

2ej



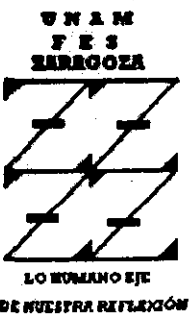
UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES "ZARAGOZA"



ESTUDIO DE LA ONTOGENIA DEL FRUTO Y SEMILLA DE LA PALMA *Chamaedorea elegans* Mart.

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:
B I O L O G O
P R E S E N T A N :
JORGE ALEJANDRO MARTINEZ LOPEZ
JAQUELINE MONTIEL TELLES



DIRECTOR DE TESIS: M. en C. AMADEO BARBA ALVAREZ

MEXICO, D. F.

1999

TESIS CON PALA DE ORIGEN

271039



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

P/D

**ESTA TESIS FUE REALIZADA EN LA UNIDAD DE INVESTIGACIÓN EN
BIOLOGÍA VEGETAL DE LA FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES
"ZARAGOZA" UNAM, BAJO LA DIRECCIÓN DEL M. EN C. AMADEO BARBA
ALVAREZ Y CON APOYO DE BECA PARA TESIS DE LICENCIATURA
OTORGADA POR DGAPA (UNAM).**

DEDICATORIA

JAQUELINE

A Dios, por darme la alegría de vivir y compartir con quienes quiero cada momento de mi vida.

A mis padres, por su amor, apoyo y comprensión durante cada uno de mis años como estudiante y por estar siempre pendiente de cada uno de mis logros.

A mis hermanos Sabás, María de la Luz, Érica, Rubén, Yuri y Juan Carlos por su cariño.

A mis amigas con quienes he compartido no sólo mis experiencias como estudiante, sino también parte de mi vida : Rosa María, Antonia, María de Jesús, Verónica, Aynet y Elvia.

A Gabriel, con especial cariño por la amistad que hemos compartido durante todo este tiempo.

A Jorge, por todas las experiencias compartidas durante la carrera y por ser un buen cómplice en el trabajo.

A todas aquellas personas que durante su paso por mi vida han dejado grandes enseñanzas.

DEDICATORIA


JORGE

A mi Mamá, a quien amo y agradezco infinitamente por otorgarme la dicha de vivir, así como su constante motivación para alcanzar mis anhelos y la realización de mi vida.

A Nancy por su apoyo y comprensión a lo largo de nuestra hermandad.

A Rocío por vivir y compartir sueños y realidades a su lado, que engrandecen mi amor por ella.

A aquellas personas muy importantes para mí, con quienes disfruté inmensidad de experiencias, mis amigos: Lilián, José Luis, Renata, Sarai.



Al M. en C. Amadeo Barba Alvarez por su valiosa dedicación y confianza para realizar nuestra tesis de Licenciatura en su laboratorio.

Un agradecimiento especial al Biol. Juan Romero Arredondo por su paciencia, apoyo y enseñanzas durante todo el tiempo que compartimos.

A los miembros del jurado por sus observaciones y comentarios hechos al presente trabajo, que contribuyeron al mejoramiento del mismo: M. en C. Amadeo Barba Alvarez, M. en C. Bárbara Susana Luna Rosales, Biol. Juan Romero Arredondo, Biol. Balbina Vázquez Benítez, Biol. Carlos Castillejos Cruz.

Un especial agradecimiento al Biol. Luis Fernando Tapia Pastrana por su gran apoyo en la toma de fotografías para nuestra tesis.

RESUMEN

Las características de la palma *Chamaedorea elegans* Mart., la han hecho una planta cuyo interés principal ha sido el comercial, descuidándose el conocimiento de su Biología básica. La literatura existente revela que el desarrollo anatómico y ontogénico del fruto y semilla de esta palma no han sido estudiados, por lo que el presente estudio pretendió generar conocimientos en relación a los cambios que se suceden durante el proceso de desarrollo morfológico de ambas estructuras.

Para la realización de este estudio, se llevó a cabo la polinización artificial para la obtención de frutos y semillas, así como sus colectas periódicas de diferentes edades, los cuales se procesaron histológicamente mediante la inclusión en parafina y tinción de contraste con safranina y azul de anilina.

Los resultados obtenidos permitieron concluir que el fruto maduro de *Chamaedorea elegans* Mart., es una drupa en la cual se aprecia claramente la zonación del pericarpo en: exocarpo, mesocarpo y endocarpo. Ontogénicamente el exocarpo proviene de la capa epidérmica y subepidérmica de la pared del carpelo; el mesocarpo de la zona parenquimática intermedia y el endocarpo proviene de la epidermis locular.

La semilla está conformada por tres estructuras: una cubierta, la cual ontogénicamente deriva de los dos tegumentos; el embrión y finalmente el endospermo, cuyo desarrollo es del tipo nuclear y en la madurez es de aspecto córneo y homogéneo ■

CONTENIDO

DEDICATORIAS.....	I
AGRADECIMIENTOS.....	III
RESUMEN.....	IV
CONTENIDO	V
I. INTRODUCCIÓN.....	1
II. MARCO TEÓRICO	
2.1 Biología floral de angiospermas	3
2.1.1 Fecundación	4
2.1.2 Fruto.....	5
2.1.3 Semilla	7
Cubierta de la semilla	8
Embrión	10
Endospermo	11
2.2 Biología reproductiva de las palmas	15
2.2.1 Estructura floral de las palmas	15
2.2.2 Estructura floral en <i>Chamaedorea</i>	16
2.2.3 Fruto	18
Exocarpo	21
Mesocarpo	22
Endocarpo	25
2.2.4 Semilla	28
Cubierta de la semilla	29
Embrión	29
Endospermo	30
III. OBJETIVOS	35

IV. MÉTODO	36
4.1 Polinización	37
4.1.1 Obtención del polen	37
4.1.2 Pruebas de germinación <i>in vitro</i> del polen (viabilidad)	37
4.1.3 Polinización de las flores	38
4.2 Colecta y fijación del material biológico	38
4.3 Procesamiento histológico	39
4.4 Toma de microfotografías	42
4.5 Descripción ontogénica	43
V. RESULTADOS	
5.1 Anatomía del fruto y semilla maduros	44
5.1.1 Pared del fruto	44
5.1.2 Semilla	45
5.2 Histología del fruto y semilla maduros	46
5.2.1 Fruto	46
5.2.2 Semilla	48
5.3 Proceso ontogénico del fruto y semilla	49
5.3.1 Estructura inicial de la flor	49
5.3.2 Fruto	51
5.3.3 Semilla	55
Figuras	60
Índice de pie de figuras	70
VI. DISCUSIÓN DE RESULTADOS	72
VII. CONCLUSIONES	80
VIII. ANEXOS	
Anexo I	82
Anexo II	83
IX. REFERENCIAS	85

INTRODUCCIÓN

Las palmas son plantas de muy diversas formas y tamaños, las cuales deben su nombre a Carlos Linneo, quien en su obra "Species Plantarum" escrita en 1753, estableció la familia Palmae, a cuyos miembros se les conoce comunmente como palmas (Moore, 1973; Tomlinson, 1979).

La familia Palmae o Arecaceae es un grupo antiguo y natural, integrado por plantas leñosas, no bien estudiadas. Se encuentra entre las primeras familias de angiospermas reconocidas en el registro fósil, y se cree que han existido desde el periodo Triásico superior (Mahabalé y Biradar, 1968).

Entre las monocotiledóneas, son una de las familias más ricas en géneros y especies (Heywood, 1985), ya que consta de 202 géneros y cerca 2700 especies (González, 1993) las cuales se encuentran distribuidas principalmente en regiones tropicales, con algunas especies subtropicales y unas pocas templadas, tanto del Viejo como del Nuevo Mundo (Mahabalé y Biradar, 1968; Heywood, 1985; Cronquist, 1987).

De acuerdo a la clasificación de Dransfield y Uhl (1986), tres de las seis subfamilias, seis de las catorce tribus, siete de las treinta y seis subtribus y veintidós de los doscientos dos géneros que se distribuyen en el mundo, se encuentran en México (Quero, 1992). Uno de estos géneros es *Chamaedorea*, el cual es considerado endémico de América y se distribuye desde México hasta Brasil y Bolivia (Barba y Romero, 1993).

Para México se reportan 54 especies del género *Chamaedorea* (Quero, 1987; Quero, 1989; Hodel, 1990; Hodel y Uhl, 1990; Hodel y Castillo, 1991), las cuales se distribuyen en selva alta y baja perennifolia y selva alta y mediana subperennifolia.

Como una regla general, las monocotiledóneas son herbáceas, y sólo unas pocas especies son leñosas. Entre las especies leñosas, las palmas son las más importantes. La

importancia económica de las palmas es seguida sólo por las familias Gramineae y Leguminosae. Sin embargo, a pesar de estos hechos, relativamente pocos trabajos han sido realizados en torno a ellas. Esto se debe, quizá, a las dificultades técnicas y a la escasez de material necesario para la investigación científica en todos sus aspectos (Mahabalé y Biradar, 1968).

Las palmas del género *Chamaedorea* comprenden un grupo de plantas de muchos tamaños y formas, son un recurso forestal no maderable cuyo principal uso es el ornamental, su follaje se emplea en adornos florales mientras que las plantas completas son utilizadas en adornos de interiores y jardines, ya que poseen características como: belleza, tolerancia a la sombra, resistencia al frío y a la sequía (Barba y Romero, 1993). Las especies de este género enriquecen florísticamente a los países que las poseen, sin embargo, la sobreexplotación utilitaria y el problema reproductivo que presentan, ya que la mayoría de las especies se reproducen sólo por semilla, las está conduciendo por el camino de la extinción. Es por eso, que los estudios de las palmas pertenecientes al género *Chamaedorea* se vuelven cada vez más necesarios para su mejor conservación y manejo, ya que indudablemente una de las primeras etapas para la proposición de planes de manejo y conservación de especies, es el estudio biológico de las mismas (Oyama, 1987).

La palma *Chamaedorea elegans*, elegida como sujeto de estudio en el presente trabajo, se encuentra en el primer lugar de importancia en la lista de palmas de ornato, además de estar catalogada por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, 1988), como vulnerable. Los pocos estudios que se han realizado en relación a esta especie se han enfocado principalmente a aspectos de cultivo y propagación comerciales, descuidando su Biología básica, por lo que el propósito de ésta investigación científica fue ampliar el marco de conocimientos en la Biología de esta especie.

