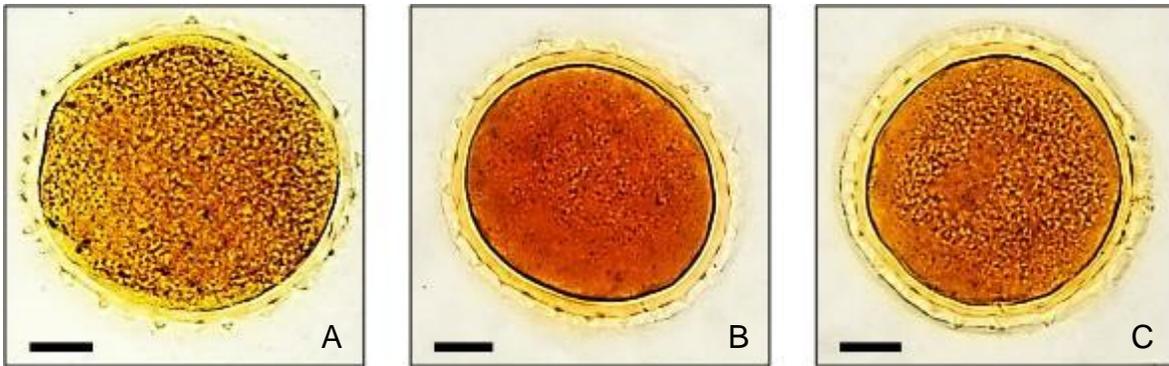


Figura 33. Morfología de los granos de polen de *Canna indica* (Cannaceae) en la localidad de Tepactipan Hueytamalco, Puebla. A-C: vista isopolar. Todas las observaciones se realizaron bajo microscopio de luz a una magnificación de 100x. En todos los casos la barra de escala corresponde a 10 μm .

Familia Caricaceae

Carica papaya (Fig. 34 A-C)

El polen de esta especie está en mónadas, isopolares, con simetría radial, ámbito circular, forma esferoidal, con un diámetro de $23.53 \pm 0.38 \mu\text{m}$, por lo que su tamaño es pequeño. La exina tiene un grosor de $1.16 \pm 0.09 \mu\text{m}$. La ornamentación es reticulada. Se distinguen de 3 a 5 colporos, que se extienden a lo largo del eje polar.

En comparación con estudios anteriores (Willard *et al.*, 2004; Devarkar, 2011; Da Silva *et al.*, 2014), coincide en todos los caracteres a excepción del tamaño y el grosor de la exina, los cuales son descritos como mediano y con 2 μm .

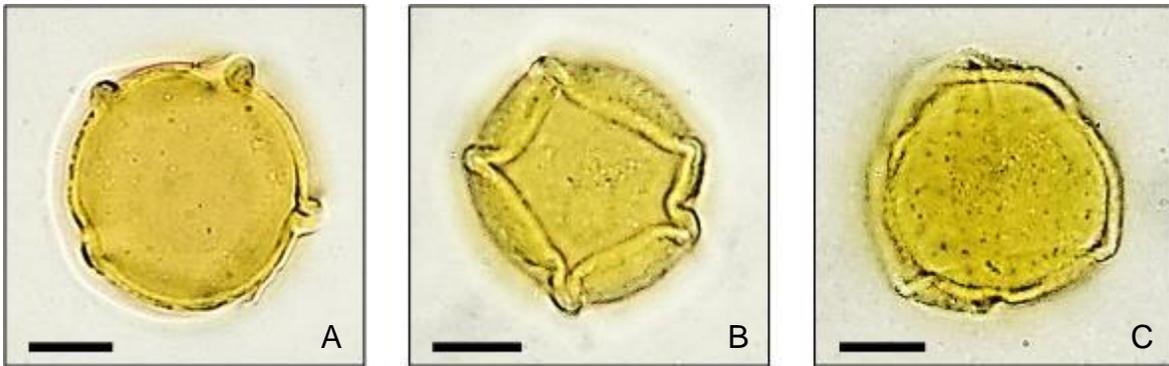


Figura 34. Morfología de los granos de polen de *Carica papaya* (Caricaceae) en la localidad de Tepactipan Hueytamalco, Puebla. A & B: vista polar; C: vista ecuatorial. Todas las observaciones se realizaron bajo microscopio de luz a una magnificación de 100x. En todos los casos la barra de escala corresponde a 10 µm

Familia Caryophyllaceae

Stellaria sp. 1 (Fig. 35 A-C)

Los granos de polen son mónadas, isopolares, con simetría bilateral, ámbito subtriangular, forma prolada, con una longitud de $27 \pm 0.96 \mu\text{m}$ en el eje polar, y de $23.3 \pm 0.65 \mu\text{m}$ en el eje ecuatorial, por lo que su tamaño es mediano. La exina tiene un grosor de $1.93 \pm 0.06 \mu\text{m}$. La ornamentación es rugulada. El grano de polen es tricolporado. Los poros tienen un diámetro de $5.4 \pm 0.28 \mu\text{m}$.

En comparación con estudios anteriores (Moar *et al.*, 2011; Tellería, 1995), coincide solo en el tamaño, mientras en descripciones a nivel de familia (Absy, 1975; Schüller y Hemp, 2016), coinciden solo en la forma y grosor de la exina; ya que el relieve es descrito como reticulado o perforado, con elementos esculturales de tipo espinas, espínulas o báculas, y pantoporado.

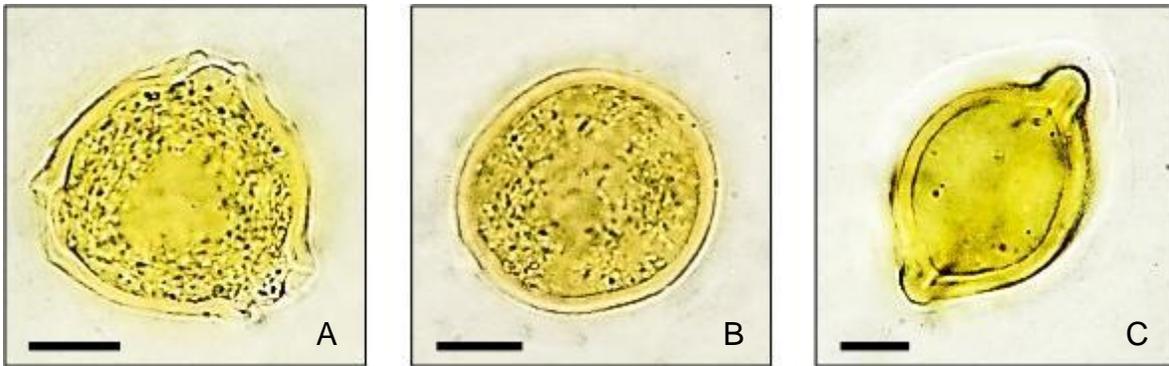


Figura 35. Morfología de los granos de polen de la Familia Caryophyllaceae en la localidad de Tepactipan Hueytamalco, Puebla. A-C: *Stellaria* sp. A: vista polar; B & C: vista ecuatorial. Todas las observaciones se realizaron bajo microscopio de luz a una magnificación de 100x. En todos los casos la barra de escala corresponde a 10 μ m.

Familia Cleomaceae

Cleome sp. 1 (Fig. 36 A-C)

El polen de esta morfoespecie es mónada, isopolar, con simetría bilateral, ámbito subtriangular, forma prolado, con una longitud de $15.33 \pm 0.72 \mu\text{m}$ en el eje ecuatorial y de $26.6 \pm 0.83 \mu\text{m}$ en el eje polar, por lo que su tamaño es mediano. La exina tiene un grosor de $1.23 \pm 0.09 \mu\text{m}$. La ornamentación es reticulada. Los granos de polen son tricolpados; los colpos tienen una profundidad de $3 \pm 0.32 \mu\text{m}$ y se extienden longitudinalmente a lo largo de todo el eje polar.

En comparación con estudios anteriores (El-Naggar y Abdel-Hafaz, 2003; Sánchez-Acebo, 2005; Edeoga *et al.*, 2009; Devarkar, 2011; Riaz *et al.*, 2019; Linn, 2020), coincide en todos los caracteres, a excepción de la simetría, descrita como bilateral, del grosor de la exina, siendo descrita como de $2.5 \mu\text{m}$, y en los elementos esculturales, los cuales son espinas y verrugas.

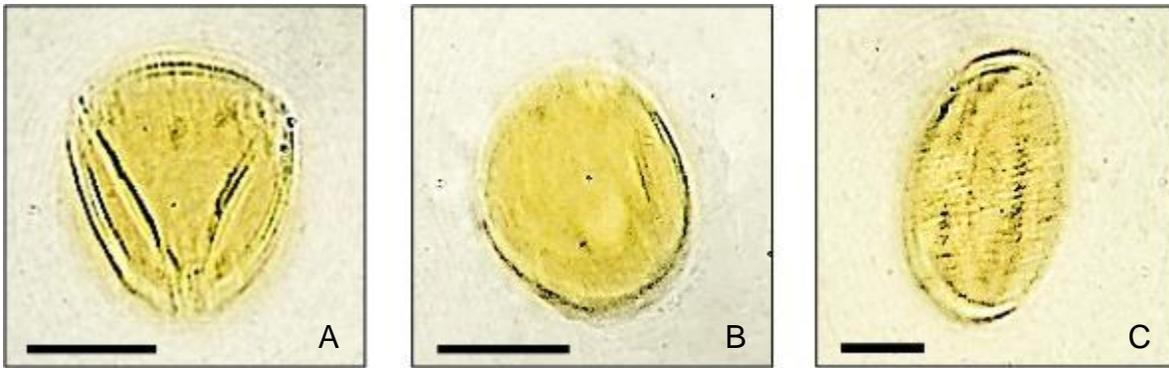


Figura 36. Morfología de los granos de polen de *Cleoma* sp. (Cleomaceae) en la localidad de Tepactipan Hueytamalco, Puebla. A & B: vista polar; C: vista ecuatorial. Todas las observaciones se realizaron bajo microscopio de luz a una magnificación de 100x. En todos los casos la barra de escala corresponde a 10 µm.

Familia Commelinaceae

Commelina sp. 1 (Fig. 37 A-C)

Los granos de polen son mónadas, isopolares, con simetría bilateral, ámbito elíptico, forma oblada, con una longitud de 24.66 ± 1.36 µm en el eje polar y de 37.53 ± 1.38 µm en el eje ecuatorial, por lo que su tamaño es mediano. La exina tiene un grosor de 1.33 ± 0.125 µm. La ornamentación es reticulada. Se distinguen gránulos cuya longitud es de 0.58 ± 0.03 µm, que se encuentran separados entre sí por una distancia de 3.06 ± 0.12 µm. También se distingue un sulco que se extiende a lo largo de todo el eje polar.

En comparación con estudios anteriores (Zavada, 1983; Willard *et al.*, 2004; Shubharani *et al.*, 2013; Schüler y Hemp, 2016), coincide en todos los caracteres, a excepción a excepción del ámbito que es circular, la forma, siendo descrita como prolada, el grosor de la exina, la cual es descrita como 1.6 µm.

Tradescantia sp. 1 (Fig. 37 D-F)

El polen de esta morfoespecie está dispuesto en mónadas, isopolares, con simetría bilateral, ámbito subtriangular, forma oblada, con una longitud de 15.86 ± 1.05 µm en el eje polar y de 24.06 ± 0.82 µm en el eje ecuatorial, por lo que tienen un tamaño

pequeño. La exina tiene un grosor de $0.8 \pm 0.06 \mu\text{m}$. La ornamentación es perforada. Se distingue un sulco cuya longitud y grosor son de $22.46 \pm 0.81 \mu\text{m}$ y $7.46 \pm 0.91 \mu\text{m}$, respectivamente.

En comparación con estudios anteriores (Zavada, 1983; Schüler y Hemp, 2016; Da Silva *et al.*, 2020), coincide solo en el número y tipo de apertura, ya que la polaridad es descrita como heteropolar, con ámbito elíptico, el tamaño es descrito como mediano o grande, con una forma prolada, con una exina de un grosor de $1.63 \mu\text{m}$, con relieve reticulado o estriado y con báculas.

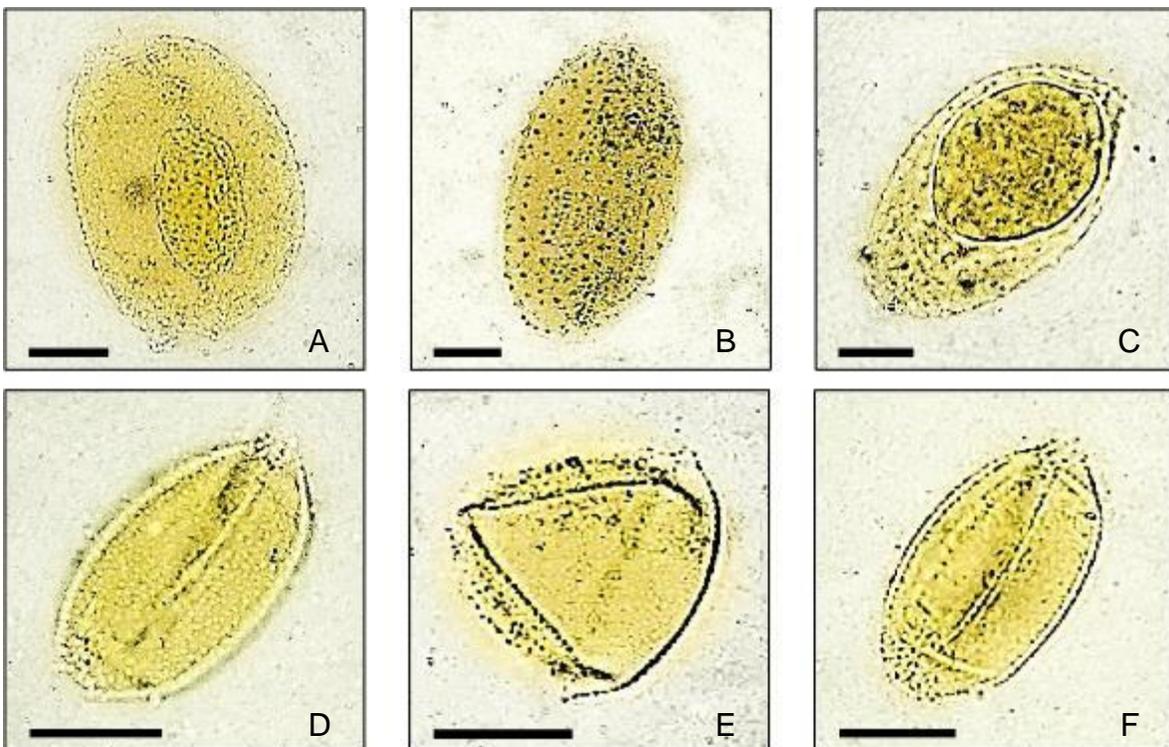


Figura 37. Morfología de los granos de polen de la Familia Commelinaceae en la localidad de Tepactipan Hueytamalco, Puebla. A-C: *Commelina* sp., vista ecuatorial. D-F: *Tradeschantia* sp. D & F: vista ecuatorial; E: vista polar. Todas las observaciones se realizaron bajo microscopio de luz a una magnificación de 100x. En todos los casos la barra de escala corresponde a $10 \mu\text{m}$.

Familia Convolvulaceae

Ipomoea batatas (Fig. 38 A-C)

Esta especie tiene polen en mónadas, isopolares, con simetría radial, ámbito circular, forma esferoidal, con un diámetro de $82.4 \pm 0.9 \mu\text{m}$, por lo que su tamaño es grande. La exina presenta una nexina de $4.6 \pm 0.16 \mu\text{m}$ y una sexina de $4 \pm 0.09 \mu\text{m}$ de grosor. La ornamentación es equinada. Las espinas miden $11.17 \pm 0.13 \mu\text{m}$ de longitud total, de la cual $5.9 \pm 0.13 \mu\text{m}$ corresponden a la base y $5.2 \pm 0.09 \mu\text{m}$ a la punta. Las espinas se encuentran separadas entre sí por una distancia de $8.2 \pm 0.18 \mu\text{m}$. Los granos de polen son pantoporados.