El presente estudio tuvo como finalidad aportar conocimientos de la Biología estructural y del desarrollo del fruto y semilla de *Chamaedorea elegans*, que sirvan de base para el entendimiento de los procesos reproductivos y el desarrollo de estudios posteriores, encaminados principalmente a su conservación y manejo adecuado ●

MARCO TEÓRICO

2.1 BIOLOGÍA FLORAL DE ANGIOSPERMAS

En las angiospermas, la función reproductiva sexual se localiza en la flor, en la que se reúnen totalmente o en parte, los elementos sexuales necesarios para llevar a término el proceso reproductivo (Paniagua *et al.*, 1996).

Las flores son los órganos que se forman en el brote durante la fase reproductiva de la planta, se desarrollan a partir del ápice vegetativo del eje principal o de los ápices correspondientes de las ramas laterales, o bien de ambos. En cualquier caso, la formación de la flor representa la culminación de la actividad del meristemo apical. En las flores tiene lugar la megasporogénesis (formación de megasporas) y la microsporogénesis (formación de las esporas masculinas o microesporas), ambos procesos ocurren en órganos separados, que pueden encontrarse en la misma flor o no, también en las flores tiene lugar la fecundación (Cortés, 1980).

Refiriéndose a una flor típica de angiospermas, la megasporogénesis se lleva a cabo en el órgano femenino de la flor, que es el gineceo, formado básicamente por uno o más carpelos u hojas carpelares. En el gineceo se distinguen tres partes: ovario, estilo y estigma. Los carpelos encierran al óvulo u óvulos (donde ocurre realmente la megasporogénesis), que van implantados sobre la placenta en el ovario (Cortés, 1980).

Comúnmente, el óvulo se diferencia en las siguientes partes: la nucela, tejido con células vegetativas y esporógenas; uno o dos tegumentos que envuelven a la nucela y el funículo, filamento por medio del cual el óvulo se une a la placenta. El tamaño de la nucela, el número de tegumentos y la forma del óvulo son características que distinguen a los óvulos en los distintos grupos de angiospermas. A la nucela, que es la parte central del óvulo, se le suele considerar como el megasporangio. Las megasporas funcionales germinan dentro del megasporangio y dan origen al gametofito femenino, el saco embrionario (Esau, 1985).

El saco embrionario maduro esta constituido por siete células: tres antípodas (situadas en el extremo del saco embrionario próximo a la chalaza), dos sinérgidas y la oosfera u ovocélula (situadas estas tres en el extremo próximo al micrópilo) y, finalmente, la gran célula en cuyo centro se encuentran los dos núcleos polares. Este tipo de saco embrionario, es el que se encuentra más comúnmente en las angiospermas, pero existen diversas variantes de esta forma típica de desarrollo de las megasporas (Cortés, 1980).

La microesporogénesis ocurre en el órgano masculino de la flor, el androceo, formado por el conjunto de los estambres. Cada estambre consta de un filamento y una antera, siendo en esta última, concretamente en los sacos polínicos, donde se lleva a cabo realmente la microesporogénesis. En la flor hay también partes no reproductoras: un pedúnculo, que se ensancha en su extremo y forma el receptáculo o tálamo (que porta a los demás componentes de la flor), y el llamado perianto, que está constituido por el cáliz (conjunto de los sépalos) y la corola (conjunto de los pétalos). A veces todas las partes del perianto son similares, recibiendo el nombre de tépalos. El perianto tiene, fundamentalmente, una función protectora de las partes reproductoras de la flor (Cortés, 1980; Esau, 1985; Paniagua *et al.*, 1996).

2.1.1 Fecundación

Para que un fruto se forme se requiere que un grano de polen alcance el estigma de un gineceo maduro, en donde germina produciendo el tubo polínico, el cual crece a través del estilo y alcanza el saco embrionario, transportando en su interior los dos gametos masculinos.

En la mayoría de las plantas, el tubo polínico penetra en el saco embrionario a través del micrópilo. En otras, sin embargo, el tubo se introduce a través de la chalaza. Tras su entrada en el saco embrionario, el tubo polínico penetra por las sinérgidas, destruyendo generalmente a una de ellas. Después, el extremo del tubo polínico se rompe, liberando en el citoplasma del saco embrionario (o gametofito femenino) los dos núcleos gaméticos masculinos que, en ocasiones, todavía se encuentran rodeados de restos de su célula vegetativa. Uno de los gametos masculinos se fusiona con la ovocélula, y el otro con los núcleos secundarios, o con el polar si estos ya se unieron previamente (Brink y Cooper, 1947; Folsom y Cass, 1992).

Como resultado de la fusión del gameto masculino con la ovocélula se origina el cigoto, que más adelante originará al embrión; por otra parte, la fusión del otro gameto masculino con los núcleos polares origina el núcleo primario del endospermo. A este proceso se le conoce como la doble fecundación, la cual ocurre en el inicio de la generación esporofítica de las plantas con flores, proporcionando el estímulo inicial para la transformación del óvulo de las angiospermas en una semilla (Brink y Cooper, 1947).

El embrión es el componente principal de la semilla. El endospermo, la nucela y los tegumentos están subordinados al embrión para mantener esta sucesión. Ellos proveen, por una parte, el medio en el cual el cigoto es transformado en el esporofito embrionario y, por otra, un medio confortable para el embrión durante el intervalo entre la madurez y el establecimiento de la nueva planta (Brink y Cooper, 1947).

Cuando se forma la semilla a partir del óvulo, al ser éste fecundado, el ovario se transforma en el fruto, mientras que el estilo y el estigma se degeneran y atrofian, durante la formación del fruto y la semilla (Eames, 1977; Cortés, 1980; Esau, 1985; Mauseth, 1988; Fahn, 1990; Paniagua *et al.*, 1996).

2.1.2 Fruto

El fruto botánicamente ha sido definido como un ovario fertilizado y maduro, junto con cualquier estructura que madure con él y que forme una unidad con el mismo. En él se encuentra contenida la semilla hasta que ésta llega a la madurez. El fruto contribuye no sólo a proteger y a proporcionar nutrimentos a las semillas, sino también a la dispersión de las mismas, ya sea en forma activa o pasiva (Cortés, 1980; Cronquist, 1987; Desai *et al.*, 1997).

En el momento de la fertilización el ovario y los óvulos son pequeños. La pared del ovario puede estar dividida en tres capas distintas: una epidermis externa, una epidermis interna y una zona media que consta de varias capas celulares. Generalmente existen tres haces carpelares, uno a cada lado de la sutura ventral y uno del lado dorsal opuesto a ellos. Los tejidos de la pared del ovario experimentan cambios marcados durante su desarrollo, que

conducen a la formación y distinción de tres capas en la pared del carpelo en el fruto maduro (Robbins *et al.*, 1976).

Inicialmente, la pared del ovario consta de células parenquimáticas poco diferenciadas, después de la fecundación, su tejido fundamental permanece relativamente homogéneo y parenquimático o se diferencia en parénquima y esclerénquima. A partir del sistema vascular del gineceo, que existía previamente, pueden desarrollarse nuevos haces vasculares durante la formación del fruto a partir del tejido parenquimático fundamental (Esau, 1985).

La pared del fruto maduro, o pericarpo, comúnmente consiste de dos o tres capas distintas: exocarpo (capa externa), mesocarpo (capa media) y endocarpo (capa interna). Sin embargo, no es posible observar una clara diferenciación histológica entre ellas antes de la maduración del fruto (Esau, 1985; Cronquist, 1987).

La pared del ovario, o la parte externa de él, se diferencia para formar una notable cantidad de tejido parenquimático cuyas células conservan sus protoplastos en el fruto maduro. En el fruto inmaduro la pared es consistente, pero a medida que madura se vuelve más blanda como resultado de una serie de cambios que se producen tanto en el protoplasma, como en la pared de las células parenquimáticas. La maduración de la pared del fruto, va acompañada de cambios de coloración. Los frutos inmaduros tienen numerosos cloroplastos en las células más externas y son, por consiguiente, verdes. La desaparición de la clorofila y el desarrollo de pigmentos carotenoides determina el paso a coloraciones amarillas, anaranjadas o rojas. Pueden formarse también antocianos, que dan al tejido una coloración roja, púrpura o azul. Estos pigmentos pueden distribuirse por todo el fruto o quedar reducidos a las partes periféricas del mismo. La epidermis exterior acumula frecuentemente taninos (Fahn, 1990).

Durante la maduración se producen también grandes cambios en cuanto a las sustancias que se encuentran en el fruto, sobre todo en lo que respecta a los hidratos de carbono (Miller, 1958). Algunos frutos (manzana, peras, plátanos, etc.) acumulan almidón durante la maduración, pero más tarde desaparece mientras la cantidad de azúcares simples aumenta. En los frutos sin almidón de reserva (melocotón, ciruela y cítricos), el proceso de maduración se

caracteriza por disminuir el contenido de ácido y aumentar los azúcares. En el aguacate, en cambio, el contenido de azúcar disminuye y las grasas aumentan.

El endocarpo y exocarpo, en muchos frutos, se encuentran formados por un sólo estrato de células, mientras el mesocarpo, situado entre ellos, está compuesto por un número mayor de capas celulares parenquimáticas flojamente trabadas, que aumentan de tamaño desde la periferia hacia el interior, en la misma dirección las células cambian de forma, desde ovoide, con el eje mayor paralelo a la superficie del fruto, a la cilíndrica, con el diámetro más largo en dirección radial. Las células más pequeñas cercanas a la periferia contienen la mayor parte de los cloroplastos en el fruto inmaduro (Rangland, 1934).

2.1.3 Semilla

La semilla, como muchas otras estructuras de la planta, no puede ser definida rígidamente. El término semilla es ampliamente usado y, aún en discusiones técnicas, hay escaso acuerdo en características importantes como la presencia de un embrión y la dormancia del mismo. Las semillas son comúnmente llamadas "maduras" cuando han crecido completamente y se desprenden de la planta madre, sin tomar en cuenta el estado de desarrollo de sus embriones. Así mismo, han sido denominadas técnicamente maduras sólo cuando están a punto de germinar. Después de madurar (morfológica y fisiológicamente) pueden tardar mucho tiempo para germinar, después de desprenderse. El término semilla, morfológicamente hablando, puede ser aplicado a óvulos maduros que contienen un embrión en algún estado de desarrollo (Eames, 1977).