En comparación un estudio anterior (Montoya-Pfeiffer *et al.*, 2014), coincide solo en todos los caracteres, excepto en el tamaño, siendo descrito como muy grande, y en el grosor de la exina ya que presenta 16 a 26 μm de grosor.

Ipomoea sp. 1 (Fig. 38 D-F)

Los granos de polen son mónadas, isopolares, con simetría radiales, ámbito circular, forma esferoidal, con un diámetro de $89.13 \pm 1.29 \mu\text{m}$, correspondiente a granos de polen grandes. La exina presenta una nexina y una sexina que miden $4.6 \pm 0.16 \mu\text{m}$ y $4.5 \pm 0.13 \mu\text{m}$ de grosor. La ornamentación es equinada. Las espinas tienen una longitud total de $11.42 \pm 0.13 \mu\text{m}$; de ésta, $5.6 \pm 0.16 \mu\text{m}$ corresponden a la base y $5.8 \pm 0.09 \mu\text{m}$ a la punta. La distancia entre espinas es de $13.84 \pm 0.25 \mu\text{m}$. Los granos de polen son pantoporados.

En comparación con estudios anteriores (Zavada, 1983; Willard *et al.*, 2004; Devarkar, 2011; Moar *et al.*, 2011; Shubharani *et al.*, 2013; Schüler y Hemp, 2016; Singh *et al.*, 2017; Linn, 2020; Da Silva *et al.*, 2020; Yang *et al.*, 2020), en todos los caracteres.

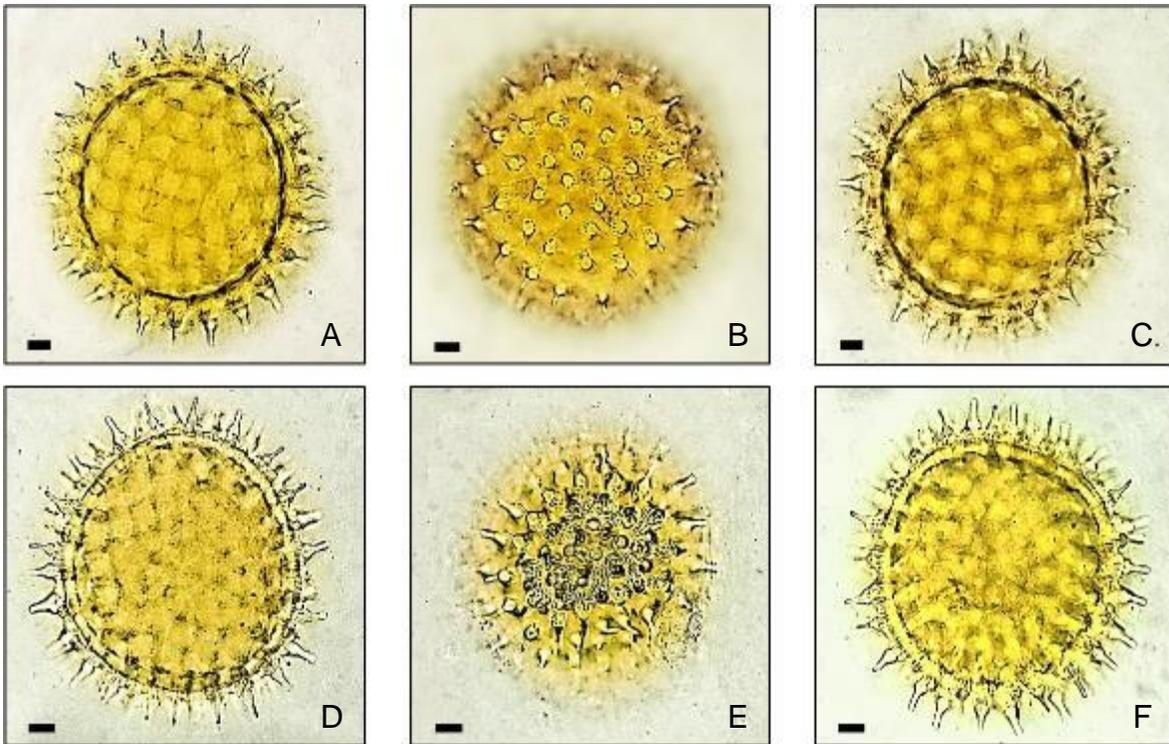


Figura 38. Morfología de los granos de polen de la Familia Convolvulaceae en la localidad de Tepactipan Hueytamalco, Puebla. A-C: *Ipomoea batatas*, vista isopolar. D-F: *Ipomea* sp., vista isopolar. Todas las observaciones se realizaron bajo microscopio de luz a una magnificación de 100x. En todos los casos la barra de escala corresponde a 10 μm .

Familia Crassulaceae

Sedum sp. 1 (Fig. 39 A-C)

El polen de esta morfoespecie es mónada, isopolar, con simetría bilateral, ámbito subtriangular, forma prolada, con una longitud de $11.66 \pm 0.23 \mu\text{m}$ en el eje ecuatorial y de $16.06 \pm 0.37 \mu\text{m}$ en el eje polar, por lo que su tamaño es pequeño. La exina tiene $1 \pm 0.06 \mu\text{m}$ de grosor. La ornamentación es rugulada. Los granos de polen son tricolporados. Los poros miden $6.06 \pm 0.18 \mu\text{m}$ de diámetro, mientras que la longitud del colpo se extiende a lo largo de todo el eje polar.

En comparación con estudios anteriores (Wodehouse, 1932; Moar *et al.*, 2011; Schüller y Hemp, 2016), coinciden en la polaridad, simetría, ámbito, tamaño, forma,

en no tener elementos esculturales y en el tipo y número de apertura, mientras que el relieve es descrito como psilado, el grosor de la exina no ha sido descrito.

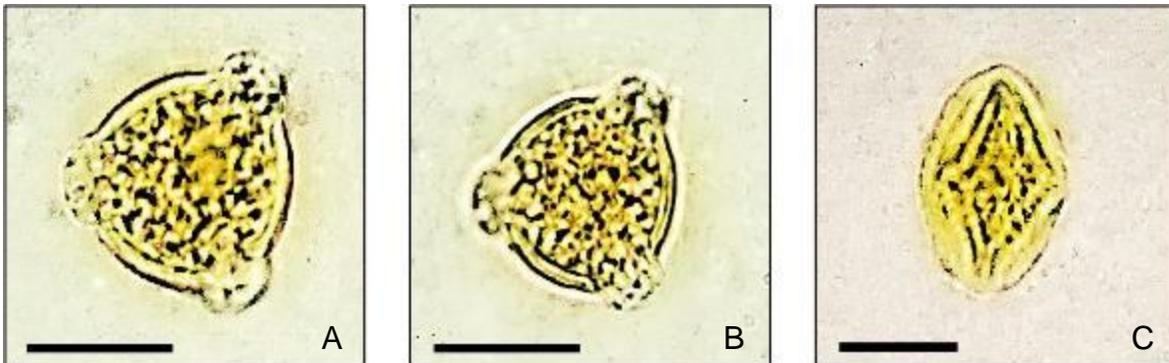


Figura 39. Morfología de los granos de polen de la Familia Crassulaceae en la localidad de Tepactipan Hueytamalco, Puebla. A-C: *Sedum* sp. A & B: vista polar; C: vista ecuatorial. Todas las observaciones se realizaron bajo microscopio de luz a una magnificación de 100x. En todos los casos la barra de escala corresponde a 10 μ m.

Familia Cucurbitaceae

Sechium sp. 1 (Fig. 40 A-C)

Esta morfoespecie tiene granos de polen en mónadas, isopolares, con simetría radial, ámbito circular, forma esferoidal, con un diámetro de $61.13 \pm 1.78 \mu\text{m}$, por lo que su tamaño es grande. La exina tiene un grosor de $2.33 \pm 0.15 \mu\text{m}$. La ornamentación es perforada y microequinada. Se distinguen nueve aperturas de tipo colpo. Las espínulas tienen una longitud de $3 \pm 0.08 \mu\text{m}$ y se encuentran distanciadas entre sí por $6.06 \pm 0.29 \mu\text{m}$.

En comparación con estudios anteriores (Alvarado *et al.*, 1992; De Wilde y Duyfjes, 2010; Tellería, 1995), coinciden en todos los caracteres, excepto en los elementos esculturales, los cuales son espinas.

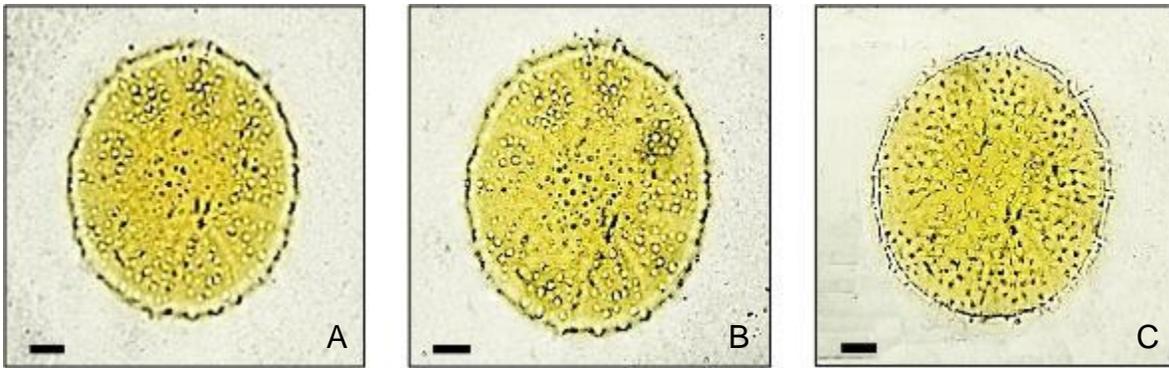


Figura 40. Morfología de los granos de polen de *Sechium* sp. (Cucurbitaceae) en la localidad de Tepactipan Hueytamalco, Puebla. A-C: vista isopolar. Todas las observaciones se realizaron bajo microscopio de luz a una magnificación de 100x. En todos los casos la barra de escala corresponde a 10 μ m.

Aunque la morfología de los granos de polen se ha descrito como un carácter relativamente constante (Fægri, 1956; Walker y Doyle, 1975; Hebda y Chinnappa, 1994; Blackmore, 2007; Song *et al.*, 2019), lo que ha llevado a usar sus caracteres morfológicos para la identificación de especies, entre los que destacan el número, tipo y posición de las aperturas (Stern, 1962; Walker y Doyle, 1975; Alvarado *et al.*, 1992), la polaridad, simetría (Perveen, 2000), la ornamentación de la exina (Walker y Doyle, 1975; Alvarado *et al.*, 1992; Hebda y Chinnappa, 1994; Kosenko, 1999; Glimn-Lacy y Kaufman, 2006; Tuler *et al.*, 2017; Da Silva *et al.*, 2020), así como el tamaño y forma de los granos de polen (Glimn-Lacy y Kaufman, 2006; Tuler *et al.*, 2017).

Se ha encontrado que puede tener variaciones en el tamaño, forma y número de apertura (Alvarado *et al.*, 1992), lo que explica las diferencias observadas entre las descripciones generadas para la comunidad estudiada y las publicadas previamente. Por ejemplo, las variaciones en el tamaño de los granos de polen han sido atribuidas a diversos factores, como una limitada disponibilidad de recursos ya sea causada por defoliación (Aizen y Raffaele, 1998), por la cantidad de nutrientes en el suelo (Bell, 1959; Lau y Stephenson, 1994), o por la temperatura ambiental, ya que se ha observado que a mayor temperatura el tamaño incrementa, reduciendo así

la relación superficie:volumen, haciendo que el polen sea menos susceptible a la desecación (Ejsmond *et al.*, 2011).

Estas diferencias, también se podrían atribuir a diversas limitaciones en los procedimientos metodológicos. Se reconoce que el procedimiento seguido para acetolizar los granos de polen (Reitsma, 1969; Walker y Doyle, 1975; Mourelle *et al.*, 2016) así como el montaje de las preparaciones (Reitsma, 1969; Walker y Doyle, 1975) pueden modificar el tamaño de los granos de polen. Se ha documentado un incremento en el tamaño de granos de polen montados en gelatina glicerizada o en glicerina (Reitsma, 1969; Mourelle *et al.*, 2016).

También se ha reportado la existencia de una amplia variación en el tamaño de los granos de polen, incluso entre granos producidos dentro de una misma antera (Aguilar-García *et al.*, 2012), por lo que el número de granos de polen empleados para llevar a cabo las descripciones de la morfología polínica puede explicar las discrepancias observadas (Schüler y Behling, 2011). En la mayoría de los estudios revisados [55 estudios (70.5%)] para este trabajo no se menciona la cantidad de granos de polen medidos (Wodehouse, 1932; Segeren y Maas, 1971; Absy, 1975; Zeleznak, 1975; Zavada, 1983; Dunbar, 1984; Ayers, 1988; Meerow y Dehgan, 1988; Rohwer y Bittrich, 1990; Abebe, 1992; Bolick y Vogel, 1992; Vasanthy *et al.*, 1993; Tadesse *et al.*, 1995; Kubitzki, 1998; Furness y Rudall, 1999; García-García *et al.*, 2000; Torres, 2000; El-Naggar y Abdel-Hafaz, 2003; Willard *et al.*, 2004; Bogner y Gonçalves, 2005; Halbritter y Hesse, 2005; Sánchez-Acebo, 2005; Perveen y Qaiser, 2006; Zafar *et al.*, 2006, 2007; Edeoga *et al.*, 2009; De Wilde y Duyfjes, 2010; Ali-Chakass *et al.*, 2011; Devarkar, 2011; Moar *et al.*, 2011; Osman, 2011; Ghosh y Karmakar, 2012, 2017; Shubharani *et al.*, 2013; Da Silva *et al.*, 2014; Montoya-Pfeiffer *et al.*, 2014; Schüler y Hemp, 2016; House y Balkwill, 2016, 2017; Sagun y Auer, 2017; Singh *et al.*, 2017; Bahadur *et al.*, 2018; Webb *et al.*, 2018; Ahmad *et al.*, 2019; Amina *et al.*, 2020; Fauzia *et al.*, 2019; Bouchal, 2019; Yu y Yi, 2019; Abbas y Suciato, 2020; Ciciarelli y Passarelli, 2020; Dabbub *et al.*, 2020; Linn, 2020; Yang *et al.*, 2020; Abhivivek *et al.*, 2021). Por su parte, en 14 estudios (17.9%) se midieron entre 20 y 30 granos de polen (Ferreira e Irgang, 1970; Rao y Ling, 1974; Gálvez y Ubera, 1985; Tellería, 1995; Harker y Jiménez-Reyes, 2002; Lin *et al.*, 2005; Daşkin

e Yilmaz, 2009; Ciciarelli *et al.*, 2010; Candido *et al.*, 2013; Mercado-Gómez *et al.*, 2015; Ramírez-Arriaga *et al.*, 2016; Sosa y Salgado, 2016; Basarkar, 2017; Da Silva *et al.*, 2020); mientras que en nueve trabajos se midieron menos de 20 granos de polen (11.5%; Inceoğlu y Karamustafar, 1977; Sosa, 1983; Grayum, 1986; Alvarado *et al.*, 1992; Trigo, 1993; Perveen *et al.*, 2004; Tellería, 2017; Moreira *et al.*, 2019; Riaz *et al.*, 2019).