Una nueva planta, formada por reproducción sexual, comienza como un embrión dentro de una semilla la cual, cuando madura, es el medio por el cual el nuevo individuo es dispersado. La semilla, por lo tanto, ocupa una posición crítica en la vida de la planta. Los sucesos con los que el nuevo individuo es establecido —el tiempo, el lugar y el vigor del joven vástago— son ampliamente determinados por las funciones fisiológicas y bioquímicas de la semilla, estos sucesos son las respuestas de la semilla al medio ambiente y a las reservas alimenticias que contiene, que están disponibles para nutrir a la planta joven en los estados tempranos de

crecimiento y después llegar a ser independiente, como un organismo autótrofo capaz de usar la energía de la luz (Bewley y Black, 1994).

A partir del óvulo fecundado se desarrolla la semilla dentro del fruto, y durante este proceso tienen lugar:

- ♣ La transformación de la ovocélula fecundada o cigoto en embrión.
- ♣ La transformación del tegumento o tegumentos del óvulo en la cubierta de la semilla.
- ♣ El núcleo triploide o núcleo del endospermo se divide para dar lugar al endospermo o albumen.

(Esau, 1965; Hartman y Kester, 1982; Duffus y Slaughter, 1985; Niembro, 1988; Fahn, 1990).

Cubierta de la semilla

Los tegumentos del óvulo se transforman en las cubiertas de la semilla, las cuales protegen y/o inhiben la germinación misma. De acuerdo a Esau (1965) ambos tegumentos de un óvulo bitégmico forman la cubierta de la semilla. Sin embargo, en algunas semillas los tegumentos se descomponen durante el desarrollo (Scagel *et al.*, 1987).

La cubierta de la semilla es de considerable importancia, porque con frecuencia es la única barrera protectora entre el embrión y el medio ambiente externo (en algunas especies la capa del fruto, y aún el endospermo, mantienen o proveen un sustituto para este papel). La naturaleza protectora de la cubierta de la semilla puede ser atribuida a la presencia de una cutícula externa y otra interna a menudo impregnadas con ceras y/o grasas, y una o más capas de células con paredes gruesas (Bewley y Black, 1994).

Conforme el óvulo se desarrolla, el tejido de los tegumentos experimenta grandes cambios. El tegumento interno, por lo general se reduce y se pierde; el externo puede llegar a ser masivo y altamente diferenciado como una estructura protectora. Histológicamente, las cubiertas pueden consistir de pocas o muchas capas, las cuales varían en los diferentes taxa y en su relación con los tegumentos ovulares (Eames, 1977). En los primeros estadios de desarrollo,

la cubierta de la semilla presenta células vacuoladas y con paredes delgadas, pero esta estructura sufre posteriormente grandes cambios.

En algunas semillas, como las del género *Downingia*, la cubierta de la semilla se deriva del único tegumento, el cual inicialmente consiste de dos capas celulares epidérmicas (una externa y otra interna que constituye al endotelio o tapete tegumentario) y aproximadamente cuatro capas de tejido fundamental. Durante la ontogenia de la semilla, las células de este tejido se degeneran y por lo tanto, las dos capas epidérmicas llegan a estar en contacto directo, constituyendo, en la semilla madura, una cubierta esclerenquimatosa (Kaplan, 1969).

En *Cassia absus* y *C. auriculata*, el tegumento interno persiste en la semilla madura sólo en la región micropilar, en forma de células definidas saturadas de contenidos de color oscuro. El resto de la cubierta de la semilla se deriva del tegumento externo únicamente. Las células de la epidermis externa se elongan radialmente para llegar a ser columnares y constituir la capa de células en empalizada de la cubierta de la semilla madura. Cada célula de ésta capa en empalizada, en el extremo distal, llega a estar engrosada grandemente en las paredes radiales de tal forma que su lumen llega a ser muy reducido, pero en el extremo proximal este engrosamiento no se presenta y el lumen celular está ocupado por el citoplasma y el núcleo (Suri y Deshpande, 1981).

Las diferencias que existen entre las especies, en cuanto a la estructura de la cubierta de la semilla, puede deberse al número de tegumentos involucrados en su formación, el espesor de los mismos, destrucción de capas celulares de los tegumentos y absorción de los restos por parte de otros tejidos en desarrollo de la semilla, depositación de pigmentos, formación de esclerénquima, diferenciación de tricomas en la epidermis, así como a patrones de vascularización y cambios en los tegumentos durante la maduración de la semilla, etc. Generalmente las capas celulares del tegumento que suelen resultar destruidas en la formación de la cubierta de la semilla, son la más interna y las capas intermedias (Esau, 1977; Cortés, 1980; Fahn, 1990).

En algunas plantas, poseedoras de una nucela efimera, el tegumento interno se transforma en un tejido nutritivo, el tapete tegumentario (Scagel *et al.*, 1987).

Embrión

La formación del embrión a partir del cigoto, comienza después de un periodo de inactividad, de éste último, más o menos prolongado. Dicho desarrollo inicia al rodearse el cigoto de una pared de celulosa y tener lugar la primera división, casi siempre con tabicaciones transversales formándose dos células desiguales: la célula basal y célula terminal. Con esta división se establece la polaridad del embrión: siendo el polo superior (chalazal), el principal lugar de crecimiento del embrión; y el polo inferior (micropilar) da origen al suspensor. Generalmente lo primero que ocurre en el proembrión, es que la célula basal se divide transversalmente, con lo cual son ya tres células presentes y, en este estado, se identifica a la célula del suspensor como la más próxima al micrópilo. El suspensor puede a veces convertirse en un tejido que proporciona nutrimentos al embrión propiamente dicho (procedente de la célula terminal), pero la función más aceptada es la de empujar al embrión hacia el interior del endospermo (Cortés, 1980; Fahn, 1990).

Por medio de una serie ordenada de divisiones, el embrión eventualmente se diferencia en una estructura casi esférica —el embrión propiamente y el suspensor— integrada por células relativamente indiferenciadas. Antes de que este estadio sea alcanzado, el embrión es frecuentemente referido como el proembrión. Pronto, sin embargo, los cambios en la estructura interna del embrión repercuten en el desarrollo inicial del sistema de tejidos de la planta. La futura epidermis, la protodermis, se forma por divisiones periclinales de las células externas del embrión. En una semilla madura de la mayoría de las familias vegetales, el embrión maduro está completamente diferenciado en radícula, plúmula y uno o dos cotiledones (hojas embrionarias), según se trate de plantas monocotiledóneas o dicotiledóneas, respectivamente (Cortés, 1980; Johri *et al.*, 1992).

La plúmula o yema del vástago consta normalmente de un eje, el epicótilo y posee unos cuantos entrenudos que no se han alargado y algunos primordios foliares. La radícula, consta

del meristemo radicular, el cual da lugar a la primera raíz cuando tiene lugar la germinación. En las gimnospermas y dicotiledóneas este tipo de raíz origina a la raíz axonomorfa con sus ramificaciones características. En las monocotiledóneas, ésta raíz suele secarse durante la fase temprana del crecimiento de la planta, por lo que el sistema radicular de la planta madura está conformado de numerosas raíces adventicias (Fahn, 1990).

En muchas dicotiledóneas y en las monocotiledóneas más primitivas, el cotiledón es un órgano simple cuya principal función es la de actuar como estructura de reserva (Fahn, 1990; Johri *et al.*, 1992).

Los cotiledones presentan una forma semejantes a las hojas y después de la germinación funcionan como tales. El cotiledón puede persistir como órgano fotosintético durante toda la primera etapa de desarrollo; sin embargo, en algunas monocotiledóneas, el cotiledón o parte de él, sirve como el único órgano asimilatorio durante el primer año. En las monocotiledóneas, además de su función básica de almacenaje de nutrimentos, posee la capacidad para absorber alimentos desde el endospermo (escutelo) y también del perispermo; igualmente proporciona protección a la plúmula (coleóptilo). La transformación del extremo del cotiledón en una estructura absorbente temporal es un primer paso hacia la transformación de parte o todo el cotiledón en una estructura de succión, retenida permanentemente en la semilla. Los cotiledones como órganos absorbentes bien definidos, están presentes en muchas familias de monocotiledóneas y sólo en unas pocas dicotiledóneas (Eames, 1977). Cotiledones que realizan tal función los encontramos en monocotiledóneas tales como las gramíneas, *Allium cepa* y *Phoenix* (Fahn, 1990).

La forma del cotiledón, especialmente la posición del escutelo, varía ampliamente, aún dentro de una misma familia, como sucede en Gramineae, Liliaceae, Palmae (Eames, 1977).

Endospermo

El endospermo es un tejido de reserva, el cual tiene una función nutricional, reguladora y protectora durante el desarrollo del embrión y posteriormente de la joven plántula. La función

nutricional del endospermo incluye: la absorción de sustancias a partir de las células de la nucela, del tegumento y desde la vacuola central del anterior saco embrionario; transporte de nutrimentos al embrión y síntesis de algunas otras sustancias a partir de precursores de la planta madre (Fahn, 1990). Normalmente se desarrolla después de la fecundación a partir del producto de la triple fusión, es decir, de la unión de los dos núcleos polares con un gameto masculino, originando el núcleo primario del endospermo. La importancia de este tejido, radica en el hecho de que juega un papel principal en el desarrollo y mantenimiento de un medio confortable para el crecimiento del joven embrión. En muchas especies, el endospermo parece no tener otra función, sin embargo en un estudio realizado en *Allium odorum*, se concluyó que el endospermo es esencial para continuar el desarrollo del óvulo y el ovario, ya que el endospermo no sólo tiene propiedades tróficas para el gametofito femenino, sino que también juega un papel organizacional indispensable en la formación de la semilla y el fruto. Es el responsable principal de mantener la continuidad en el ciclo de vida de la semilla durante los estadios temprano de desarrollo. Aunque el embrión es el componente central de la semilla, inicialmente éste es incapaz de realizar ciertas funciones esenciales de crecimiento. Durante este periodo más o menos breve, estas funciones son realizadas para el embrión por el endospermo (Brink y Cooper, 1947).

El grado de desarrollo del endospermo varía ampliamente entre las angiospermas. Puede estar ausente o casi completamente suprimido como en Podostemaceae y Orchidaceae, puede ser empleado en el curso del desarrollo de la semilla o bien persistir como un tejido de almacenamiento formando parte de la semilla madura, como en los cereales, la pimienta, el dátil y el coco. Los materiales nutritivos almacenados son posteriormente utilizados por el joven vástago (Brink y Cooper, 1947).

El inicio de las primeras divisiones del núcleo primario del endospermo y el cigoto es variable, pero normalmente el endospermo comienza a desarrollarse primero. En algunos grupos taxonómicos el tejido de reserva se deriva de los tegumentos y/o la nucela, parte de la cual puede ser retenida en la semilla y acumular sustancias. Este tipo de tejido es denominado perispermo, el cual puede consistir de una capa simple de células restringida en su distribución, o puede formar una masa de células que engloba al embrión y al endospermo. En las

monocotiledóneas, el perispermo tegumentario es aparentemente raro, pero el perispermo nucelar es característico de algunos taxa (Eames, 1977; Esau, 1985).

El desarrollo del endospermo difiere según los grupos taxonómicos, distinguiéndose principalmente los siguientes tipos:

a) *Endospermo nuclear*: En el desarrollo del endospermo de tipo nuclear, el núcleo primario del endospermo se divide poco después de la fertilización y experimenta una serie de mitosis que llevan a la formación de una gran célula multinucleada. Los núcleos se colocan en la delgada capa de citoplasma, en la periferia de la célula, y la región central es ocupada por una gran vacuola. La capa de citoplasma es más delgada y densa en la región chalazal adyacente al embrión, donde también se presenta la mayor acumulación de núcleos. La división de los núcleos es rápida, y el endospermo se expande a expensas de la nucela, hasta que la mayor porción de ésta es digerida y absorbida. La citocinesis inicia entonces y el endospermo llega a ser enteramente celular. Tal celularización puede iniciarse en la periferia del endospermo y avanzar hacia el centro, o en el extremo micropilar y proseguir hacia la chalaza quedando la vacuola central rodeada por una "funda" de células. El estado de desarrollo en el cual inicia la citocinesis varía entre las diversas especies de plantas que tienen el tipo nuclear. El estado de núcleos libres puede ser de corta duración y la citocinesis tienen lugar muy temprano en el desarrollo del endospermo, como en *Asclepias cornuti* y *Hammamelis virginiana*. Por otro lado el endospermo puede persistir como una estructura de núcleos libres por varios días o aún semanas y entonces llegar a ser celular en un periodo de tiempo muy corto. El número de núcleos libres en el endospermo antes de la citocinesis puede ser grande, desde un ciento o más en *Juglans regia* y *Zea maiz*, hasta miles como en *Asparagus officinalis*, *Tilia platyphyllos* y *Malva palmata* (Brink y Cooper, 1947).

b) *Endospermo celular*: Las divisiones nucleares son seguidas por divisiones celulares en todas partes del saco embrionario durante el curso del desarrollo del endospermo celular. La primera división del núcleo del endospermo va acompañada de la tabicación correspondiente, que suele ser transversal. Los planos de las divisiones subsiguientes pueden ser paralelos al de la primera, pero poco después los planos se producen según otras direcciones y el resultado es

un endospermo maduro con células orientadas en diversas direcciones (Esau, 1977; Fahn, 1990).

c) *Endospermo helobial*: Este tipo de desarrollo del endospermo es intermedio entre los dos tipos anteriores. La primera división del núcleo primario del endospermo se acompaña de la formación de un tabique horizontal que lo divide en dos células de tamaño desigual, la célula micropilar, usualmente de un tamaño más grande, que la célula chalazal. La célula micropilar continúa con una serie de mitosis que producen muchos núcleos por lo que se expande para formar una gran célula multinucleada. Más tarde se inicia la citocinesis, como sucede en el endospermo de tipo nuclear, la región micropilar del endospermo llega a ser celular. Mientras que en la célula chalazal hay muy pocas divisiones o no las hay. Posteriormente el contenido citoplasmático de la célula chalazal disminuye y los núcleos que en ella se encuentran comienzan a desintegrarse (Murray, 1988; Fahn, 1990; Paniagua *et al.*, 1996).

En especies del género *Downingia*, el crecimiento de las células del endospermo después de las mitosis, es acompañado por un incremento en el grosor de las paredes celulares por la depositación de productos de reserva, hasta que en la madurez las células periféricas del endospermo se encuentran completamente saturadas por lo que sus núcleos son apenas visibles. Por el contrario, las células más centrales en contacto con el embrión muestran signos de digestión celular (Kaplan, 1969).

Una vez que el endospermo es totalmente celular, la forma y el tamaño de sus células son diferentes en diferentes especies, y partes del mismo endospermo. Así, debajo de la cubierta de la semilla de *Diospyros discolor* las células más externas del endospermo son más pequeñas y poco isodiamétricas. Algunas, sin embargo, están ligeramente elongadas horizontalmente y con los ángulos redondeados. Las paredes de las células son delgadas cerca de la cubierta de la semilla y gradualmente más gruesas hacia las células más internas. El núcleo está presente y persiste en las células cercanas a la periferia pero parece estar desorganizado en las células más internas (Quisumbing, 1925).

2.2 BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DE LAS PALMAS

2.2.1 Estructura floral

Las flores de las palmas pueden ser descritas en términos del tipo común de muchas familias de monocotiledóneas, esto es, con una constitución basada en la fórmula floral de tres sépalos, tres pétalos, seis estambres (en dos verticilos de tres) y tres carpelos o múltiplos de tres, estos últimos son comunes en palmas del género *Phytelephas* o algunas especies del género *Orbignya* (Davis, 1978). La flor es siempre actinomorfa, el gineceo es súpero, con estilos cortos o estigmas sétiles y cada carpelo tiene un sólo óvulo, el cual posee una orientación que varía de anátropa (*Cocos nucifera*; Quisumbing y Juliano, 1927; *Chamaedorea elegans*; Becerril, 1995), hemianátropa (*Hyophorbe indica*; Uhl, 1978), u ortótropa, e inicia su desarrollo en posición lateral o basal.

La desviación del patrón trímero es poco frecuente, la multiplicación de estambres superior a seis es común, los carpelos apocárpicos son menos comunes y cuando son sincápicos es frecuente sólo un carpelo funcional y hay evidencia de que los dos restantes degeneran, como en el caso de *Phoenix* sp. (Long, 1943), *Phoenix robusta* (Biradar, 1968a), *Jubaeopsis caffra* (Robertson, 1977), y *Bentinckia condapanna* (Padmanabhan y Regupathy, 1981);

Las flores perfectas, que son regularmente trímeras y con tres carpelos separados, son consideradas como representantes de la condición ancestral. Se encuentran en nueve géneros del grupo *Corifoide* y esto es considerado por Moore (1973), y Moore y Uhl (1982) como evidencia de que las palmas corifoides son cercanas a las palmas ancestrales. Las flores unisexuales con tres carpelos libres son comunes en los géneros *Nypa* y *Phoenix* (Tomlinson, 1990).

Los óvulos en las palmas generalmente se encuentran constituidos por dos tegumentos, de los cuales el externo presenta un número mayor de capas celulares en comparación con el interno, como sucede en *Cocos nucifera* (Quisumbing y Juliano, 1927), *Chrysalidocarpus*

lutescens (Rao, 1955b), *Phoenix robusta* (Biradar, 1968a) y *Chamaedorea elegans* (Becerril, 1995).

Las células de la capa interna del tegumento interno, radialmente elongadas y ricas en citoplasma, constituyen el endotelio o tapete tegumentario en *Areca concinna* (Rao, 1955a), *Phoenix acaulis* y *P. pusilla* (Biradar, 1968b), *Livistona chinensis* (Kulkarni y Mahabalé, 1974), y *Chamaedorea elegans* (Becerril, 1995).

Algunas veces pueden encontrarse taninos depositados en el tegumento interno, como ocurre en *Elaeis guineensis* (Kajale y Ranade, 1953) y *Phoenix robusta* (Biradar, 1968a), en donde la depositación de taninos inicia en la región chalazal y se extiende hacia el micrópilo. En *Livistona chinensis* (Kulkarni y Mahabalé, 1974) los taninos se acumulan únicamente en las células de la chalaza; en *Hyophorbe verschaffeltii* y *H. lagenicaulis* (Uhl, 1978) también se reportan taninos en las células de este tegumento.

El micrópilo, formado por ambos tegumentos, puede presentar una forma recta, como en *Chrysalidocarpus lutescens* (Rao, 1955b), elongada y en zigzag como en *Livistona chinensis* (Kulkarni y Mahabalé, 1974) o bien yacer en una depresión micropilar del tegumento externo como en *Elaeis guineensis* (Kajale y Ranade, 1953), *Hyphaene indica* (Mahabalé y Chennaveeraiah, 1957) y *Cocos nucifera* (Kulkarni, 1965; citado por Kulkarni y Mahabalé, 1974). En *Hyophorbe amaricaulis*, *H. indica* e *H. vaughanii*, el micrópilo se encuentra formado sólo por el tegumento interno. En *Phoenix robusta* después de la fertilización, el micrópilo se cierra debido a un aumento en la depositación de taninos (Biradar, 1968a).

2.2.2 Estructura floral en *Chamaedorea*

En el género *Chamaedorea* las inflorescencias nacen entre (interfoliares) o debajo (intrafoliares) de las hojas; pueden ser simples (espigadas) (*Chamaedorea monostachys*) o ramificadas (*Chamaedorea elegans*), con un eje o raquis que se subdivide en raquillas. Las flores y espádices varían de especie a especie e incluso entre individuos de la misma especie pero de distinto sexo (Barba y Romero, 1993).

Se ha observado que en las flores de palmas en general, se pueden presentar alteraciones morfológicas que dan origen a fenómenos muy interesantes. En flores pistiladas de *Chamaedorea elegans*, se han observado anomalías morfológicas como gineceo tetracarpelar y reversión floral, además en flores masculinas se reporta la presencia de más de seis estambres (Barba, 1998).