El origen de las muestras empleadas para llevar a cabo la descripción de la morfología polínica también puede influir en las variaciones observadas entre este estudio y las descripciones previas. Las muestras provenientes de ejemplares herborizados suelen documentar un tamaño menor al que tendrían los granos de polen si la muestra fuera fresca (Bauermann *et al.*, 2010). De la literatura consultada para comparar las descripciones obtenidas en el presente estudio, 20 estudios (25%) emplearon muestras provenientes de ejemplares herborizados (Ferreira e Irgang, 1970; Segeren y Maas, 1971; Zeleznak, 1975; Inceoğlu y Karamustafar, 1977; Sosa, 1983; Zavada, 1983; Grayum, 1986; Abebe, 1992; Alvarado *et al.*, 1992; Tadesse *et al.*, 1995; García-García *et al.*, 2000; Torres, 2000; Sánchez-Acebo, 2005; Zafar *et al.*, 2007; Daşkin e Yilmaz, 2009; Osman, 2011; Ghosh y Karmakar, 2012; Tellería, 2017; Riaz *et al.*, 2019; Yang *et al.*, 2020), lo que podría explicar algunas de las diferencias observadas en el tamaño. Entre los estudios revisados, 27 emplean muestras de polen colectadas directamente de flores frescas (34.6%; Rao y Ling, 1974; Gálvez y Ubera, 1985; Furness y Rudall, 1999; Harker y Jiménez-Reyes, 2002; El-Naggar y Abdel-Hafaz, 2003; Lin *et al.*, 2005; Edeoga *et al.*, 2009; Ali-Chakass *et al.*, 2011; Shubharani *et al.*, 2013; Da Silva *et al.*, 2014, 2020; House y Balkwill, 2016, 2017; Sosa y Salgado, 2016; Basarkar, 2017; Ghosh y Karmakar, 2017; Singh *et al.*, 2017; Bahadur *et al.*, 2018; Webb *et al.*, 2018; Ahmad *et al.*, 2019; Amina *et al.*, 2020; Fauzia *et al.*, 2019; Moreira *et al.*, 2019; Yu y Yi, 2019; Ciciarelli y Passarelli, 2020; Linn, 2020), 14 usan muestras de flores frescas y de herbarios (17.9%; Dunbar, 1984; Ayers, 1988; Trigo, 1993; Tellería, 1995; Perveen *et al.*, 2004; Willard *et al.*, 2004; Perveen y Qaiser, 2006; Zafar *et al.*, 2006; Ciciarelli *et al.*, 2010; Moar *et al.*, 2011; Candido *et al.*, 2013; Mercado-Gómez *et al.*, 2015; Schüler y Hemp, 2016; Sagun y Auer, 2017), y otros obtuvieron las muestras de abejas, abejas y flores frescas o miel

(1.3% cada uno; Ramírez-Arriaga *et al.*, 2016; Abbas y Suciato, 2020; Abhivivek *et al.*, 2021). En 14 estudios no se mencionó de dónde se colectó el polen (17.9%; Wodehouse, 1932; Absy, 1975; Meerow y Dehgan, 1988; Rohwer y Bittrich, 1990; Bolick y Vogel, 1992; Vasanthi *et al.*, 1993; Kubitzki, 1998; Bogner y Gonçalves, 2005; De Wilde y Duyfjes, 2010; Devarkar, 2011; Montoya-Pfeiffer *et al.*, 2014; Bouchal, 2019; Dabbub *et al.*, 2020).

Por su parte, la forma de los granos de polen puede modificarse fuertemente en función de la humedad ambiental que regula los procesos de harmomegata, ya que el grano de polen puede plegarse si sufre deshidratación (Banks y Rudall, 2016; Kriebel *et al.*, 2017). En cuanto al grosor de la exina, este puede cambiar de acuerdo con la temperatura y humedad ambiental del lugar en el que la planta se desarrolla, de tal forma que en hábitats más cálidos y secos se desarrollan granos de polen con exinas más gruesas para evitar la desecación (Lee, 1978; Cooper *et al.*, 2000; Matamoro-Vidal *et al.*, 2016).

Como ya se ha mencionado, entre los caracteres más importantes para la identificación de especies se menciona el número, tipo y posición de las aperturas (Stern, 1962; Walker y Doyle, 1975; Alvarado *et al.*, 1992) y la ornamentación de la exina (Walker y Doyle, 1975; Alvarado *et al.*, 1992; Hebda y Chinnappa, 1994; Kosenko, 1999; Glimn-Lacy y Kaufman, 2006; Tuler *et al.*, 2017; Da Silva *et al.*, 2020), y aunque se ha reportado que algunos de los granos de polen puedan cambiar el número de aperturas, ya sea para ahorrar recursos o porque el polen es estéril y solo tiene como función atraer polinizadores (Furness, 2007), el tipo de apertura es constante (Mignot *et al.*, 1994).

Mientras que las diferencias en la ornamentación pueden deberse al tipo de microscopio empleado para llevar a cabo las descripciones de la morfología polínica (Fægri, 1956; Walker y Doyle, 1975; Ferguson, 1985; Sivaguru *et al.*, 2018). De los diversos tipos de microscopios que existen, el microscopio electrónico de barrido (SEM, por sus siglas en inglés) permite estudiar los granos de polen a un nivel de detalle muy fino, ya que tiene un gran rango de aumento (Ferguson, 1985). El uso de SEM resulta muy útil para complementar las descripciones realizadas empleando un microscopio óptico regular (Ferguson, 1985), particularmente en lo referente a la

ornamentación, permitiendo diferenciar los elementos esculturales de la exina (Fægri, 1956; Walker y Doyle, 1975). Sin embargo, a pesar de la mayor precisión que provee el SEM, el empleo de la microscopía de luz (LM, por sus siglas en inglés) aún juega un papel importante en la palinología (Skvarla *et al.*, 1988). De hecho, un gran número de estudios se ha realizado exclusivamente con LM (Da Silva *et al.*, 2014, 2020; Mercado-Gómez *et al.*, 2015; Schüler y Hemp, 2016; Ghosh y Karmakar, 2017; Singh *et al.*, 2017; Webb *et al.*, 2018; Ahmad *et al.*, 2019; Fauzia *et al.*, 2019; Yu y Yi, 2019; Abbas y Suciato, 2020; Fontes *et al.*, 2020; Linn, 2020; Abhivivek *et al.*, 2021; Baczyński *et al.*, 2021).

Por último, no se puede descartar el error humano. Por un lado, la capacidad de observación disminuye conforme el investigador pasa más tiempo al microscopio, pudiendo aumentar el nivel de error de las descripciones. Por otro lado, el nivel de experiencia en la observación de granos de polen puede disminuir el nivel de error, así como también la posible identificación errónea de las especies, sobre todo en los granos de polen que tienen diferencias excesivas con las reportadas en otros estudios y que dichas diferencias caen en el tipo de aperturas y en la ornamentación de la exina que son los caracteres más importantes para la identificación de especies (Stern, 1962; Walker y Doyle, 1975; Alvarado *et al.*, 1992; Hebda y Chinnappa, 1994; Kosenko, 1999; Glimn-Lacy y Kaufman, 2006; Tuler *et al.*, 2017; Da Silva *et al.*, 2020).

7.2. Morfología polínica, ecología y evolución

Dentro de las características morfológicas de los granos de polen de la comunidad vegetal analizada, el morfotipo predominante es mónada, isopolar, simetría radial, con ámbito circular o subtriangular, forma esferoidal, de tamaño pequeño o grande, con espinas, con aperturas de tipo poro, colporo o sin ellas, y con un grosor de exina de 1-9 μm . Estas características se presentaron en 14 de las 48 morfoespecies estudiadas (29.2%): *Bidens* sp.1, *Bidens* sp. 2, *Conoclinium coelestinum*, *Dahlia* sp. 1, *Helenium* sp. 1, *Parthenium hysterophorus*, *Picris* sp. 1, *Simsia* sp. 1, *Tagetes* sp.

1, *Verbesina* sp. 1, *Vernonia* sp. 1, *Zinnia* sp. 1 (Asteraceae), *Ipomoea batatas* e *Ipomoea* sp. 1 (Convolvulaceae).

Los caracteres morfológicos descritos para cada ejemplar variaron ampliamente, excepto por la unidad polínica y la polaridad, ya que en las 48 especies estudiadas fue de tipo monada e isopolar.

Respecto a la simetría, el 26 (54.2%) de las especies tuvo simetría bilateral, y 22 (45.8%) de las especies tuvo simetría radial (Fig. 41).

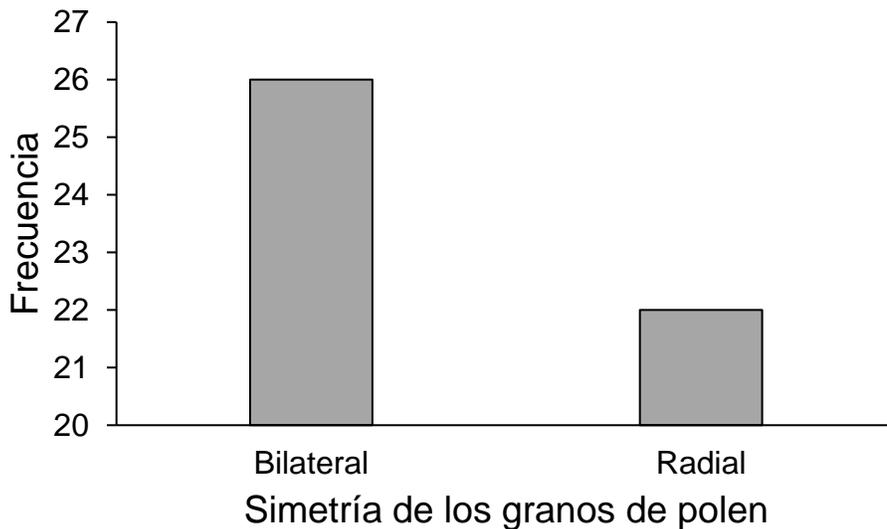


Figura 41. Frecuencia de especies con distinta simetría de los granos de polen en la localidad de Tepactipan, Hueytamalco, Puebla.

El ámbito predominante fue el circular, presentándose en 21 especies (43.8%) de las 48 estudiadas, también se presentaron los ámbitos subtriangular, en 11 (22.9%) especies; el elíptico en 10 especies (20.8%); el subcircular, en 3 especies (6.3%); el cuadrangular, en 2 especies (4.2%) y el triangular, en 1 especie (2.1%; Fig. 42).

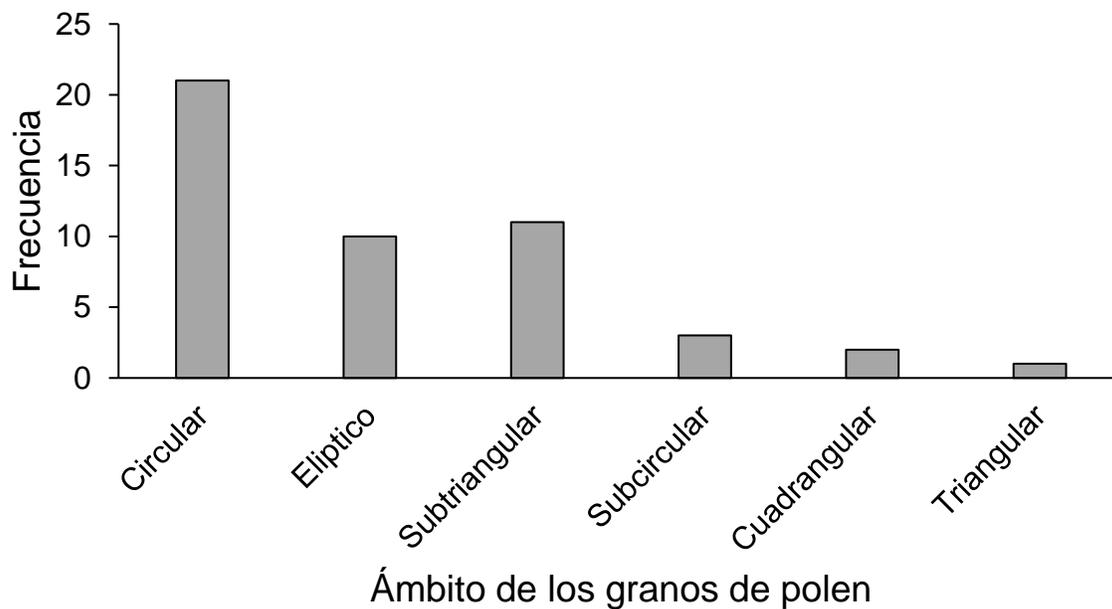


Figura 42. Frecuencia de especies con distinto ámbito de los granos de polen en la localidad de Tepactipan, Hueytamalco, Puebla.

En cuanto al tamaño de los granos de polen, 27 de las especies estudiadas (56.3%) presentaron tamaño pequeño (10 – 25 μm), mientras que 10 (20.8%) y 11 (22.9%) especies tuvieron granos de polen de tamaño mediano (26 – 50 μm) y grande (51 – 100 μm), respectivamente (Fig. 43).

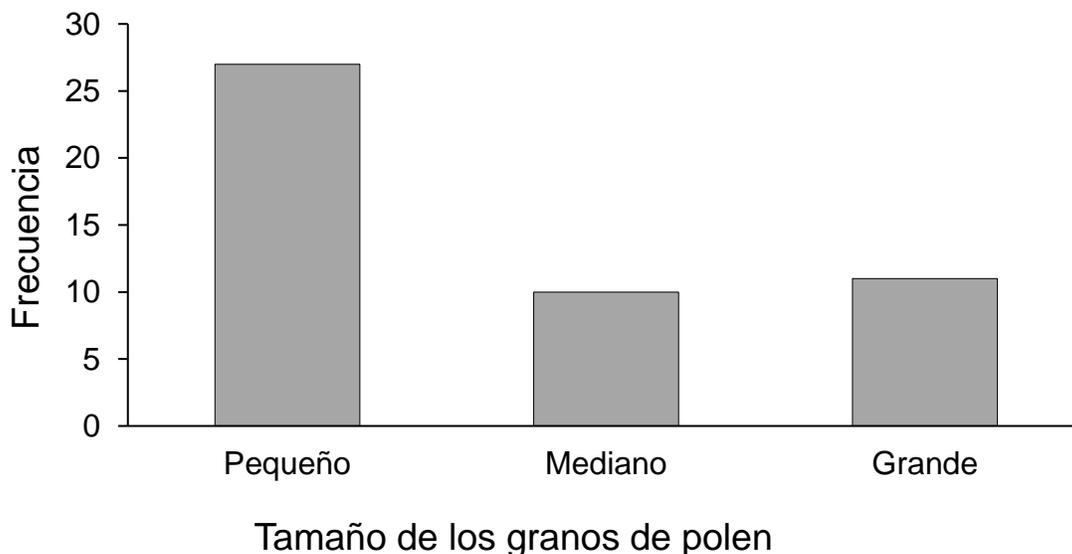


Figura 43. Frecuencia de especies con distinto tamaño de los granos de polen en la localidad de Tepactipan, Hueytamalco, Puebla.

Como se puede observar, el tamaño predominante de los granos de polen fue pequeño, lo cual fue contrario a lo esperado. Diversos factores podrían explicar este resultado. Por ejemplo, el tamaño de los granos de polen puede estar determinado por la cantidad de nutrientes en el suelo, de forma que plantas que se desarrollan en suelos deficientes en azufre (Bell, 1959) o fósforo (Lau y Stephenson, 1994), suelen producir granos de polen de menor tamaño. En la localidad de estudio se reconoce que los suelos son de tipo andosol y vertisol (GEP, 2008; INAFED, 2017; CONABIO, 2020), que, aunque suelen ser fértiles y productivos (Loyola-Gómez *et al.*, 2015; Yáñez-Díaz *et al.*, 2018), en los de tipo andosol puede haber deficiencia de fósforo (Rojas-Restrepo, 2015). También se puede deber a que 10 (37%) de las especies [*Eryngium* sp.1 (Apiaceae); *Dahlia* sp.1, *Simsia* sp. 1, *Tagetes* sp. 1 (Asteraceae); *Campsis* sp. 1 (Bignoniaceae); *Lepidium* sp. 1 (Brassicaceae); *Calceolaria* sp. 1 (Calceolariaceae); *Lobelia* sp. 1 (Campanulaceae); *Tradescantia* sp. 1 (Commelinaceae) y *Sedum* sp. 1 (Crassulaceae)] con polen de tamaño pequeño no son originarias de regiones tropicales, sino que pertenecen a bosques templados (CONABIO, 2012), en el cual ese tamaño también es favorable ya que las

temperaturas no son muy cálidas por lo que no son necesarios granos de polen grandes que disminuyan la relación superficie: volumen para evitar la desecación (Ejmond *et al.*, 2011), por lo que esto explica que las especies *Rhodophiala* sp.1 (Amaryllidaceae); *Ipomoea batatas* e *Ipomoea* sp. 1 (Convolvulaceae) tienen granos de polen grandes y son originarias de zonas áridas (CONABIO, 2012).

Por su parte, granos de polen de tamaño pequeño están asociados con la polinización por viento o con una polinización biótica poco especializada (Müller, 1979; Osborn *et al.*, 1991). De las 48 especies estudiadas, 27 (56 %) tuvieron granos de polen de tamaño pequeño, y de éstas, 24 son polinizadas por diversos grupos de insectos (abejas, abejorros, avispas, mariposas, polillas, sírfidos, moscas, escarabajos, esfíngidos y trips) o tanto por insectos como por viento y presentan una morfología floral poco especializada. Entre dichas especies figuran las de las familias Amaryllidaceae, Apiaceae, Apocynaceae, Araceae, Araliaceae, Asteraceae, Begoniaceae, Brassicaceae, Calceolariceae, Caricaceae, Caryophyllaceae, Commelinaceae, Convolvulaceae, Crassulaceae y Cucurbitaceae (Sinclair, 1968; Watt *et al.*, 1974; Wyatt, 1983; Bawa *et al.*, 1985; Campbell, 1985; Howell y Prakash, 1990; Zomlefer, 1994; Garret, 1995; Schierenbeck *et al.*, 1997; Ladd y Arroyo, 2009; Gibernau, 2003; Robertson y Klemash, 2003; Cerana, 2004; Gaudeul y Till-Bottraud, 2004; Grombone-Guaratini *et al.*, 2004; Abu-Hammour, 2008; Francis y Warwick, 2008; Kaul y Koul, 2008; Martins, 2008; Fründ *et al.*, 2010; Abrol, 2011; Araújo *et al.*, 2011; Mayes, 2011; Osorio, 2011; Abdel-Wahab *et al.*, 2012; Cosacov *et al.*, 2014; Da Silva *et al.*, 2014, 2020; Hernández-Baz *et al.*, 2014; Murúa y Espíndola, 2014; Murúa *et al.*, 2014; Hurwitz, 2018; Saunders, 2018; Usharani y Raju, 2018; Wei *et al.*, 2018; Broyles y Stoj, 2019; Dow, 2019; Eiterer *et al.*, 2019; Kant *et al.*, 2019; Ojumoola *et al.*, 2019; Rickert, 2019; Rollings y Goulson, 2019; Gurung *et al.*, 2020; Hernández-Villa *et al.*, 2020; Marquardt *et al.*, 2020; Pande y Verma, 2020; Warren *et al.*, 2020; Huang *et al.*, 2021).

La forma predominante de los granos de polen de la comunidad estudiada fue la esferoidal, misma que se observó en 23 especies (47.9%). La forma oblada se observó en 10 especies (20.8%) y la forma prolada se observó en 15 especies (31.3%; Fig. 44).

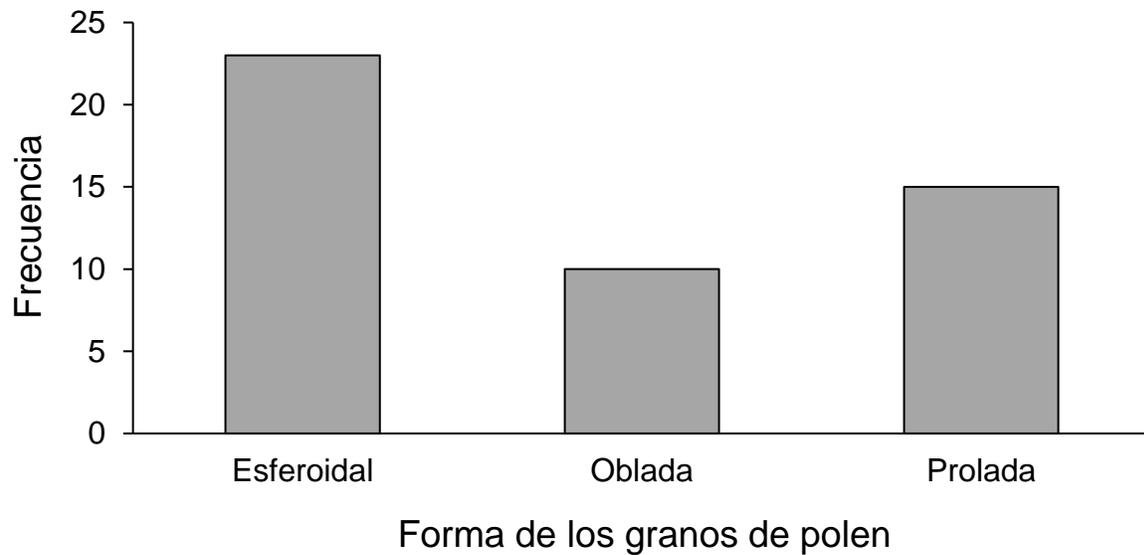


Figura 44. Frecuencia de especies con distinta forma de los granos de polen en la localidad de Tepactipan, Hueytamalco, Puebla.

Los resultados obtenidos, coincide con lo esperado, ya que se ha mencionado que las plantas herbáceas pertenecientes al grupo de las eudicotiledóneas presentan granos de polen esferoidales (Lee, 1978; Zhang *et al.*, 2017) y en la comunidad estudiada, de las 48 especies, 31 (65 %) son eudicotiledóneas herbáceas, 17 de ellas con granos de polen con forma esferoidal (35 %).

A pesar de que 5 familias (20.8%) de las 24 estudiadas pertenecen al grupo Lamiidae de la Subclase Asteridae, y se esperaba que las especies dentro de este grupo que habitan en climas húmedos tienden a presentar granos de polen con forma oblada (Yang *et al.*, 2020) solo *Allamanda* sp. 1 (Apocynaceae) presentó esa característica de las nueve especies pertenecientes al grupo Lamiidae estudiadas en el presente trabajo, Las otras especies dentro del grupo Lamiidae presentaron granos de polen esferoidales [5 especies; 55.6%; *Adhatoda cydoniifolia*

(Acanthaceae); *Asclepias curassavica* (Apocynaceae); *Campsis* sp. 1 (Bignoniaceae); *Ipomoea batatas*; *Ipomoea* sp. 1 (Convolvulaceae)] y prolados [3 especies, 33.3%; *Justicia carnea*, *Pachystachys lutea* (Acanthaceae), *Calceolaria* sp. 1 (Calceolariaceae)]. En el caso de las tres especies con forma prolada, dos de ellas (*Justicia carnea* y *Pachystachys lutea* [Acanthaceae]) tienen forma de vida arbustiva, y dentro del grupo Lamiidae, estas tienden a tener esa forma en los granos de polen (Yang *et al.*, 2020). Así mismo, se ha documentado que la forma prolada suele estar presentarse en granos de polen con aperturas de tipo colpo (Lee, 1978; Müller, 1979), tal y como se observó en el presente estudio para *Calceolaria* sp. 1 (Calceolariaceae) y *Justicia carnea* (Acanthaceae), También es necesario informar que la especie *Calceolaria* sp. 1 (Calceolariaceae) es originaria de bosques templados (CONABIO, 2012), con lo que originalmente no se enfrenta a climas muy húmedos. Esto ocurre también con las especies con polen esferoidal *Campsis* sp. 1 (Bignoniaceae); *Ipomoea batatas* e *Ipomoea* sp. 1 (Convolvulaceae), que son originarias de bosque templado para la primera especie y para zonas áridas para las dos últimas especies mencionadas (CONABIO, 2012).

La mayoría de las plantas estudiadas presentaron granos de polen con una exina delgada. Del total de especies, 25 (52.1%) presentaron una exina de 1 μm , seguido por 15 especies (31.3%) con un grosor de la exina de 2 μm . Tres especies presentaron una exina de 3 μm de grosor (6.3%), dos especies con 5 μm de grosor (4.2%) y tres especies con exinas de 7, 8 y 9 μm de grosor, cada una (6.3% en conjunto; Fig. 45).

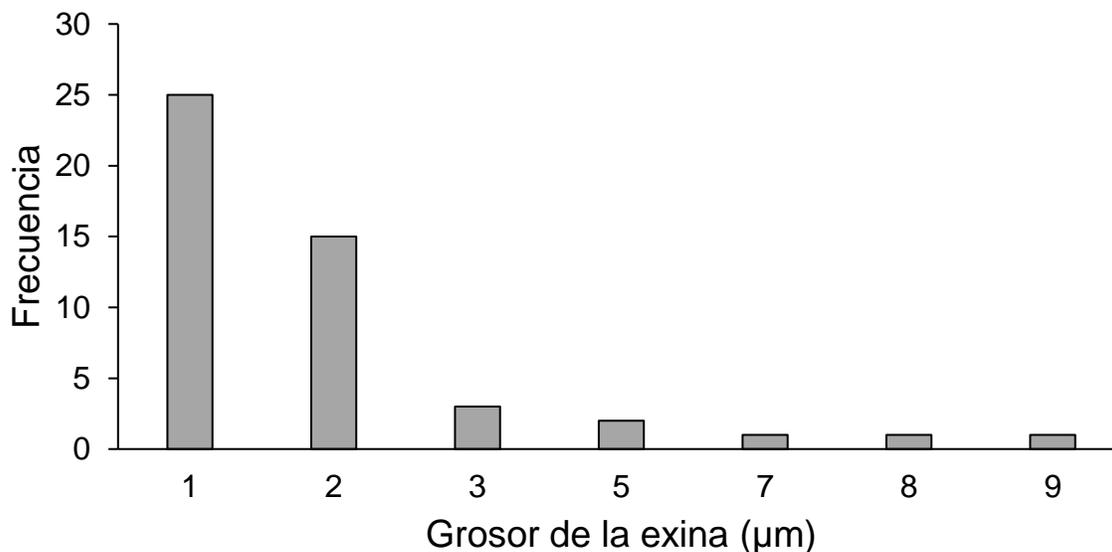


Figura 45. Frecuencia de especies con distinto grosor de la exina de los granos de polen en la localidad de Tepactipan Hueytamalco, Puebla.

Coincide con lo esperado, el que la mayoría de las especies tengan exina delgada, ya que se ha documentado que en ambientes húmedos es favorable porque da flexibilidad al grano de polen en caso de hidratación excesiva (Wodehouse, 1936; Matamoro-Vidal *et al*, 2016). Además, la producción de una exina delgada en un ambiente predominantemente húmedo representa un ahorro de recursos, ya que no hay riesgo de desecación (Cooper *et al.*, 2000; Furness, 2007).

El tipo de relieve más frecuente entre las especies estudiadas fue el reticulado (16 especies; 33.3%). Además, se observó el tipo rugulado en 6 especies (12.5%), el psilado en 5 especies (10.4%), el perforado en 4 especies (8.3%), el estriado en una sola especie (2.1%), al igual que el foveolado (2.1%). Finalmente, no fue posible identificar el tipo de relieve de 15 especies (31.3%; Fig. 46). Por su parte, la ausencia de elementos esculturales fue una característica dominante en la comunidad estudiada (28 especies; 58.3%). Entre las especies restantes, las espinas fueron el elemento escultural dominante (15 especies; 31.3%), seguidas por las espínulas (4 especies; 8.3%), y los gránulos (1 especie; 2.1%; Fig. 47).

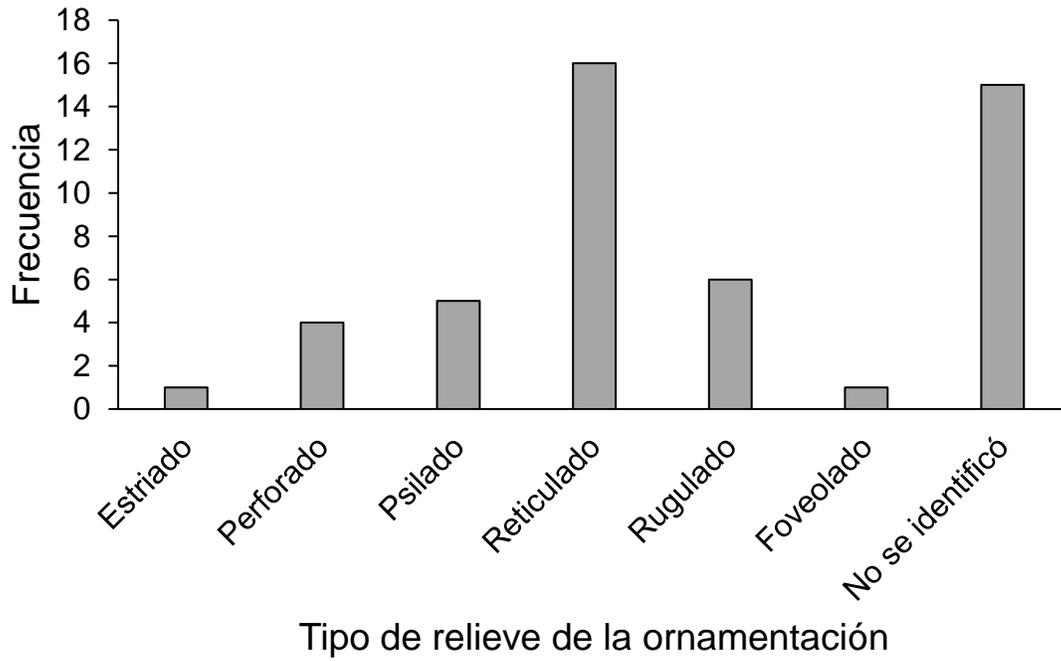


Figura 46. Frecuencia de especies con distinto tipo de relieve en la ornamentación de los granos de polen en la localidad de Tepactipan Hueytamalco, Puebla.

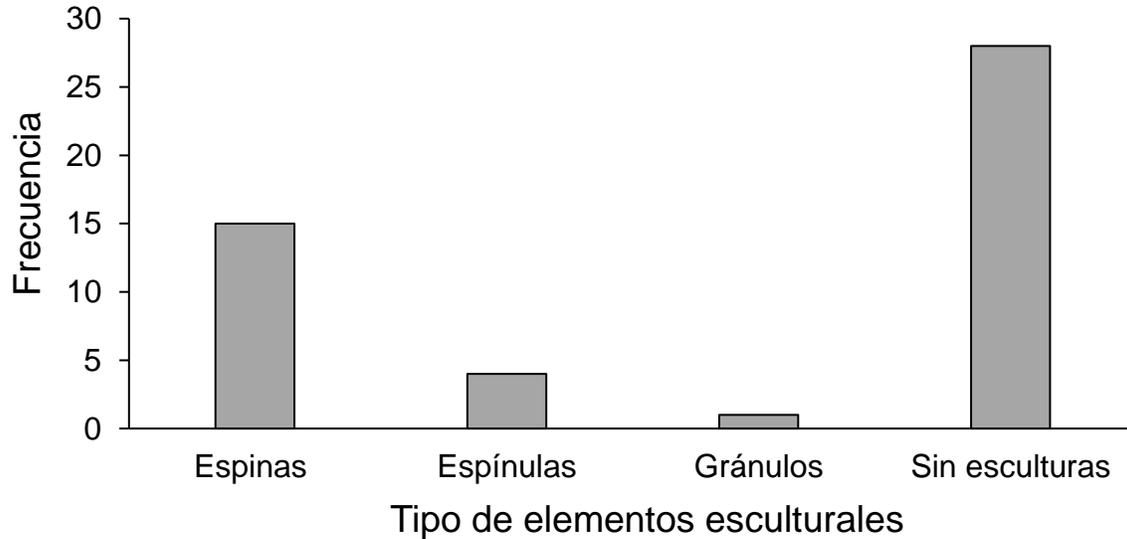


Figura 47. Frecuencia de especies con distinto tipo de elementos esculturales en la ornamentación de los granos de polen en la localidad de Tepactipan Hueytamalco, Puebla.