La flor pistilada de *Chamaedorea elegans*, se caracteriza por poseer tres carpelos los cuales son conduplicados por la existencia de tejido meristemático marginal y apical. Los estigmas son basales, con tricomas cortos unicelulares. El óvulo de *Chamaedorea elegans* es anátropo y bitégnico, donde el tegumento externo se extiende más allá del tegumento interno. Las células epidérmicas de la cara interna del tegumento interno se especializan y forman el endotelio o tapete tegumentario, que sustituye al tejido nucelar. Todos los verticilos se encuentran vascularizados, incluido al óvulo, donde es posible observar tejido vascular en el funículo y tegumento externo (Becerril, 1995).

Durante la estación de floración, las flores femeninas de las palmas camedor permanecen abiertas y receptivas por sólo dos o tres días (Barry, 1957). La evidencia de la receptividad del ovario es la apertura de la corola, mientras que en flores masculinas es la exposición de un pistilodio con una gota de néctar. La época de floración de las camedoras depende de la especie y de su medio ambiente. Para las especies de la selva lacandona *Saldivia* y *Cherbonnier* (1982) reportan los meses de enero y abril. Para *Chamaedorea tepajilote* (Oyama, 1987), es de septiembre a octubre. Bajo condiciones artificiales de cultivo, la floración de *Chamaedorea elegans* se lleva a cabo casi durante todo el año (Becerril, 1995; Barba 1998).

El polen de las camedoras es de dos tipos, aquel que tiene una apariencia polvosa (tipo seco) el cual se produce abundantemente y cae rápidamente de las flores y el otro que es pegajoso (tipo húmedo) y no puede ser desprendido fácilmente de las flores (Barry, 1957), como es el de *Chamaedorea elegans* (Romero *et al.*, 1995).

Las palmas han tenido que desarrollar una impresionante diversidad de estructuras y mecanismos protectores de los granos de polen y los óvulos, los cuales probablemente se

presentan en mayor proporción que en cualquier otra familia de angiospermas (Barba y Romero, 1993).

En las flores de palmas hay grandes contenidos de sílice (dióxido de silicio hidratado), denominados cuerpos de estigmata, los cuales se presentan como cuerpos aislados en células con paredes engrosadas desigualmente. Los cuerpos de estigmata se presentan en series lineales irregulares y están embebidos junto al cuerpo de la fibra adyacente. Así mismo es posible encontrar sacos de rafidios denominados maclas, constituidos por cristales de oxalato de calcio en forma de "agujas", distribuidos en todas las partes del cuerpo de la palma, son típicamente alargados y se encuentran dispersos o agregados dentro del parénquima (Tomlinson, 1990).

Uhl y Moore (1971), señalan que todas las especies del género *Chamaedorea* se caracterizan por presentar abundantes rafidios en las paredes carpelares. Los rafidios son numerosos en órganos florales y especialmente abundantes en pétalos, lóbulos distales de pistilodios y estaminodios (Uhl 1978).

En *Chamaedorea elegans*, los rafidios se encuentran en el parénquima de raquilla, sépalos, pétalos y carpelos, aumentando en cantidad de manera directa con la maduración del tejido. Lo mismo sucede con los cuerpos de estigmata, los cuales se presentan asociados a tejidos vascular maduro, siendo ausentes en tejidos jóvenes (Becerril, 1995).

2.2.3 Fruto

Los frutos de algunas palmas son ampliamente conocidos y usados, principalmente en las regiones tropicales, sin embargo existe una enorme carencia de información en torno a muchos de ellos. Su desarrollo y anatomía han sido objeto de estudio sólo en unas cuantas especies, principalmente aquellas que tienen una gran importancia económica como *Cocos nucifera* (Winton, 1901; Cutter *et al.*, 1955 ; Child, 1964) y *Phoenix dactylifera* (Lloyd, 1910; Long, 1943; DeMason , 1983; Sekhar y DeMason 1988; DeMason *et al.*, 1989).

Entre los principales factores que contribuyen esta inmensa laguna de información, se encuentran el largo periodo de desarrollo entre la polinización y la madurez del fruto, la inaccesibilidad geográfica de muchas palmas y la frecuente naturaleza intratable de los mismos frutos (Murray, 1973).

El fruto de la palma es descrito como un baya o una drupa fibrosa (Tomlinson, 1990). Todas las palmas cocosoides y muchas de las arecoides presentan drupas, como es el caso de *Jubaeopsis caffra* (Robertson, 1977), y *Cocos nucifera* (Cronquist, 1987; Tomlinson 1990). Por otra parte especies del género *Phoenix* presentan bayas de una sola semilla (Corner, 1966; Murray, 1973), como es el caso de *Phoenix sylvestris*, (Mahabalé y Biradar, 1968). Los frutos de las especies del género *Chamaedorea*, son descritos como pseudodrupas (Aguilar, 1986; Quero, 1989).

Tomlinson (1990), comenta que la forma del fruto de las palmas es generalmente esférica, pero botánicamente también son descritas otras formas tales como elipsoide u ovoide, tal es el caso de *Phoenix sylvestris* (Mahabalé y Biradar, 1968). Los frutos de algunas especies de *Hyphoene* son en forma de pera, así mismo son menos frecuentes frutos de formas irregulares, angulares como *Ceroxioide* y *Nypoide*, o lobulados en *Pseudophoenicoide* (Moore, 1973). El color y textura de la superficie del fruto es frecuentemente distintivo. La maduración del fruto sigue una secuencia característica de colores, debido a pigmentos carotenoides y antocianos que les confieren colores verde, amarillo, rojo y negro. Otros colores distintivos son el blanco en *Zombia*, el blanco rosáceo de *Iguanura*, el amarillo de *Kerriodoxa*, el verde azulado de ciertas especies de *Calamas* y *Daemonorops* o de *Chamaedorea metallica*, y el púrpura de *Hyphaene compressa* o algunas especies de *Livistona*, naranja o marrón en frutos de *Phoenix*. El fruto maduro de *Bentinckia condapanna* presenta un color púrpura oscuro (Padmanabhan y Regupathy, 1981). En algunas especies del género *Chamaedorea*, los frutos son rojos o negros al madurar (Aguilar, 1986).

Con respecto a la textura, Tomlinson (1990) menciona que la superficie de los frutos de palmas es comúnmente lisa y en ocasiones impermeable, principalmente en aquellos que son dispersados por el agua, como es el caso de *Nypa* y *Cocos nucifera*. Sin embargo, pueden

encontrarse grandes variaciones. De esta manera, la superficie puede tener espinas, como en algunas palmas Lepidocaryoides y Bactroides, o pelos como en *Wettinia*. Los frutos con textura áspera o semejante al corcho son ocasionales, como en *Manicaria*, donde la textura también parece estar relacionada con la dispersión por agua. En el caso de las palmas Lepidocaryoides, por ejemplo *Raphya*, los frutos se encuentran envueltos por escamas duras. En general, muchos frutos de palmas desarrollan al madurar una pared de consistencia pulposa (Corner, 1966). De esta forma, la consistencia de la pared del fruto varía desde la suave del dátil a la fibrosa del coco (Robertson, 1977). Otra característica de la superficie del fruto de las palmas incluye los remanentes carpelares y estigmáticos, generalmente pequeños, que pueden estar colocados en una posición terminal, lateral o basal. Según Moore (1973), los remanentes estilares son apicales en palmas Cocosoides y Cerxiloides; laterales en Podocaccoides y basales en Borassoides y Geomoides. En *Elaeis* y *Barcella* los remanentes de los estilos persisten como forma de "ganchos", los cuales son una característica distintiva (Tomlinson, 1990). De acuerdo a Aguilar (1986) y Quero (1989), los remanentes estigmáticos en *Chamaedorea*, son basales.

Murray (1973), señala que los restos de los carpelos abortados en las palmas Coryphoide son basales y algunas veces apicales; en *Pritchardia pacifica*, se encuentran en posición distal en el fruto maduro, en el caso de *Arescastrum romanzoffianum* son contraídos al interior del endocarpo, en *Livistona chinensis* los carpelos abortados se absisan y en *Veitchia arecina*, los carpelos estériles no son evidentes en el fruto.

De acuerdo a Corner (1966), la mayoría de los frutos de palma generalmente tienen tres características comunes: son grandes, indehiscentes y generalmente tienen una sola semilla. Sin embargo, existen numerosas excepciones a estas características como ocurre, por ejemplo, en los géneros *Geonoma* y *Chamaedorea*, donde los frutos son pequeños. En ciertas especies de *Borassus* los frutos son algo más complejos, tienen dos o tres semillas y cada semilla posee un endocarpo dentro de un mesocarpo común. En un sentido más amplio, Murray (1973) considera que los frutos de las palmas tienen generalmente una semilla, pero también pueden poseer dos, tres e incluso hasta diez, y su tamaño puede variar desde menores a un centímetro hasta más de cuarenta centímetros.

El fruto típico de palmas presenta, después de la maduración del pericarpo, tres zonas bien diferenciadas: exocarpo, mesocarpo y endocarpo.

Exocarpo

El exocarpo en los frutos maduros de palmas puede estar constituido sólo por la capa de células epidérmicas del pericarpo, como en *Jubaeopsis caffra* (Robertson, 1977), o bien involucrar, además de la capa epidérmica una o dos capas de células subepidérmicas como en *Bentinckia condapanna* (Padmanabhan y Regupathy, 1981) y *Phoenix dactylifera* (Fahn, 1990), sólo que en *Bentinckia condapanna*, las capas subepidérmicas involucran células parenquimáticas de paredes delgadas y células con rafidios.

En otras especies de palmas la constitución del exocarpo es más compleja, como en el caso del género *Pythosperma*, cuyo exocarpo puede ser esclerenquimatoso o contener sustancias secundarias tales como taninos o rafidios, además de encontrarse integrado por una zona subepidérmica de haces fibrosos y braquiesclereidas o células pétreas. Los haces fibrosos del exocarpo pueden integrarse con los haces similares en el mesocarpo (*Veitchia joannis*), así mismo pueden diferir en su tamaño entre especies y géneros. En *Normanbya* los haces fibrosos se distribuyen a través de la parte externa del fruto, los haces internos son más largos y aparentemente corren a lo largo del fruto acortándose gradualmente hacia la epidermis; algunos haces fibrosos son muy cortos justo debajo de la epidermis y presentan braquiesclereidas que se hallan distribuidas entre ellos. El exocarpo de *Drymophloeus* posee haces fibrosos en una sola capa subepidérmica, los cuales pueden ser muy largos, como en *D. beguinii* (2550 μm) o cortos, como en *D. subdistichus* (330 μm) (Essig, 1977).