Se ha reconocido que la ornamentación es un caracter útil para la identificación de especies vegetales dada su escasa variación en distintas condiciones ambientales (Walker y Doyle, 1975; Hebda y Chinnappa, 1994; Kosenko, 1999; Da Silva *et al.*, 2020). En el presente estudio, la mayoría de las especies analizadas presentaron un relieve de tipo reticulado, sugiriendo que la exina de los granos de polen de dichas especies es muy flexible, ya que ese tipo de ornamentación puede adquirir una función similar a la de las aperturas, auxiliando en la regulación de la cantidad de agua dentro del grano de polen (Furness, 2007). Por otro lado, el relieve de tipo reticulado se ha asociado con la ornitofilia y la quiropterofilia en especies de la Familia Fabaceae (Banks y Rudall, 2016; Williams y Mazer, 2016). Aunque en el presente estudio las especies con dicho tipo de relieve no pertenecen a esa familia vegetal, para 10 de ellas [62.5 %; *Justicia cydoniifolia*, *Justicia carnea*, *Pachystachys lutea* (Acanthaceae), *Sambucus nigra* (Adoxaceae), *Impatiens* sp. 1 (Balsaminaceae), *Campsis* sp. 1 (Bignoniaceae), *Tillandsia* sp. 1 (Bromeliaceae), *Lobelia* sp. 1 (Campanulaceae), *Canna indica* (Cannaceae) y

Cleome sp. 1 (Cleomaceae)] se ha registrado la polinización por aves y/o murciélagos (Sazima *et al.*, 1995; Proctor *et al.*, 1996; Machado *et al.*, 2006; Schmidt-Lebuhn *et al.*, 2007; Glinos y Cocucci, 2011; Mosti *et al.*, 2013; Miao *et al.*, 2014; Aguilar-Rodríguez *et al.*, 2016; McCabe, 2018; Gomes *et al.*, 2020).

También, en el presente estudio se encontró que el tipo de elementos esculturales dominante fue el de tipo equinado, es decir, la formación de espinas en la exina del grano de polen. Se ha reportado que las espinas permiten que la exina soporte la tensión en caso de que el grano de polen se sobre-hidrate (Payne, 1981), lo que supone una ventaja en ambientes húmedos, como el de la localidad de estudio. Finalmente, la ausencia de granos de polen con ornamentación de tipo escábrida o verrugada sugiere que la anemofilia es poco frecuente en la comunidad vegetal estudiada, ya que esos caracteres de la ornamentación se han relacionado con dicho vector de polen (Osborn *et al.*, 1991; Yang *et al.*, 2020). En bosques húmedos donde la alta precipitación y la baja velocidad del viento son frecuentes a lo largo del año, la polinización anemófila suele ser escasa (Whitehead, 1969).

El tipo de apertura más común fue el colporo (16 especies; 33.3 %), seguido por el colpo (10 especies; 20.8%) y el poro (11 especies; 22.9%). Las aperturas tipo sulco se observaron en siete especies (14.6 %) y cuatro especies fueron inaperturadas (8.3%; Fig. 48). El número de aperturas más común fue tres (21 especies; 43.8%), seguido de granos de polen con solo una apertura (13 especies; 27.1%). Cuatro especies no presentaron ninguna apertura (8.3%), mientras que tres especies (6.3%) presentaron granos de polen con más de 12 aperturas. Granos de polen con cuatro y seis aperturas fueron observados en dos especies cada uno (4.2%). Finalmente, los granos de polen con cinco, nueve y 11 aperturas se encontraron en solo una especie cada uno (2.1 %; Fig. 49).

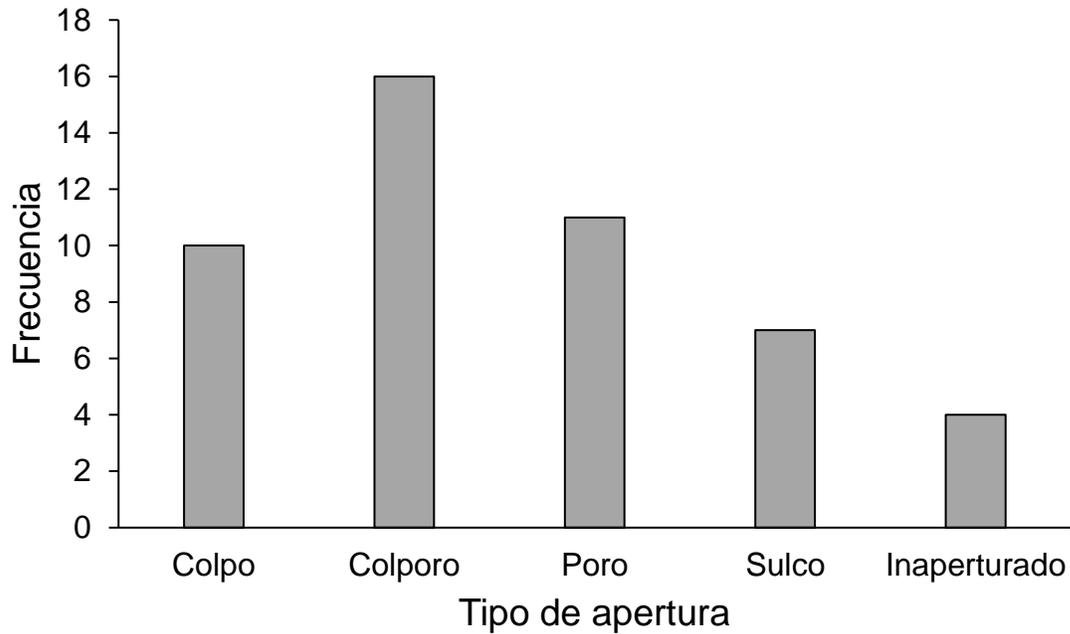


Figura 48. Frecuencia de especies con distinto tipo de aperturas en los granos de polen en la localidad de Tepactipan, Hueytamalco, Puebla.

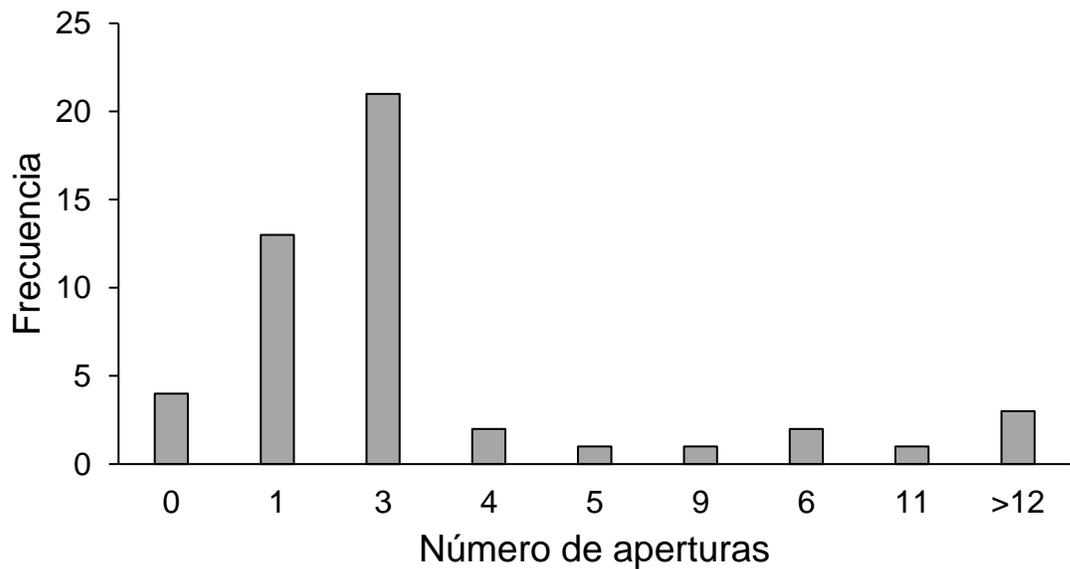


Figura 49. Frecuencia de especies con distinto número de aperturas en los granos de polen en la localidad de Tepactipan, Hueytamalco, Puebla.

El número de aperturas en la mayoría de los granos de polen descritos fue de entre 1 y 3 (70.8%), lo que coincide con lo hipotetizado para la localidad de estudio. Un bajo número de aperturas es beneficioso en sitios con clima cálido - húmedo, ya que evita la absorción excesiva de agua y la sobrehidratación de los granos de polen (Lee, 1978; Cooper *et al.*, 2000). Al mismo tiempo, el bajo número de aperturas presente en los granos de polen de la comunidad estudiada puede favorecer su longevidad, ya que evita cambios frecuentes de volumen (Dajoz *et al.*, 1991; Wang y Dobritsa, 2018). Por último, la predominancia de granos de polen triaperturados y de tipo colporo puede atribuirse a que 19 de las 24 familias vegetales estudiadas son eudicotiledóneas (79.2%; Acanthaceae, Adoxaceae, Amaranthaceae, Apiaceae, Apocynaceae, Araliaceae, Asteraceae, Balsaminaceae, Begoniaceae, Bignoniaceae, Brassicaceae, Calceolariaceae, Campanulaceae, Caricaceae, Caryophyllaceae, Cleomaceae, Convolvulaceae, Crassulaceae, Cucurbitaceae; Byng *et al.*, 2016). Se ha reportado que los granos de polen de las eudicotiledóneas presentan tres aperturas compuestas como los colporos (Wodehouse, 1936; Furness y Rudall, 2004; Zhang *et al.*, 2017; Albert *et al.*, 2018).

8. CONCLUSIONES

Los caracteres morfológicos más comunes en las especies estudiadas fueron la unidad de dispersión tipo mónada (100%), isopolar (100%), simetría bilateral (56.3%), ámbito circular (43.8%), tamaño pequeño (56.3%), forma esferoidal (47.9%), exina delgada (52.1%), relieve reticulado (31.3%), con aperturas de tipo colporo (29.2%), sin elementos esculturales de tipo equinado (31.1%). De manera integrada, la comunidad vegetal analizada presenta granos de polen en mónadas, de forma esferoidal, tamaño pequeño, con elementos esculturales de tipo equinado, con una a tres aperturas de tipo poro, colporo o colpo y con exina delgada. Este morfotipo se presentó en 14 de las 48 especies estudiadas (29.2%).

Aunque la morfología polínica ha sido descrita para un gran número de especies, en el presente estudio se llevaron a cabo, hasta donde se conoce, las primeras descripciones del polen de las especies *Justicia cydoniifolia* (Acanthaceae)

e *Hydrocotyle leucocephala* (Apiaceae), así como a los géneros *Rhodophiala* (Amaryllidaceae), *Helenium* y *Simsia* (Asteraceae).

A pesar de que la morfología de los granos de polen se considera como un carácter poco variable, solo las descripciones de *Canna indica* (Cannaceae) y del género *Ipomoea* (Convolvulaceae) coincidieron en todos los caracteres con las descripciones previas. Esto sugiere que las características ambientales pueden modificar la morfología del polen. Por ejemplo, el tamaño, la forma, así como el número de las aperturas de los granos de polen pueden variar en función de la disponibilidad de nutrientes, la temperatura y humedad ambientales, así como las metodologías empleadas para la colecta, preparación, fijación y revisión de las muestras. También, en las especies con amplias diferencias, sobretodo en la ornamentación, es probable que haya una incorrecta identificación previa, tales son los casos de *Justicia cydoniifolia* (Acanthaceae); *Berula erecta* (Apiaceae); *Asclepias curassavica* (Apocynaceae); *Syngonium* sp. 1 (Araceae); *Stellaria* sp. 1 (Caryophyllaceae).

Finalmente, se recalca que si bien, todas las especies aquí estudiadas tienen polinización por diferentes organismos, como aves, murciélagos y principalmente insectos, para poder llevar a cabo proyectos de conservación o estudios sobre rutas de forrajeo es necesario ampliar este catálogo polínico.

9. LITERATURA CITADA

- Abbas, M., y Suciato, E. T. 2020. Feed resources determination based on pollen diversity in *Trigona* bees (*Trigona* sp.) colony. *Biosaintifika: Journal of Biology & Biology Education*, 12(3): 478-487.
- Abdel-Wahab T. E., Ebadah, I. M. A., y Mahmoud, Y. A. 2012. Insect pollinators of anise plants (*Pimpinella anisum* L.) and the important role of honey bees (*Apis mellifera* L.) on their yield productivity. *Archives of Phytopathology and Plant Protection*, 45(6): 677-685.
- Abebe, D. 1992. Systematic studies in the genus *Pimpinella* L. (Umbelliferae) from tropical Africa. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 110(4): 327-372.

- Abhivivek, K. R., Sharma, H. K., y Thakur, M. 2021. Diversity of polleniferous plants of *Apis mellifera* L. in mid hill region of Himachal Pradesh. *Journal of Entomology and Zoology Studies*, 9(2): 1184-1193.
- Abrol, D. P. 2011. *Pollination biology: biodiversity conservation and agricultural production*. Springer Science & Business Media, Jammu, India. 792 pp.
- Absy, M. L. 1975. Polen e esporos do Quaternário de Santos (Brasil). *Hoehnea*, 5(5): 1-26.
- Abu-Hammour, K. 2008. *Pollination of medicinal plants (Nigella sativa and Coriandrum sativum) and Cucurbita pepo in Jordan*. Tesis de Doctorado, Universidad de Bonn, Alemania. 103 pp.
- Ackerman, J. D., y Williams, N. H. 1981. Pollen morphology of the Chloraeinae (Orchidaceae: Diurideae) and related subtribes. *American Journal of Botany*, 68(10): 1392-1402.
- Aguilar-García, S. A., Figueroa-Castro, D. M., y Castañeda-Posadas, C. 2012. Pollen morphology of *Pachycereus weberi* (Cactaceae): an evaluation of variation in pollen size. *Plant Systematics and Evolution*, 298(10): 1845-1850.
- Aguilar-Rodríguez, P. A., Krömer, T., García-Franco, J. G., y MacSwiney G. M. C. 2016. From dusk till dawn: nocturnal and diurnal pollination in the epiphyte *Tillandsia heterophylla* (Bromeliaceae). *Plant Biology*, 18(1): 37-45 pp
- Ahmad, S., Zafar, M., Ahmad, M., Yaseen, G., y Sultana, S. 2019. Microscopic investigation of palyno-morphological features of melliferous flora of Lakki Marwat district, Khyber Pakhtunkhwa, Pakistan. *Microscopy Research and Technique*, 82(6): 720-730.
- Aizen, M. A., y Raffaele, E. 1998. Flowering-shoot defoliation affects pollen grain size and postpollination pollen performance in *Alstroemeria aurea*. *Ecology*, 79: 2133-2142.
- Albert, B., Ressayre, A., Dillmann, C., Carlson, A. L., Swanson, R. J., Gouyon, P. H., y 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.

- Alfaro, B. R. G., González, A. J. A., Ortiz, D. J. J., Viera, C. F. A., Burgos, P. A. I., Martínez, H. E. y Ramírez, A. E. 2010. Caracterización palinológica de las mieles de la Península de Yucatán, Mérida. Universidad Autónoma de Yucatán. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Yucatán, México. 156 pp.
- Ali-Chakass, M., Boussioud-Corbières, F., y Reduron, J. P. 2011. Étude palynologique de quatre espèces d'Apiacées alimentaires et médicinales (*Coriandrum sativum* L., *Eryngium creticum* Lam., *Foeniculum vulgare* Mill., *Petroselinum crispum* (Mill.) Fuss) au Liban. Acta Botanica Gallica, 158(1): 37-46,
- Alvarado, J. L., Lira-Saade, R. y Caballero, J. 1992. Palynological evidence for the generic delimitation of *Sechium* (Cucurbitaceae) and its allies. Bulletin of the British Museum (Natural History), 22(2): 109-121.
- Amina, H., Ahmad, M., Bhatti, G. R., Zafar, M., Sultana, S., Butt, M. A., Bahadur, S., Haq, I. U., Ghufuran, M. A., Lubna, Ahmad, S., y Ashfaq, S. 2020. Microscopic investigation of pollen morphology of Brassicaceae from Central Punjab-Pakistan. Microscopy Research and Technique, 83(4): 446-454.
- Araújo, L. D. A. D., Quirino, Z. G. M., y Machado, I. C. 2011. Fenologia reproductiva, biologia floral e polinização de *Allamanda blanchetii*, uma Apocynaceae endêmica da Caatinga. Brazilian Journal of Botany, 34 (2): 211-222.
- Ayers, T. J. 1988. Two *Lobelia* (Campanulaceae) gypsophiles from Nuevo León, Mexico. SIDA, Contributions to Botany, 13(2): 141-148.
- Baczyński, J., Miłobędzka, A., y Banasiak, Ł. 2021. Morphology of pollen in Apiales (Asterids, Eudicots). Phytotaxa, 478(1): 1-32.
- Bahadur, S., Ahmad, M., Zafar, M., Sultana, S., Begum, N., Ashfaq, S., Gul, S., Khan, M. S., Shah, S. N., Ullah, F., Saquib, S., y Ayaz, A. 2018. Palyno-anatomical studies of monocot taxa and its taxonomic implications using light and scanning electron microscopy. Microscopy Research and Technique, 82(4): 373-393.
- Banks, H., y Rudall, P. J. 2016. Pollen structure and function in caesalpinoid legumes. American Journal of Botany, 103(3): 423-436.

- Bittar, P. B., Alves-dos-Santos, I., Da Silva, C. I. 2020. Incredible information that pollen can tell us about the bee plant interaction. Pp 79-87. En: Da Silva, C. I., Radaeski, J. N., Nicolosi, A. M. V., y Bauermann, S. G. (comps.). Atlas of pollen and plants used by bees. Consultoria Inteligente em Serviços Ecosistemicos (CISE), Río Claro, São Paulo, Brasil
- Basarkar, U. G. 2017. Light microscopic studies of pollen grains by acetolysis method. International Journal of Researches in Biosciences, Agriculture and Technology, 3: 1-10.
- Bauermann, S. G., Evaldt, A. C. P., Zanchin, J. R., y de Loreto Bordignon, S. A. 2010. Diferenciação polínica de *Butia*, *Euterpe*, *Geonoma*, *Syagrus* e *Thrinax* e implicações paleoecológicas de Arecaceae para o Rio Grande do Sul. Iheringia. Série Botânica, 65(1): 35-47.
- Bawa, K. S., Bullock, S. H., Perry, D. R., Coville, R. E., y Grayum, M. H. 1985. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. II. Pollination Systems. American Journal of Botany, 72(3): 346-356.
- Bell, C. R. 1959. Mineral nutrition and flower to flower pollen size variation. American Journal of Botany, 46(9): 621-624.
- Bermejo, D. 2011. El grano de polen. Pp. 21-28. En: Bermejo D. (ed.). Evolución y situación actual de los estudios de polen atmosférico. Colegio Oficial de Farmacéuticos de Zaragoza, Zaragoza, España.
- Blackmore, S. 2007. Pollen and spores: microscopic keys to understanding the earth's biodiversity. Plant Systematics and Evolution, 263: 3–12.
- Bogner, J., y Gonçalves, E. G. 2005. Two new species of *Xanthosoma* (Araceae) from South America and notes on the tribe Caladieae. Willdenowia, 35(2): 333-344.
- Bolick, M. R. 1978. Taxonomic, evolutionary, and functional considerations of Compositae pollen ultrastructure and sculpture. Plant Systematics and Evolution, 130(3): 209-218.
- Bolick, M. R., y Vogel, S. 1992. Breaking strengths of pollen grain walls. Plant Systematics and Evolution, 181(3): 171-178.

- Bouchal, J. M. 2019. The middle Miocene palynofloras of the Salihpaşalar lignite mine (Yatağan Basin, Southwest Anatolia): environmental characterisation and comparison with palynofloras from adjacent basins. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, 99(4): 591-636.
- Boyd, W. E., y Hall, V. A. 1998. Landmarks on the frontiers of palynology: an introduction to the IX International Palynological Congress Special Issue on New Frontiers and Applications in Palynology. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 103: 1-10.
- Broyles, S. B., y Stoj, K. R. 2019. Patterns of nectar production in *Asclepias curassavica* (Apocynaceae). *Journal of Pollination Ecology*, 25(8): 78-88.
- Byng, J. W., Chase, M. W., Christenhusz, M. J. M., Fay, M. F., Judd, W. S., Mabberley, D.J., Sennikov, A. N., Soltis, D. E., Soltis, P. M., y Stevens, P. F. 2016. An update of the angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181(1): 1-20.
- Campbell, D. R. 1985. Pollinator sharing and seed set of *Stellaria pubera*: competition for pollination. *Ecology*, 66(2): 544-553.
- Candido, R. S., Fourny, A. C. D. S., Gonçalves-Esteves, V., y Lopes, R. C. 2013. *Hippeastrum* species in areas of restinga in the state of Rio de Janeiro, Brazil: pollen characters. *Acta Botanica Brasilica*, 27(4): 661-668.
- Cárdenas-Avenidaño, M. J. 2019. Contribución al conocimiento de la diversidad florística en la localidad de Tepactipan, Hueytamalco, Puebla. Tesis de licenciatura, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Puebla. 64 pp.
- Cerana, M. M. 2004. Flower morphology and pollination in *Mikania* (Asteraceae). *Flora*, 199(2): 168-177.
- Ciciarelli, M. D. L. M., y Passarelli, L. M. 2020. Morfología palinológica y viabilidad en especies de *Canna* L. (Cannaceae-Zingiberales) e híbridos relacionados. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 55: 231-241.
- Ciciarelli, M. D. L. M., Passarelli, L. M., y Roller, C. H. 2010. Morfología del polen en especies de *Canna* (Cannaceae) y su implicancia sistemática. *Revista de Biología Tropical*, 58(1): 63-79.

- Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). 2011. La Biodiversidad en Puebla: Estudio de Estado. México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Gobierno del Estado de Puebla, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. Puebla, México. 440 pp.
- Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). 2012. Malezas de México. Recuperado de: <http://www.conabio.gob.mx/malezasdemexico/2inicio/home-malezas-mexico.htm>
- Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). 2020. Portal de Geoinformación del Sistema Nacional de Información sobre la Biodiversidad (SNIB). Recuperado de: <http://www.conabio.gob.mx/informacion/gis/>
- Cooper, R. L., Osborn, J. M., y Philbrick, C. T. 2000. Comparative pollen morphology and ultrastructure of the Callitrichaceae. *American Journal of Botany*, 87(2): 161-175.
- Cosacov, A., Cocucci, A. A., y Sérsic, A. N. 2014. Geographical differentiation in floral traits across the distribution range of the Patagonian oil-secreting *Calceolaria polyrhiza*: do pollinators matter? *Annals of Botany*, 113(2): 251-266.
- Da Silva, C. I., Fonseca-Imperatriz V. L., Groppo, M., Bauermann, S. G., Saraiva, A. M., Queiroz, E. P., Evaldt, A. C. P., Aleixo, K. P., Castro, J. P., Castro, M. M. N., De Faria, L. B., Ferreira-Caliman, M. J., Wolff, J. L., Neto, H. F. P., y Garófalo, C. A. 2014. Catálogo polínico das plantas usadas por abelhas no campus da USP de Ribeirão Preto. Holos Editora, São Paulo, Brasil. 153 pp.
- Da Silva, C. I., Limão, A. A. C., Kleinert, A. M. P., Freitas, B. M., Costa, C. C. A., Maia-Silva, C., Krug, C., Ospino, D. F. A., Riano, D., Gruchowski-Woitowicz, F. C., Pinto, G. S., Alves-dos-Santos, I., Radaeski, J. N., Gonçalves, D. S. J., Cure, J. R., Deluque, K. F. M., Lima-Verde, L. W., Loiola, M. I. B., Arena, M. V. N., Montefusco, M., Guerrero, M., Di Pasquo, M., Alarcón, P., Nunes-Silva, P., Sepúlveda-Cano, P. A., Kevan, P., Bittar, P. B., Martin, R., Padilla, S., Bauermann, S. G., e Imperatriz-Fonseca, V. L. 2020. Pollen catalog of plants

- used in bee's diet in different types of vegetation. Pp. 105-116. En: Da Silva, C. I., Radaeski, J. N., Nicolosi, A. M. V., y Bauermann, S. G. (comps.). Atlas of pollen and plants used by bees. Consultoria Inteligente em Serviços Ecosistemicos (CISE), Río Claro, São Paulo, Brasil.
- Dabbub, H., Salim, M., Abdel-Hameed, U., Tantawy, M., y Mohamed, A. H. 2020. A contribution of the palynological criteria in evaluating the relationships among some species of Apocynaceae *sensu lato*. Egyptian Journal of Botany, 60(2): 437-449.
- Dajoz, I., Till-Bottraud, I., y Gouyon, P. H. 1991. Evolution of pollen morphology. Science, 253(5015): 66-68.
- Dajoz, I., Till-Bottraud, I., y Gouyon, P. H. 1993. Pollen aperture polymorphism and gametophyte performance in *Viola diversifolia*. Evolution, 47(4): 1080-1093.
- Daşkın, R., e Yılmaz, Ö. 2009. *Centaurea kaynakiae* (Asteraceae), a new species from Turkey. Annales Botanici Fennici, 46(5): 474-478.
- De Leonardis, W., De Santis, C., Ferrauto, G., y Fichera, G. 2009. Pollen morphology of six species of *Bupleurum* L. (Apiaceae) present in Sicily and taxonomic implications. Plant Biosystems, 143: 293-300.
- De Luna, B. O. 2014. Desarrollo de la comunidad de Hueytamalco, Puebla, México, a través del bambú como material industrial. Tesis de Maestría, Universidad Autónoma de Nuevo León, Nuevo León, México. 141 pp.
- De Wilde, W. J. J. O., y Duyfjes, B. E. E. 2010. Cucurbitaceae. Flora Malesiana, 19(1): 1-333.
- Devarkar, V. D. 2011. Baseline inventory for angiospermic pollen diversity in Osmanabad District (Ms), India. Bioscience Discovery, 2(3): 288-293.
- Dow, A. M. 2019. Native plant landscaping for pollinators on Eastern North Carolina solar farms. Tesis de Maestría, East Carolina University, Estados Unidos. 66 pp.
- Drugg, W. S. 1962. Pollen morphology of the Lennoaceae. American Journal of Botany, 49(10): 1027-1032.
- Dunbar, A. 1984. Pollen morphology in Campanulaceae IV. Nordic Journal of Botany, 4(1): 1-19.

- Edeoga, H. O., Omosun, G., Osuagwu, G. G. E., Mbaebie, B. O., y Madu, B. A. 2009. Micromorphological characters of the vegetative and floral organs of some *Cleome* species from Nigeria. *American-Eurasian Journal of Scientific Research*, 4(3): 124-127.
- Eiterer, M., Valentin-Silva, A., Junior, N. S. B., y Vieira, M. F. 2019. Functional floral morphology of two medicinal *Mikania* (Asteraceae) species and their floral visitors. *The International Journal of Plant Reproductive Biology*, 11(1): 9-14.
- Ejsmond, M. J., Wrońska-Pilarek, D., Ejsmond, A., Dragosz-Kluska, D., Karpińska-Kołaczek, M., Kołaczek, P., y Kozłowski, J. 2011. Does climate affect pollen morphology? Optimal size and shape of pollen grains under various desiccation intensity. *Ecosphere*, 2(10): 1-15.
- El-Naggar, S. M., y Abdel-Hafez, S. I. I. 2003. Leaf surface, pollen morphology, fungal biodiversity and leaf spots of some wild plants in Sinai, Egypt. *Feddes Repertorium: Zeitschrift für botanische Taxonomie und Geobotanik*, 114(1-2): 74-90.
- Erdtman, G. 1943. An introduction to pollen analysis. *Chronica Botanica Company*, Estados Unidos de América. 352 pp.
- Evangelista, O. V., López, B. J., Caballero, N. J., y Martínez, A. M. A. 2010. Patrones espaciales de cambio de cobertura y uso del suelo en el área cafetalera de la sierra norte de Puebla. *Investigaciones Geográficas*, 72: 23-38.
- Evert, R. F., y Eichhorn, S. E. 2012. *Course smart international e-book for biology of plants*. Macmillan International Higher Education, Nueva York, Estados Unidos. 919 pp.
- Fægri, K. 1956. Recent trends in palynology. *The Botanical Review*, 22(9): 639-664.
- Fægri, K., y van der Pijl, L. 1979. *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press, Gran Bretaña. 244 pp.
- Fauzia, S., Sukarsa, S., y Herawati, W. 2019. Karakteristik morfologi polen sebagai sumber pakan lebah *Trigona* sp. di Desa Serang Purbalingga. *BioEksakta: Jurnal Ilmiah Biologi Unsoed*, 1(2): 115-122.
- Ferguson, I. K. 1985. The role of pollen morphology in plant systematic. *Anales de la Asociación de Palinólogos de la Lengua Española*, 2: 5-18.

- Ferreira, A. G., e Irgang, B. E. 1970. Pollen grains from Umbelliferae of Rio Grande do Sul. Genera *Eryngium* L. sectio *Panniculata* Wolff. Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica, 13(2-3): 188-201.
- Flores-Vindas, E. M. 1994. La planta: estructura y función. Tecnológica de Costa Rica, Cartago, Costa Rica. 501 pp.
- Fontes, D., Jaramillo C., y Moreno, J. E. 2020. Pollen morphology of the Amacayacu forest dynamics plot, Western Amazon, Colombia. Palynology, 44(1): 32-79.
- Francis, A., y Warwick, S. I. 2008. The biology of Canadian weeds. 3. *Lepidium draba* L., *L. chalepense* L., *L. appelianum* Al-Shehbaz (update). Canadian Journal of Plant Science, 88(2): 379-401.
- Fründ, J., Linsenmair, K. E., y Blüthgen, N. 2010. Pollinator diversity and specialization in relation to flower diversity. Oikos, 119(10): 1581-1590.
- Furness, C. A. 2007. Why does some pollen lack apertures? A review of inaperturate pollen in eudicots. Botanical Journal of the Linnean Society, 155(1): 29-48.
- Furness, C. A., y Rudall, P. J. 1999. Inaperturate pollen in monocotyledons. International Journal of Plant Sciences, 160(2): 395-414.
- Furness, C. A., y Rudall, P. J. 2004. Pollen aperture evolution—a crucial factor for eudicot success? Trends in Plant Science, 9(3): 154-158.
- Gálvez, C., y Ubera, J. L. 1985. Nuevas aportaciones al catálogo aeropalínológico de Córdoba: plantas exóticas. Anales de la Asociación de Palinólogos de la Lengua Española, 2: 215-225.
- García-García, M. C., Díez, M. J., y García, M. F. J. 2000. Morfología polínica de *Pimpinella* L. (Apiaceae) en la Península Ibérica y Baleares. Lagasalia, 21(2): 323-334.
- Garrett, A. 1995. The pollination biology of papaw (*Carica papaya* L.) in Central Queensland. Tesis de Doctorado, Universidad de Kiel, Alemania. 170 pp.
- Gaudeul, M., y Till-Bottraud, I. 2004. Reproductive ecology of the endangered alpine species *Eryngium alpinum* L. (Apiaceae): phenology, gene dispersal and reproductive success. Annals of Botany, 93(6): 711-721.