Las braquiesclereidas presentes en el exocarpo de algunas especies, son del mismo tamaño y forma que las células del parénquima y pueden encontrarse solitarias, en grupos, en masas continuas, pueden ser pocas (*Pythosperma subdistichus*), numerosas (*P. pachycladus*), o bien estar ausentes como en *Drymophloeus beguinii* (Essig, 1977).

Essig y Young (1979), de acuerdo a la constitución del exocarpo, distinguen cuatro diferentes tipos entre las especies pertenecientes al género *Areca*: 1) aquel constituido por una capa de braquiesclereidas; 2) otro integrado por una capa de braquiesclereidas más haces fibrosos; 3) uno constituido por una serie de haces fibrosos y 4) aquel integrado por una capa densa de células especializadas con taninos.

Las células que integran el exocarpo en los frutos de palmas se encuentran dispuestas en forma de bloque, con sus paredes engrosadas tangencial y radialmente, como en *Jubaeopsis caffra* (Robertson, 1977), *Nenga*, *Areca* cf. *guppyana*, en forma tabloide o semipapilada (*Gulubia costata*, *G. hombronii*, *G. microspadix*), o bien papiladas (*Pinanga punicea* var. *papuana*). Así mismo, el grado de pigmentación de las células del exocarpo varía ampliamente entre las especies, presentándose en algunas fuertemente pigmentadas (*Pinanga punicea* var. *papuana*), de ligera a moderadamente pigmentadas (*Areca catechu*, *Hydriastele microspadix*), o bien sin pigmentos evidentes (*Gigliolia insignis*, *Gronophyllum chaumostachys*). Además de estas características, los frutos poseen un exocarpo con una gruesa cutícula (Essig y Young, 1979).

Los conceptos exocarpo y epicarpo son usados a menudo de forma diferente por varios autores. Guérin (1949), no reconoce el exocarpo como tal, pero describe un epicarpo derivado de la epidermis. Robertson (1977), indica que el exocarpo en *Jubaeopsis* está reducido sólo a la epidermis.

Mesocarpo

El mesocarpo en los frutos de palmas es generalmente parenquimatoso, carnoso y nutritivo, y sirve como atrayente para los animales vectores. Puede presentar otras especializaciones tales como ser fibrosos y boyante, como en los casos de *Cocos nucifera* y *Nypa* (Essig, 1977); en otras especies, puede también ser mucilaginoso (Jhori *et al.*, 1992).

El mesocarpo generalmente conforma la mayor parte del volumen del fruto, como en *Phoenix dactylifera* (Fahn, 1990) y se encuentra constituido, casi en su totalidad, por células

parenquimáticas de forma isodiamétrica o ligeramente comprimidas dorsiventralmente. Así mismo, también se encuentra integrado por haces vasculares, haces fibrosos, idioblastos conteniendo taninos o paquetes de rafidios y, en menor proporción, esclereidas o células pétreas.

Las células parenquimáticas que constituyen el mesocarpo pueden presentar una forma y tamaño variable, dependiendo de su ubicación dentro del mismo. De esta manera las células que se encuentran en la región interna, cercanas al lóculo, pueden estar fuertemente comprimidas y esclerificadas (*Areca* cf. *guppyana*, *Gigliolia*), ligeramente esclerificadas (*Areca catechu*, *Hydriastele microspadix*, *Loxococcus rupicola*), no mostrar algún grado de esclerificación (*Nenga*), o no estar comprimidas y ser de tamaño pequeño (*Gulubia costata*). Las células dispuestas en la parte intermedia del mesocarpo generalmente son isodiamétricas y de gran tamaño (*Gulubia hombronii*, *Gronophyllum chaunostackys*) y pueden estar elongadas tangencial (*Areca catechu*, *Nenga*) o radialmente (*Areca* cf. *guppyana*) en toda la parte media del pericarpo. Aquellas células dispuestas en la zona más externa del mesocarpo, por debajo del exocarpo, muestran un tamaño más pequeño que aquellas de la zona intermedia, y pueden estar de moderada (*Gronophyllum chaunostackys*) a fuertemente comprimidas (*Gulubia microspadix*, *Hydriastele microspadix*) (Essig y Young, 1979).

La característica del mesocarpo de ser fibroso y boyante es debido a la presencia de haces vasculares y haces fibrosos inmersos en él, como sucede en *Jubaeopsis caffra* (Robertson, 1977), *Normanbya* y *Veitchia joannis* (Tomlinson, 1990).

En las especies del grupo *Areca* (Essig y Young, 1979), el sistema vascular presente en el mesocarpo está integrado generalmente por vainas fibrosas muy gruesas, aunque en *Gigliolia* y *Nengella*, los haces internos carecen de vainas. Los haces vasculares pueden estar fuertemente comprimidos hacia el lóculo como en *Gulubia*, *Hydriastele* y *Loxococcus*, mientras que en otras son desplazados más hacia el centro del pericarpo. En *Areca catechu* los paquetes vasculares son grandes en el centro del pericarpo, gradualmente pequeños hacia el lóculo y combinados con pequeños haces fibrosos. Paquetes fibrosos parecen no estar presentes en algunos géneros, u ocurren sólo infrecuentemente entre los haces vasculares de estos géneros.

En otros, los haces fibrosos se presentan regularmente en la porción más externa de la región vascularizada, pero a veces también pueden estar alejados del sistema vascular, formando un exocarpo. *Areca* cf. *guppyana* posee, en el pericarpo más externo, una serie de algunos haces fibrosos pequeños y muy espaciados, mientras que *Areca catechu*, presenta cientos de pequeños haces fibrosos dispersos por todo el pericarpo.

En el mesocarpo, también son frecuentes los idioblastos con paquetes de taninos o rafidios. La distribución de los idioblastos con taninos puede ser semejante a la que presentan los idioblastos con rafidios o bien pueden encontrarse en regiones específicas. Cuando los taninos son abundantes, los rafidios tienden a ser menos, pocos o estar ausentes (Essig y Young, 1979).

Los taninos pueden estar dispersos por todo el pericarpo como en *Nenga* y *Pinanga*. En *Gronophyllum*, *Gulubia*, *Hydriastele*, *Nengella* y *Siphokentia* las células con taninos son notoriamente grandes alrededor de las células de parénquima y usualmente forman una capa densa, desde la mitad hacia la parte más externa del pericarpo; mientras que en *Areca* y *Loxococcus* son carentes. En *Gigliolia insignis* los taninos son abundantes y poseen la misma longitud que las células del parénquima adyacente y se encuentran elongados tangencialmente. En *Gronophyllum chaunostachys* los taninos están alrededor de los haces y en la zona media del pericarpo. En *Gulubia costata*, *G. hombronii* y *G. microspadix* están cerca del lóculo, en *Hydriastele microspadix* los taninos están en la parte interna de los haces vasculares, así como en la parte media exterior del pericarpo (Essig y Young, 1979). En *Balaca microcarpa* los taninos son abundantes y en *Ptychosperma* subgénero *Ptychosperma* las células con taninos frecuentemente forman una masa conspicua en el mesocarpo medio (Essig, 1977). En *Phoenix dactylifera* (Fahn, 1990) los taninos forman una capa divisoria integrada por tres a diez capas de taninos que dividen al mesocarpo en una región interna y otra externa.

Los rafidios son ocasionales en especies del género *Carpentaria* y *Balaca burretiana*, pueden ser frecuentes como sucede en *Drymophloeus beguinii* (Essig, 1977).

Así mismo, pueden estar presentes braquiesclereidas y encontrarse inmersas en el mesocarpo como sucede en los géneros *Areca*, *Gigliolia*, *Loxococcus*, *Nenga* y *Pinanga*. Estas células poseen paredes secundarias muy gruesas, se presentan en forma de idioblastos individuales o conformando grupos libres; sin embargo en géneros como *Gronophyllum*, *Gulubia*, *Hydriastele*, *Nengella* y *Siphokentia*, entre otros, no presentan braquiesclereidas (Essig, 1977).

Endocarpo

Los frutos maduros de palmas tienen característicamente una capa especializada, generalmente esclerótica, ubicada en la porción más interna de la pared del pericarpo, cercana al lóculo, conocida como endocarpo. Cuando el fruto es mencionado en descripciones específicas, el endocarpo usualmente recibe denominaciones tales como pétreo, fibroso o semejante a papel, las cuales no describen su naturaleza histológica o su historia de desarrollo (Murray, 1973).

El endocarpo por sí mismo varía en su composición, ya que puede involucrar únicamente, a la epidermis locular, o más comúnmente a algunas o muchas capas de células de la porción interna de la pared del gineceo (Murray, 1973). Jhori *et al.*, (1992), considera que el endocarpo en los frutos de palmas está integrado por células altamente esclerificadas e incluye a algunos paquetes fibrovasculares.

Murray (1973), ha contribuido especialmente al estudio del desarrollo del endocarpo de 17 especies de palmas, pertenecientes a cuatro subfamilias: Arecoideae, Caryotoideae, Cocosoidae y Coryphoideae. Así mismo distingue, en base al tiempo de diferenciación, capas celulares involucradas y modo de desarrollo a tres tipos diferentes de endocarpos en frutos de palmas. El endocarpo Tipo I es el más simple y se deriva sólo de las células de la epidermis locular, las cuales en el fruto maduro, pueden ser isodiamétricas (*Chamaedorea alternas*, *Ch. microspadix* y *Ch. pochutlensis*), o elongadas radialmente (*Mascarena lagenicaulis*, *Pseudophoenix sargentii*, *Caryota mitis*); generalmente están esclerificadas o bien pueden no diferenciarse y permanecer sin esclerificarse en el fruto maduro (*Chamaedorea* sp.), así mismo

las células puede contener sílice en su interior, aunque existen algunas que no lo presentan (*Peudophoenix sargentii*).

El endocarpo Tipo II se diferencia de la porción más interna de la pared del fruto, de tal manera que la epidermis locular no se involucra en la formación del endocarpo, el cual se encuentra varias capas celulares separado de ésta. Después de la esclerificación de las células, el endocarpo se mantienen como una capa intacta durante todo el periodo de crecimiento del fruto, debido al alargamiento de las células del parénquima adyacente dentro de los espacios que se forman conforme las esclereidas se separan entre sí. Por otra parte las células que constituyen este tipo de endocarpo pueden presentar sílice (*Livistona chinensis*, *Pritchardia pacifica*, *Rhapidophyllum hystrix*) o no (*Coccothrinax*, *Thrinax* sp.). El endocarpo Tipo II ha sido observado en palmas Coryphoides.

El endocarpo Tipo III es el más complejo y variable, ya que consiste de tres tejidos, la epidermis locular esclerificada, los haces vasculares más internos y las células de parénquima, entre la epidermis locular y los haces vasculares, todos ellos esclerificados. Este tipo de endocarpo ha sido observado en palmas Arecoides (*Arecastrum romanzoffianum*) y Cocosoides (*Veitchia arecina*).

Dransfield (citado por Tomlinson, 1990) sugirió un Tipo IV de endocarpo, adicional a los tres reportados por Murray (1973), encontrado en *Eugeissona*, el cual se desarrolla de una capa de células ubicadas aproximadamente a la mitad del mesocarpo. El mesocarpo, por debajo del endocarpo, eventualmente se atrofia quedando el endocarpo como la capa más interna del pericarpo (Tomlinson, 1990).

Murray (1973), también reporta que durante la formación del endocarpo en los frutos de *Chamaedorea* sp., aproximadamente después de los 25 días de polinización se deposita un cuerpo de sílice en cada una de las células de la epidermis locular, las cuales no se diferencian manteniéndose sin esclerificar en el fruto maduro. Sin embargo, en *Chamaedorea microspadix*, *Ch. alternans* y *Ch. pochuttensis*, al menos algunas de las células de la epidermis locular están esclerificadas y por lo tanto el endocarpo está más definido; así mismo, las células contienen

cuerpos de sílice, algunas veces más de uno como en *Ch. microspadix*. Al respecto, Essig y Young (1979) reportan que en *Mascarena lagenicaulis* se deposita un cuerpo de sílice en las células de la epidermis locular a los 44 días después de la polinización.

Así mismo, Murray (1973) distingue cuatro tipos de diferenciación de las células de la epidermis locular en camedoras:

1. Células isodiamétricas con paredes no modificadas (*Chamaedorea sp.*).
2. Células isodiamétricas con paredes loculares poco esclerificadas tangencial y radialmente (*Ch. microspadix*).
3. Células isodiamétricas con algunas paredes gruesas y más fuertemente esclerificadas (*Ch. alternans*).
4. Células isodiamétricas con paredes muy gruesas y fuertemente esclerificadas (*Ch. pochullensis*).

Essig (1977), estudiando frutos del grupo *Ptychosperma*, encontró que el endocarpo es típicamente esclerenquimatoso y que puede consistir de esclerénquima proveniente de los tres sistemas de tejidos primarios: epidérmico, vascular y fundamental. La epidermis locular típicamente forma una capa en empalizada por medio de la elongación radial y esclerificación de las células individuales. El grosor de esta capa varía considerablemente, alcanzando un máximo de 330 μm en *Veitchia joannis*. En algunas especies de *Ptychosperma*, subgénero *Ptychosperma* apenas se encuentra desarrollada, o bien puede estar ausente como en algunas especies de los géneros *Normanbya* y *Drymophloeus*. En lo que se refiere al sistema vascular, en todos los géneros, excepto en *Normanbya*, todos o parte de los haces vasculares se encuentran concentrados cerca de la epidermis locular, formando una parte del endocarpo, aunque, existen haces adicionales dispuestos hacia fuera del mesocarpo. El tejido fundamental, adyacente a la epidermis locular y alrededor de los haces vasculares más internos, frecuentemente consiste de células firmemente comprimidas dorsiventralmente con gruesas paredes secundarias en el fruto maduro y que forman parte del endocarpo.

La composición del endocarpo de *Jubaeopsis caffra* (Robertson, 1977), no concuerda con aquella sugerida por Murray (1973), para otras palmas cocosoides, ya que el de ésta

consiste de la epidermis locular esclerificada, células de parénquima y el tegumento externo, todas las cuales llegan a ser esclerificadas y con numerosas puntuaciones simples en las paredes lignificadas de estas células; no incluye a los haces fibrosos del mesocarpo.

De las especies pertenecientes al grupo *Areca*, Essig y Young (1979) reportaron que el endocarpo se deriva únicamente de las células de la epidermis locular, la cual muestra un grado de esclerificación variable entre las distintas especies. De esta manera la epidermis locular puede no estar esclerificada y ser incospicua (*Loxococcus rupicola*); esclerificada e incospicua (*Areca catechu*, *Nengella*), estar poco desarrollada como una capa en empalizada (*Areca* cf. *guppyana*), o bien constituir una capa con arreglo en empalizada fuertemente esclerificada (*Gigliolia insignis*, *Gronophyllum chaunostachys*, *Gulubia costata*, *G. hombronii*, *G. microspadix*, *Hydriastele microspadix* y *Mascarena lagenicaulis*).

Sin embargo, a pesar de que el endocarpo es una capa característica en los frutos de las palmas, existen muchas especies que no muestran evidencia de él, como *Thrinax excelsa* (Murray, 1973) y *Phoenix dactylifera* (Fahn, 1990), en esta última, el endocarpo esta compuesto de una capa de células pequeñas que no se pueden identificar más que en los primeros estadios de desarrollo.

2.2.4 Semilla

Las semillas de las palmas, como aquellas de muchas otras monocotiledóneas, poseen típicamente un pequeño embrión y abundante endospermo de paredes engrosadas (Sekhar y DeMason, 1988). El embrión en palmas es siempre menor en relación a el tamaño total de la semilla, puede presentar una posición basal, lateral o apical dentro del endospermo y en relación al eje del fruto; su forma puede variar de cilíndrica o cónica, con el eje radicular o plumar curvados u oblicuos al eje cotiledonar. Estas diferencias parece que se relacionan con estrategias de germinación. El embrión en palmas presenta un tipo de embriogenia Asterado u Onagrado (Johri *et al.*, 1992).

En *Washingtonia filifera*, el embrión se encuentra localizado en el extremo del rafe, en el lado dorsal de la semilla, con el polo radicular orientado hacia la cubierta de la semilla (DeMason, 1988).

Cubierta de la semilla

La cubierta de las semillas en palmas, en general, esta escasamente desarrollada (Corner, 1966); puede estar fuertemente vascularizada como en Iriarteroides, algunas Arecoides y Cocosoides; pero en muchas palmas Lepidocarioides (Moore y Uhl, 1982), esta bien desarrollada una sarcotesta (cubierta externa de la semilla) carnosa.

En *Jubaeopsis caffra*, la cubierta de la semilla se encuentra formada por el tegumento interno, que consiste de 4 a 6 capas de células con taninos, mientras que el tegumento externo está casi enteramente fusionado al endocarpo (Robertson, 1977).

La cubierta de la semilla de *Phoenix* consta sólo de células de paredes finas. Durante el desarrollo de la semilla, el número de capas celulares de los tegumentos, y muy especialmente del interno, decrece (Fahn, 1990).

En *Bentinckia condapanna*, las capas de la cubierta de la semilla, inicialmente son de paredes muy delgadas, sin embargo conforme continúa el desarrollo, las capas internas comienzan a acumular compuestos de taninos (Padmanabhan y Regupathy, 1981).

En general, el origen, desarrollo ontogénico y estructura de la cubierta de las semillas de palmas no ha sido estudiado y en particular el del género *Chamaedorea* se desconoce totalmente.

Embrión

Estudios del desarrollo del embrión en palmas son pocos, pero existen para *Phoenix dactylifera* (Lloyd, 1910), *Cocos nucifera* (Selvarathnam, 1952; Haccius y Philip, 1979);

Chamaeropsis humilis (Guignard, 1961); *Elaeis guineensis* (Vallade, 1966a,b; Alang, 1981); *Jubaeopsis caffra* (Robertson, 1976a, b); y *Chamaedorea elegans* (Flores, 1998 inédito).

Todos los embriones de palmas presentan una organografía muy similar, consisten de sólo un cotiledón, un eje hipocótilo-raíz muy corto y un epicótilo. Las diferencias existen en el tamaño, forma y la orientación del embrión.

El cotiledón de la semilla de palmas se encuentra rodeado por células epidérmicas de forma columnar y están constituidos de células parenquimáticas de dos tamaños (en la zona más externa de células pequeñas y en la zona central de células más grandes). Las hebras provasculares están localizadas en la zona más externa del ápice del cotiledón (DeMason, 1988).

Pruebas histoquímicas realizadas en tejido cotiledonar de *Elaeis* (Alang, 1981), *Phoenix* (DeMason y Thomson, 1981) y *Washingtonia* (DeMason, 1988) demostraron que en el cotiledón se encuentran almacenadas proteínas y lípidos, pero no así almidón; además, todas las especies tienen cuerpos de proteínas con vacuolas incluidas conteniendo cristales de fitina.

En un estudio comparativo de la ultraestructura y composición de las proteínas contenidas en el embrión y el endospermo de *Phoenix dactylifera*, se determinó que los cuerpos de proteínas en embrión representan más de la mitad del volumen total de la célula, mientras que en el endospermo sólo constituyen el 11%. Además, las paredes de las células del endospermo ocupan el 67% del volumen total de la célula, mismas que en el embrión sólo representan el 6% (DeMason, 1988).

Endospermo

Con respecto al endospermo de las palmas, se han estudiado una variedad de aspectos sobre su evolución, genética, fisiología, bioquímica y papel en el desarrollo de la semilla y germinación. Aunque hay literatura que trata sobre éstos tópicos, todavía se tiene una comprensión notablemente superficial de la mayoría de ellos (Lopes y Larkins, 1993).