- Ghosh, A., y Karmakar, P. 2012. Studies in the pollen morphology of some members of Acanthaceae in Paschim Medinipur District, West Bengal. *Indian Journal of Biological Sciences*, 18: 26-34.
- Ghosh, A., y Karmakar, P. 2017. Monocot pollen flora of Paschim Medinipur District, West Bengal with a note on pollen dispersal mechanism. *Current Botany*, 8: 41-54.
- Gibernau, M. 2003. Pollinators and visitors of aroid inflorescences. *Aroideana*, 26(11): 73-91.
- Glimn-Lacy, J., y Kaufman, P. B. 2006. *Botany illustrated: introduction to plants, major groups, flowering plant families*. Springer Science & Business Media, Nueva York, Estados Unidos. 290 pp.
- Glinos, E., y Cocucci, A. A. 2011. Pollination biology of *Canna indica* (Cannaceae) with particular reference to the functional morphology of the style. *Plant Systematics and Evolution*, 291(1): 49-58.
- Gobierno del Estado de Puebla (GEP). 2008. *Plan de Desarrollo Municipal de Hueytamalco, Puebla, 2008-2011*. Secretaría del Gobierno de Puebla. 36 pp.
- Gomes, A. C., Ferreira, B. H., Souza, C. S., Arakaki, L. M., Aoki, C., Paggi, G. M., y Sigrist, M. R. 2020. Adaptive response of extreme epiphyte *Tillandsia* species (Bromeliaceae) is demonstrated by different sexual reproduction strategies in the Brazilian Chaco. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 192(4): 840-854.
- Grayum, M. H. 1986. Phylogenetic implications of pollen nuclear number in the Araceae. *Plant Systematics and Evolution*, 151(3): 145-161.
- Grombone-Guaratini, M. T., Solferini, V. N., y Semir, J. 2004. Reproductive biology in species of *Bidens* L. (Asteraceae). *Scientia Agricola*, 61: 185-189.
- Gurung, S., Koju, N. K., y Koju, N. P. 2020. Diversity of pollinators in marigold (*Tagetes erecta* L.) in a core area of Kathmandu Valley, Nepal. *Nepal Journal of Environmental Science*, 8: 29-38.
- Halbritter, H., y Hesse, M. 2005. Specific ornamentation of orbicular walls and pollen grains, as exemplified by Acanthaceae. *Grana*, 44(4): 308-313.

- Harder, L. D. 1998. Pollen-size comparisons among animal-pollinated angiosperms with different pollination characteristics. *Biological Journal of the Linnean Society*, 64(4): 513-525.
- Harker, M., y Jiménez-Reyes, N. 2002. *Verbesina barrancae* (Compositae, Heliantheae), a new species from Jalisco, Mexico. *Brittonia*, 54(3): 181-189.
- Hebda, R. J. 1985. Pollen morphology of *Ligusticum* (Apiaceae) in Canada. *Canadian Journal of Botany*, 63: 1880-1887.
- Hebda, R. J., y Chinnappa, C. C. 1994. Studies on pollen morphology of Rosaceae. *Acta Botanica Gallica*, 141(2): 183-193.
- Hernández-Baz, F., González, J. M., Carmona Valdovinos, T., y Castro Bobadilla, G. 2014. Remarks on the daily rhythm of Lepidoptera in *Simsia amplexicaulis* (Cav.) (Asteraceae) in a cloud forest of Veracruz State, Mexico. *Acta Zoológica Mexicana*, 30(2): 414-421.
- Hernández-Villa, V., Vibrans, H., Uscanga-Mortera, E., y Aguirre-Jaimes, A. 2020. Floral visitors and pollinator dependence are related to floral display size and plant height in native weeds of central Mexico. *Flora*, 262: 151505.
- Heslop-Harrison, J. 1971. The pollen wall: structure and development. Pp. 75-98. En: Heslop-Harrison, J. (ed.). *Pollen: development and physiology*. Butterworths, Londres, Inglaterra.
- Hesse, M., Halbritter, H., Zetter, R., Weber, M., Bouchner, R., Frosch-Radivo, A., y Ulrich, S. 2009. *Pollen terminology. An illustrated handbook*. Springer-Verlag, Viena, Austria. 261 pp.
- House, A., y Balkwill, K. 2016. Labyrinths, columns and cavities: new internal features of pollen grain walls in the Acanthaceae detected by FIB-SEM. *Journal of Plant Research*, 129(2): 225-240.
- House, A., y Balkwill, K. 2017. FIB-SEM enhances the potential taxonomic significance of internal pollen wall structure at the generic level. *Flora*, 236: 44-57.
- Howell, G., y Prakash, N. 1990. Embryology and reproductive ecology of the darling lily, *Crinum flaccidum* Herbert. *Australian Journal of Botany*, 38(5): 433-444.

- Huang, Y., Liu, L. Y., Liu, C. Q., Lu, Q. B., Gong, Q. B., Cai, B., y Hu, X. H. 2021. Diverse large lepidopteran pollinators promote the naturalisation of *Crinum asiaticum* in invaded and disturbed habitats, despite apparent floral specialisation. *Plant Systematics and Evolution*, 307 (23): 1-12.
- Hurwitz, J. 2018. Butterfly gardening with trees. Pp. 170-187. En: Hurwitz, J. (ed.). *Butterfly Gardening*. Princeton University Press, Nueva Jersey, Estados Unidos..
- İnceoğlu, Ö., y Karamustafa, F. 1977. The pollen morphology of plants in Ankara region II. Cruciferae. *Communications de la Faculté des Sciences de l'Université d'Ankara: Série C2: Botanique*, 21: 109-120.
- Instituto Nacional para el Federalismo y el Desarrollo Municipal (INAFED). 2017. Enciclopedia de los Municipios y Delegaciones de México. Estado de Puebla. <http://inafed.gob.mx/work/enciclopedia/EMM21puebla/municipios/21076a.html>
- Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI). 2011. Plataforma del Mapa Digital de México. <http://gaia.inegi.org.mx/mdm6>
- Johnson, S. D., y Edwards, T. J. 2000. The structure and function of orchid pollinaria. *Plant Systematics and Evolution*, 222(1): 243-269.
- Kant, K., Meena, S. R., Sharma, Y. K., Meena, N. K., Vishal, M. K., Saxena, S. N., y Mishra, B. K. 2019. Development of aphids *Hyadaphis coriandri* (Das), its natural enemies and pollinators on coriander (*Coriandrum sativum* L.). *International Journal of Seed Spices*, 9(1): 79-84.
- Kaul, V., y Koul, A. K. 2008. Floral phenology in relation to pollination and reproductive output in *Commelina caroliniana* (Commelinaceae). *Australian Journal of Botany*, 56(1): 59-66.
- Konzmann, S., Koethe, S., y Lunau, K. 2019. Pollen grain morphology is not exclusively responsible for pollen collectability in bumble bees. *Scientific Reports*, 9(1): 1-8.
- Kosenko, V. N. 1999. Contributions to the pollen morphology and taxonomy of the Liliaceae. *Grana*, 38 (1): 20-30.

- Kress, W. J. 1981. Sibling competition and evolution of pollen unit, ovule number, and pollen vector in angiosperms. *Systematic Botany*, 6(2): 101-112.
- Kriebel, R., Khabbazian, M., y Sytsma, K. J. 2017. A continuous morphological approach to study the evolution of pollen in a phylogenetic context: an example with the order Myrtales. *PLoS ONE*, 12(12): e0187228.
- Kubitzki, K. 1998. Cannaceae. Pp. 103-106. En: Kubitzki, K. (ed.). *Flowering plants: Monocotyledons. The Families and Genera of Vascular Plants*, vol 4. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, Nueva York, Estados Unidos.
- Ladd, P. G., y Arroyo, M. T. 2009. Comparisons of breeding systems between two sympatric species, *Nastanthus spathulatus* (Calyceraceae) and *Rhodophiala rhodolirion* (Amaryllidaceae), in the high Andes of central Chile. *Plant Species Biology*, 24(1): 2-10.
- Laín, C. S. 2004. Glosario de términos palinológicos. *Lazaroa*, 25: 93-112.
- Landi, L. A. D. C., y Gasparino, E. C. 2018. Palinología de Amaranthaceae e Araliaceae nativas em fragmentos florestais remanescentes da região noroeste do Estado de São Paulo. *Hoehnea*, 45: 115-125.
- Lau, T. C., y Stephenson, A. G. 1994. Effects of soil phosphorus on pollen production, pollen size, pollen phosphorus content, and ability to sire seeds in *Cucurbitia pepo* (Cucurbitaceae). *Sexual Plant Reproduction*, 7: 215-220.
- Laurence, A. R., y Bryant, V. M. 2019. Forensic palynology and the search for geolocation: factors for analysis and the Baby Doe case. *Forensic Science International*, 302: 109903.
- Lee, S. 1978. A factor analysis study of the functional significance of angiosperm pollen. *Systematic Botany*, 3(1): 1-19.
- Lehtilä, K., y Strauss, S. Y. 1999. Effects of foliar herbivory on male and female reproductive traits of wild radish, *Raphanus raphanistrum*. *Ecology*, 80(1): 116-124.
- Lin, J., Qin, W., Liu-Zhong, Y. E., y You-run, L. 2005. Pollen morphology of *Artemisia* L. and its systematic significance. *Wuhan University Journal of Natural Sciences*, 10(2): 448-454.

- Linn, S. S. 2020. Pollen morphology of ten species found in Nyaung Myint Village, Meiktila Township. *University of Mandalay Research Journal*, 11: 279-288.
- Loyola-Gómez, C., Rivas, M. J., y Gacitúa, R. M. J. 2015. Permeabilidad del suelo de la cuenca del río Chillán, entre Estero Peladillas y río Ñuble, Chile. *Cuadernos de Geografía: Revista Colombiana de Geografía*, 24(1): 73-86.
- Machado, I. C., Lopes, A. V., Leite, A. V., y De Brito C. N. 2006. *Cleome spinosa* (Capparaceae): polygamodioecy and pollination by bats in urban and Caatinga areas, northeastern Brazil. *Botanische Jahrbücher für Systematik*, 127(1): 69-82.
- Maia-Silva, C., Hrcir, M., Costa, C. C. A, Limão, A. A. C., Pereira, J. S., Da Silva, C. I., e Imperatriz-Fonseca, V. L. 2020. Pollen collection of Brazilian tropical dry forest. Pp. 60-77. En: Da Silva, C. I., Radaeski. J. N., Nicolosi, A. M. V., y Bauermann, S. G. (comps.). *Atlas of pollen and plants used by bees*. Consultoria Inteligente en Serviços Ecosistemicos (CISE), Río Claro, São Paulo, Brasil.
- Mander, L., Parins-Fukuchi, C., Dick, C. W., Punyasena, S. W., y Jaramillo, C. 2020. Phylogenetic and ecological correlates of pollen morphological diversity in a Neotropical rainforest. *Biotropica*, 53(1): 74-85.
- Marquardt, M., Kienbaum, L., Kretschmer, L. A., Penell, A., Schweikert, K., Ruttensperger, U., y Rosenkranz, P. 2020. Evaluation of the importance of ornamental plants for pollinators in urban and suburban areas in Stuttgart, Germany. *Urban Ecosystems*, 1: 1-15.
- Martins, D. 2008. Papaya on small-holder farms in the Kerio Valley, Kenya: 'Bomas', Hedgerows, native plants and conserving male trees. Pp. 3-15. En: *The Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). Tools for conservation and use of pollination services. Initial survey of good pollination practices*. The Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO), Roma, Italia.
- Matamoro-Vidal, A., Raquin, C., Brisset, F., Colas, H., Izac, B., Albert, B., y Gouyon, P. H. 2016. Links between morphology and function of the pollen wall: an

- experimental approach. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 180(4): 478-490.
- Mayes, D. 2011. Pollinators in and around farms. Pp. 2-17. En: Ferreira L. (ed). *Pollinators in Africa: Understanding is the first step to protecting*. South African National Biodiversity Institute (SANBI), Sudáfrica.
- McCabe, A. B. 2018. *Sambucus cerulea* Raf. (blue elderberry; th'ikwukwulhp). Logan Creek Decolonization Project Journal, 1(1): 13-16.
- Meerow, A. W., y Dehgan, B. 1988. Pollen morphology of the Eucharideae (Amaryllidaceae). *American Journal of Botany*, 75(12): 1857-1870.
- Mercado-Gómez, J. D., Carmona-Duque, D. T., Jiménez-Bulla, L. C., y Aceituno-Bocanegra, F. J. 2015. Flora palinológica de la cuenca media del río San Eugenio, Risaralda (Cordillera Central), Colombia. *Actualidades Biológicas*, 37(103): 185-200.
- Miao, M. Z., Liu, H. F., Kuang, Y. F., Zou, P., y Liao, J. P. 2014. Floral vasculature and ontogeny in *Canna indica*. *Nordic Journal of Botany*, 32(4): 485-492.
- Mignot, A., Hoss, C., Dajoz, I., Leuret, C., Henry, J.P., Dreuillaux, J.M., Heberle-Bors, E. y Till-Bottraud, I. 1994 Pollen aperture polymorphism in the Angiosperms: importance, possible causes and consequences, *Acta Botanica Gallica*, 141(2): 109-122
- Moar, N. T., Wilmshurst, J. M., y McGlone, M. S. 2011. Standardizing names applied to pollen and spores in New Zealand quaternary palynology. *New Zealand Journal of Botany*, 49(2): 201-229.
- Montoya-Pfeiffer, P. M., León-Bonilla, D., y Nates-Parra, G. 2014. Catálogo de polen en mieles de *Apis mellifera* provenientes de zonas cafeteras en la Sierra Nevada de Santa Marta, Magdalena, Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 38(149): 364-384.
- Moreira, G. L., Cavalcanti, T. B., Mendonça, C. B. F., y Gonçalves-Esteves, V. 2019. Pollen morphology of Brazilian species of *Verbesina* L. (Heliantheae-Asteraceae). *Acta Botanica Brasilica*, 33(1): 128-134.

- Mosti, S., Ross-Friedman, C., Pacini, E., Brighigna, L., y Papini, A. 2013. Nectary ultrastructure and secretory modes in three species of *Tillandsia* (Bromeliaceae) that have different pollinators. *Botany*, 91: 786-798.
- Mourelle, D., Gaiero, P., Speroni, G., Millán, C., Gutiérrez, L., y Mazzella, C. 2016. Comparative pollen morphology and viability among endangered species of *Butia* (Arecaceae) and its implications for species delimitation and conservation. *Palynology*, 40(2): 160-171.
- Müller, J. 1979. Form and function in angiosperm pollen. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 6: 593-632.
- Murúa, M., Cisterna, J., y Rosende, B. 2014. Pollination ecology and breeding system of two *Calceolaria* species in Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 87(1): 1-3.
- Murúa, M., y Espíndola, A. 2014. Pollination syndromes in a specialized plant-pollinator interaction: does floral morphology predict pollinators in *Calceolaria*? *Plant Biology*, 17(2): 551-557.
- Ojumoola, A. O., Raimi, K. M., y Adesiyun, A. A. 2019. Diversity and abundance of diurnal insects associated with dry season *Amaranthus hybridus* L. in the University of Ilorin, Nigeria. *Agro-Ciencia*, 18(2): 8-14.
- Osborn, J. M., Taylor, T. N., y Schneider, E. L. 1991. Pollen morphology and ultrastructure of the Cabombaceae: correlations with pollination biology. *American Journal of Botany*, 78: 1367-1378.
- Osman, A. K. E. D. 2011. Pollen morphology of tribes Gnaphalieae, Helenieae, Plucheeae and Senecioneae (Subfamily Asteroideae) of Compositae from Egypt. *American Journal of Plant Sciences*, 2: 120-133.
- Osorio, R. 2011. Spanish Daisy: *Helenium amarum*. *The Palmetto*, 28(4): 12-13.
- Pande, R., y Verma, V. K. 2020. Diversity and abundance of insect pollinators of cucurbits at Mid-Hills of Meghalaya, India. *Journal of Plant Health Issues*, 1(2): 43-48.
- Payne, W. W. 1981. Structure and function in angiosperm pollen wall evolution. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 35(1): 39-59.

- Perveen, A. 2000. Pollen characters and their evolutionary significance with special reference to the flora of Karachi. *Turkish Journal of Biology*, 24(2): 365-378.
- Perveen, A., Qaiser, M., y Khan, R. 2004. Pollen flora of Pakistan-XIII. Brassicaceae. *Pakistan Journal of Botany*, 36(4): 683-700.
- Perveen, A., y Qaiser, M. 2006. Pollen flora of Pakistan-XLVIII. Umbelliferae. *Pakistan Journal of Botany*, 38(1): 1-14.
- Pope, M. A. 1925. Pollen morphology as an index to plant relationship. I. Morphology of pollen. *Botanical Gazette*, 80(1): 63-73.
- Proctor, M., Yeo, P., y Lack, A. 1996. *The natural history of pollination*. Harper-Collins Publishers, Londres, Inglaterra. 940 pp.
- Punt, W., Hoen, P. P., Blackmore, S., Nilsson, S., y Le Thomas, A. 2007. Glossary of pollen and spore terminology. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 143(1-2): 1-81.
- Radaeski, J. N., Gonçalves D. S. J., Da Silva, C. I., y Bauermann, S. G. 2020. Important floral sources used to feed bees in southern Brazil. Pp. 97-103. En: Da Silva, C. I., Radaeski, J. N., Nicolosi, A. M. V., y Bauermann, S. G. (comps.). 2020. *Atlas of pollen and plants used by bees*. Consultoria Inteligente en Serviços Ecosistemicos (CISE), Río Claro, São Paulo, Brasil.
- Ramírez-Arriaga, E., Martínez-Bernal, A., Ramírez, M. N., y Martínez-Hernández, E. 2016. Análisis palinológico de mieles y cargas de polen de *Apis mellifera* (Apidae) de la región Centro y Norte del estado de Guerrero, México. *Botanical Sciences*, 94(1): 141-156.
- Rand, P. J. 2001. *Plant biology*. IDG Books Worldwide, Inc., Nueva York, Estados Unidos. 245 pp.
- Rao, A. N., y Ling, L. F. 1974. Pollen morphology of certain tropical plants. *Reinwardtia*, 9(1): 153-176.
- Reitsma, T. J. 1969. Size modification of recent pollen grains under different treatments. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 9(3-4): 175-202.
- Riaz, S., Abid, R., Ali, S. A., Munir, I., y Qaiser, M. 2019. Morphology and seed protein profile for a new species of the genus *Cleome* L. (Cleomaceae) from Pakistan. *Acta Botanica Croatica*, 78(1): 102-106.

- Rickert, E. A. 2019. Flourishing the urban environment: how urban gardens affect pollinators? Tesis de Licenciatura, Universidad de Dayton, Ohio, Estados Unidos. 35 pp.
- Robertson, I. C., y Klemash, D. 2003. Insect-mediated pollination in slickspot peppergrass, *Lepidium papilliferum* L. (Brassicaceae), and its implications for population viability. *Western North American Naturalist*, 63(3): 333-342.
- Rohwer, J. G., y Bittrich, V. 1990. The families and genera of vascular plants (Vol. VIII: Eudicots: Asterales). Springer-Verlag, Berlin. 635 pp.
- Rojas-Restrepo, J. J. 2015. Fertilidad de suelos en plantaciones forestales del trópico colombiano. Tesis de Maestría, Universidad Nacional de Colombia, Medellín, Colombia. 81 pp.
- Rollings, R., y Goulson, D. 2019. Quantifying the attractiveness of garden flowers for pollinators. *Journal of Insect Conservation*, 23(5): 803-817.
- Rzedowski, J. 2006. Vegetación de México. 1ª Edición digital. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México. 504 pp.
- Sagun, V. G., y Auer, C. 2017. Pollen morphology of selected Camelineae (Brassicaceae). *Palynology*, 41(2): 255-266.
- Sánchez-Acebo, L. 2005. A phylogenetic study of the new world *Cleome* (Brassicaceae, Cleomoideae). *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 92(2): 179-201.
- Saunders, M. E. 2018. Insect pollinators collect pollen from wind-pollinated plants: implications for pollination ecology and sustainable agriculture. *Insect Conservation and Diversity*, 11(1): 13-31.
- Sazima, I., Buzato, S., y Sazima, M. 1995. The saw-billed hermit *Ramphodon naevius* and its flowers in southeastern Brazil. *Journal für Ornithologie*, 136: 195-206.
- Schierenbeck, K. A., Skupski, M., Lieberman, D., y Lieberman, M. 1997. Population structure and genetic diversity in four tropical tree species in Costa Rica. *Molecular Ecology*, 6(2): 137-144.
- Schmidt-Lebuhn, A. N., Schwerdtfeger, M., Kessler, M., y Lohaus, G. 2007. Phylogenetic constraints vs. ecology in the nectar composition of Acanthaceae. *Flora*, 202: 62-69.

- Schüler, L., y Behling, H. 2011. Poaceae pollen grain size as a tool to distinguish past grasslands in South America: a new methodological approach. *Vegetation History and Archaeobotany*, 20(2): 83-96.
- Schüler, L., y Hemp, A. 2016. Atlas of pollen and spores and their parent taxa of Mt Kilimanjaro and tropical East Africa. *Quaternary International*, 425: 301-386.
- Segeren, W., y Maas, P. J. M. 1971. The genus *Canna* in Northern South America. *Acta Botanica Neerlandica*, 20(6): 663-680.
- Shubharani, R., Roopa, P., y Sivaram, V. 2013. Pollen morphology of selected bee forage plants. *Global Journal of Bio-Science and Biotechnology*, 2(1): 82-90.
- Sinclair, C. B. 1968. Pollination, hybridization, and isolation factors in the erect *Tradescantias*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 95(3): 232-240.
- Singh, N., Rana, K., Sharma, H. K., Thakur, M., y Thakur, R. K. 2017. Palynological studies to determine pollen resources of *Bombus haemorrhoidalis* Smith. *International Journal of Current Microbiology Sciences*, 6(9): 2590-2602.
- Sivaguru, M., Urban, M. A., Fried, G., Wesseln, C. J., Mander, L., y Punyasena, S. W. 2018. Comparative performance of airyscan and structured illumination superresolution microscopy in the study of the surface texture and 3D shape of pollen. *Microscopy Research and Technique*, 81(2): 101-114.
- Skvarla, J. J., Rowley, J. R., y Chisoe, W. F. 1988. Adaptability of scanning electron microscopy to studies of pollen morphology. *Aliso*, 12(1): 119-175.
- Song, Y., Zhao, C., Zhao, Y., y Liu, J. 2019. Pollen morphology of *Aletris* L. (Nartheciaceae) and its systematic significance. *Microscopy Research and Technique*, 82(12): 2061-2071.
- Sosa, V. 1983. Características palinológicas de las araliáceas de México. *Botanical Sciences*, (45): 117-132.
- Sosa, M. D. L. M., y Salgado, C. R. 2016. Valor taxonómico del polen en Scrophulariaceae *sensu lato*. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 51(2): 299-321.
- Stern, K. R. 1962. The use of pollen morphology in the taxonomy of *Dicentra*. *American Journal of Botany*, 49(4): 362-368.

- Tadesse, M., Crawford, D. J., y Smith, E. B. 1995. Comparative capitular morphology and anatomy of *Coreopsis* L. and *Bidens* L. (Compositae), including a review of generic boundaries. *Brittonia*, 47: 61-91.
- Taylor, T. N., y Levin, D. A. 1975. Pollen morphology of Polemoniaceae in relation to systematics and pollination systems: scanning electron microscopy. *Grana*, 15 (1-3): 92-112.
- Tellería, M. C. 1995. El polen de las mieles del noroeste de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Darwiniana*, 33(1/4): 347-364.
- Tellería, M. C. 2017. Spines vs. microspines: an overview of the sculpture exine in selected basal and derived Asteraceae with focus on Asteroideae. *Journal of Plant Research*, 130: 1023-1033.
- Tellería, M. C., Barreda, V., Palazzesi, L., y Katinas, L. 2010. Echininate fossil pollen of Asteraceae from the Late Oligocene of Patagonia: an assessment of its botanical affinity. *Plant Systematics and Evolution*, 285(1): 75-81.
- Torres, C. 2000. Pollen size evolution: correlation between pollen volume and pistil length in Asteraceae. *Sexual Plant Reproduction*, 12(6): 365-370.
- Treviño, M., Garza, R., Hernández, M. T., y Robles, C. 1975. Producción anual de Carne/HA en pastoreo rotacional en los zacates ferrer, estrella de áfrica y señal, con y sin fertilizantes, en Hueytamalco, Pue. *Revista Mexicana de Ciencias Pecuarias*, 29: 7-11.
- Trigo, M. M. 1993. Contribución al estudio polínico de especies ornamentales: Acanthaceae y Verbenaceae. *Acta Botánica Malacitana*, 18: 135-146.
- Tseng, C. C., y Shoup, J. R. 1978. Pollen morphology of *Schefflera* (Araliaceae). *American Journal of Botany*, 65(4): 384-394.
- Tuler, A. C., Da Silva, T., Carrijo, T. T., Garbin, M. L., Mendonça, C. B., Peixoto, A. L., y Gonçalves-Esteves, V. 2017. Taxonomic significance of pollen morphology for species delimitation in *Psidium* (Myrtaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 303(3): 317-327.
- Usharani, B., y Raju, A. S. 2018. Reproductive ecology of the globally invasive whitetop weed, *Parthenium hysterophorus* (Asteraceae). *Phytologia Balcanica*, 24(2): 225-238.

- Vasanthy, G., De Franceschi, D., y Pocock, S. A. J. 1993. Geometric aspects of pollen: polyhedrons (Vernonieae–Asteraceae), rotated symmetry (Trichanthereae – Acanthaceae) and pyramidal to prismatic spinules (Nothapodytes - Icacinaceae). *Grana*, 32 (2): 37-43.
- Walker, J. W. 1971. Pollen morphology, phytogeography, and phylogeny of the Annonaceae. *Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University*, 202: 1-130.
- Walker, J. W., y Doyle, J. A. 1975. The bases of angiosperm phylogeny: palynology. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 62: 664-723.
- Wang, R., y Dobritsa, A. A. 2018. Exine and aperture patterns on the pollen surface: their formation and roles in plant reproduction. *Annual Plant Reviews*, 1: 1.40.
- Warren, M. L., Kram, K. E., y Theiss, K. E. 2020. Characterizing the nectar microbiome of the non-native tropical milkweed, *Asclepias curassavica*, in an urban environment. *Plos ONE*, 15(9): 1-17.
- Watt, W. B., Hoch, P. C., y Mills, S. G. 1974. Nectar resource use by *Colias* butterflies. *Oecologia*, 14(4): 353-374.
- Webb, J. C., Brown, H. A., Toms, H., y Goodenough, A. E. 2018. Differential retention of pollen grains on clothing and the effectiveness of laboratory retrieval methods in forensic settings. *Forensic Science International*, 288: 36-45.
- Weber, M. 1992. Nature and distribution of the exine-held material in mature pollen grains of *Apium nodiflorum* (Apiaceae). *Grana*, 31: 17-24.
- Wei, J. H., Liu, L. D., Zhang, L., Sun, J., y Pan, C. C. 2018. Pollination ecology of *Commelina Communis* (Commelinaceae). *Proceedings of the International Workshop on Environmental Management, Science and Engineering*, 1: 539-544.
- Whitehead, D. R. 1969. Wind pollination in the angiosperms: evolutionary and environmental considerations. *Evolution*, 23(1): 28-35.
- Wiermann, R., y Gubatz, S. 1992. Pollen wall and sporopollenin. *International Review of Cytology*, 140: 35-72.

- Willard, D. A., Bernhardt, C. E., Weimer, L., Cooper, S. R., Gamez, D., y Jensen, J. 2004. Atlas of pollen and spores of the Florida Everglades. *Palynology*, 28(1): 175-227.
- Williams, J. H., y Mazer, S. J. 2016. Pollen—Tiny and ephemeral but not forgotten: new ideas on their ecology and evolution. *American Journal of Botany*, 103(3): 365-374.
- Wodehouse, R. P. 1932. Tertiary pollen. I. Pollen of the living representatives of the Green River flora. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 59(6): 313-340.
- Wodehouse, R. P. 1936. Evolution of pollen grains. *The Botanical Review*, 2(2): 67-84.
- Wortley, A. H., Wang, H., Lu, L., Li, D. Z., y Blackmore, S. 2015. Evolution of angiosperm pollen. 1. Introduction. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 100: 177-226.
- Wyatt, R. 1983. Reproductive biology of the granite outcrop endemic *Sedum pusillum* (Crassulaceae). *Systematic Botany*, 8 (1): 24-28.
- Yang, L. E., Lu, L., Burgess, K. S., Wang, H., y Li, D. Z. 2020. Evolution of angiosperm pollen: 8. Lamiids1. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 105(3): 323-376.
- Yáñez-Díaz, M. I., Cantú-Silva I., y González-Rodríguez, H. 2018. Efecto del cambio de uso de suelo en las propiedades químicas de un vertisol. *Terra Latinoamericana*, 36: 369-379.
- Yu, H. H., y Yi, N. N. 2019. Pollinial morphology of ten species of the family Apocynaceae found in Southern Shan State. *Journal of the Myanmar Academy of Arts and Science*, 17: 1-12.
- Zafar, M., Khan, M. A., Ahmad, M., y Sultana, S. 2006. Palynological and taxonomic studies of some weeds from flora of Rawalpindi. *Pakistan Journal of Weed Science Research*, 12(1-2): 99-109.
- Zafar, M., Ahmad, M., y Khan, M. A. 2007. Palynology of family Asteraceae from flora of Rawalpindi-Pakistan. *International Journal of Agriculture and Biology*, 9(1): 156-161.
- Zavada, M. S. 1983. Comparative morphology of monocot pollen and evolutionary trends of apertures and wall structures. *The Botanical Review*, 49(4): 331.

- Zelevnak, K. J. 1975. Pollen morphology of the Leontodontinae (Asteraceae: Lactuceae). Tesis de Maestría, Kansas State University, Kansas, Estados Unidos. 98 pp.
- Zhang, M. Y., Lu, L., Wortley, A. H., Wang, H., Li, D. Z., y Blackmore, S. 2017. Evolution of angiosperm pollen: 4. Basal Eudicots 1. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 102(1): 141-182.
- Zomlefer, W. B. 1994. *Guide to flowering plant families*. The University of North Carolina Press, Chapel Hill, Estados Unidos de América. 430 pp.