El endospermo en palmas comúnmente presenta un tipo de desarrollo nuclear, como se reporta para *Areca catechu* (Long, 1943), *Chrysalidocarpus lutescens* (Long, 1943; Rao, 1955b), *Cocos nucifera* (Cutter *et al.*, 1955; Johri *et al.*, 1992), *Sabal*, *Washingtonia* (Rao, 1959a y b), *Phoenix dactylifera* (Long, 1943; DeMason *et al.*, 1989), *P. acaulis*, *P. pusilla*, *P. reclinata* (Biradar, 1968b), *P. sylvestris* (Mahabalé y Biradar, 1968), *Livistona* sp. (Rao, 1959a y b) y *L. chinensis* (Kulkarni y Mahabalé, 1974).

El desarrollo se inicia cuando el núcleo primario del endospermo, después de la fertilización, se divide rápidamente por medio de mitosis sucesivas hasta formar una gran cantidad de núcleos libres, los cuales se encuentran suspendidos en un medio líquido que llena la cavidad del saco embrionario, como sucede en *Cocos nucifera* (Cutter *et al.*, 1955; Johri *et al.*, 1992) y *Phoenix dactylifera* (DeMason *et al.*, 1989). En *Phoenix sylvestris*, el núcleo primario del endospermo se divide en dos después de la fertilización, y cada uno de los núcleos resultantes se dirige hacia los extremos micropilar y chalazal, donde cada uno se divide repetidas veces hasta formar un gran número de núcleos libres suspendidos en el citoplasma (Mahabalé y Biradar, 1968).

Conforme las divisiones continúan, los núcleos son empujados hacia la periferia del saco y el centro es ocupado por una gran vacuola. Debido a esta vacuola central, el largo cordón citoplasmático con sus numerosos núcleos se dirige hacia la periferia y los núcleos se alinean a lo largo de la pared del saco embrionario donde continúan dividiéndose, como se reporta para *Areca*, *Actynophloeus* (Rao, 1959a), *Phoenix sylvestris* (Mahabalé y Biradar, 1968) y *Livistona chinensis* (Kulkarni y Mahabalé, 1974). Sin embargo en *Cocos nucifera*, se forman células esféricas libres inmersas en el fluido, y hay evidencias de que los núcleos libres sirven como centros alrededor de los cuales se organizan las células. Poco tiempo después, los núcleos libres y las células recién formadas migran hacia la periferia del saco y se adhieren a la superficie endotelial (Cutter *et al.*, 1955; Johri *et al.*, 1992).

Los núcleos de cada célula del endospermo contienen usualmente varios nucleolos prominentes, como se reporta para la monocotiledónea del género *Peperomia* (Clyde, 1914) y *Cocos nucifera* (Cutter *et al.*, 1955).

En *Phoenix acaulis*, *P. pusilla*, *P. reclinata* (Biradar, 1968b), *P. sylvestris* (Mahabalé y Biradar, 1968), y *Livistona chinensis* (Kulkarni y Mahabalé, 1974), la formación de la pared celular en torno a cada uno de los núcleos libres inicia en la periferia del saco embrionario y continua hacia la cavidad central. Después de la celularización del endospermo, las divisiones celulares son raras o sincrónicas, como se reporta para *P. dactylifera* (DeMason *et al.*, 1989). En *Cocos nucifera*, el desarrollo del endospermo celular se inicia por la coalescencia de las células y los núcleos en el extremo antipodal del saco y continua de manera descendente hacia el micrópilo. En las capas celulares tempranas del endospermo son frecuentes las divisiones celulares amitóticas y mitóticas, siendo estas últimas las que llegan a ser más comunes (Cutter *et al.*, 1955; Johri *et al.*, 1992).

En *Actinophloeus sp.*, la formación de la pared celular comienza en la región micropilar y procede hacia la región chalazal Rao (1959a).

El endospermo completamente maduro se encuentra constituido por células elongada radialmente en *Cocos nucifera* (Cutter *et al.*, 1955; Johri *et al.*, 1992). En *Phoenix dactylifera*, las células centrales son aproximadamente isodiamétricas, las intermedias son elongadas radialmente y las más externas también son elongadas pero más pequeñas y tabulares; su citoplasma es periférico, granular y con una gran vacuola (DeMason *et al.*, 1989).

En *Chrysalidocarpus lutescens*, el endospermo maduro muestra dos zonas: una periférica que consta de filas regulares de células elongadas radialmente y una central de células con forma y distribución irregular (Rao, 1955b).

En *Actinophloeus sp.*, las células del endospermo cercanas al surco placentar son pequeñas, cuadradas o redondas, pero aquellas hacia la periferia están radialmente elongadas y desarrollan plasmodesmos en la madurez (Rao, 1959a).

Las paredes de las células que constituyen el endospermo maduro, consisten generalmente de hemicelulosa, como en *Chrysalidocarpus lutescens* (Rao, 1955b), y otros carbohidratos. Las células del endospermo en *Phoenix* presentan paredes celulares secundarias

muy gruesas, las cuales contiene un 6% de celulosa (Meier, 1958; Fahn, 1990). En *Livistona chinensis* (Kulkarni y Mahabalé, 1974), las células del endospermo se encuentran saturadas de materiales de reserva en forma de glóbulos de aceite.

Un estudio histoquímico realizado por DeMason (1983) en endospermo de *Phoenix dactylifera*, demostró que este consiste de células vivas, las cuales tienen almacenados lípidos en forma de cuerpos pequeños que llenan el citoplasma, y proteínas en forma de cuerpos proteicos de tamaño variable. La pared celular es gruesa excepto en áreas de campos de poros.

Según Jhori *et al.* (1992), el endospermo de las semillas de palmas almacena hemicelulosa, granos de aleurona, grasas y aceites (el almidón está ausente).

El endospermo maduro en palmas puede ser de dos tipos: homogéneo (Essig, 1977; Essig y Young, 1979), también nombrado por Tomlinson (1990) como uniforme y el segundo tipo es ruminado (Jhori *et al.*, 1992).

La presencia de endospermo ruminado fue quizás estudiada por primera vez por Voigt, (citado por Rao, 1975), en las familias Myristicaceae, Annonaceae y Palmae. El endospermo ruminado fue observado por Rao (1959a) en especies de palmas de los géneros *Areca*, *Caryota* y *Howea*. Eames (1977), en su tratado sobre el endospermo, menciona que el endospermo ruminado se presenta en pocas familias, muchas de ellas primitivas. Hoy en día se sabe que se encuentra en 30 familias de dicotiledóneas, una en monocotiledóneas y una en gimnospermas.

En *Licuala grandis* (Rao, 1959a), la chalaza desarrolla protuberancias verrugosas que causan ruminación en el endospermo. La ruminación en *Actinophloeus* sp. (Rao 1959a) es placental, sin ramificación, no extendida dentro del endospermo. En *Areca catechu*, *Areca concinna* y *Paninanga kahlui*, la ruminación del endospermo es debida a invaginaciones de las capas externas del tegumento interno (Periasamy, 1962). En *Phoenix pusilla*, *P. acaulis* y *P. reclinata* (Biradar, 1968a), la ruminación se confina sólo a la región placental. El endospermo ruminado también es reportado en *Normanbya*, *Veitchia merrillii* y los subgéneros *Ptychosperma* y *Actinophloeus* (Essig y Young, 1979). En *Bentinckia condapanna*

(Padmanadham y Regupathy, 1981; 1983), la pared del fruto es la que causa la ruminación, debido a que el pericarpo se encuentra estrechamente unido a la cubierta de la semilla. El centro de crecimiento está localizado en la pared del fruto el cual desarrolla invaginaciones y afecta el diseño endospermo-cubierta-semilla. *Arikuryoba schizothylla* y *Rhyticocos amara* (Reddy y Kulkarni, 1985) también presentan endospermo ruminado

El endospermo homogéneo se reporta para *Balaka*, *Brassiophoenix*, *Carpentaria*, *Drymophloeus*, *Ptychosperma*, *Veitchia* (Essig, 1977); *Gronophyllum chaunostachys*, algunas especies del género *Gulubia*, *Hydriastele* y *Nengella* (Essig y Young, 1979), así como las especies del género *Chamaedorea* (Aguilar, 1986; Quero, 1989).

Como se puede ver en la información anterior, la ontogenia y estructura del fruto y de la semilla de muchas especies de palmas aún no han sido estudiadas detalladamente por lo que existen grandes lagunas de conocimiento. Debido a la carencia de estudios y a la importancia en particular, tanto ecológica como económica de la palma *Chamaedorea elegans*, se plantearon las siguientes incógnitas científicas a las cuales se pretendió dar respuesta en el presente estudio:

- ◆ ¿ Qué eventos morfológicos ocurren durante la formación del fruto y la semilla ?
- ◆ ¿ Cómo es la anatomía del fruto y de la semilla ?
- ◆ ¿ Cuáles son las características histológicas que distinguen a cada estructura en las etapas de desarrollo ?

OBJETIVOS



GENERAL

- Conocer la ontogenia del fruto y semilla en la palma *Chamaedorea elegans* Mart.

PARTICULARES

- Conocer la anatomía del fruto y la semilla.
- Establecer las fases del desarrollo de las estructuras del fruto y semilla.
- Integrar la información para conocer los eventos morfológicos que se suceden desde la polinización hasta la maduración del fruto y la semilla ●

MÉTODOS

El material biológico utilizado para la realización de este estudio fue colectado de plantas adultas y sanas, en estado reproductivo y cultivadas bajo condiciones de invernadero. Se seleccionaron inflorescencias en las que se efectuaron polinizaciones artificiales controladas para la obtención de frutos y semillas de diferentes grados de desarrollo. Los frutos se colectaron a intervalos de 7 días durante 52 semanas después de la polinización. Estos fueron fijados en FAA (formaldehído-alcohol-ácido acético; 1:8:1) hasta el momento de su procesamiento histológico, el cual consistió en la infiltración e inclusión en parafina, cortes en microtomo de rotación (12-18 μ m) y tinción de contraste con safranina-azul de anilina. Se efectuaron las observaciones y se tomaron fotomicrografías de los diferentes estadios de desarrollo del fruto y semilla en un fotomicroscopio óptico en campo claro y contraste de fases.

Para la interpretación de resultados se realizó una revisión detallada de los cortes de cada una de las edades, con la finalidad de identificar los tejidos que conforman a las estructuras tanto del fruto como de la semilla. Esta identificación se llevó a cabo caracterizando la morfología, anatomía, citología y ubicación de los tejidos observados. Posteriormente, se establecieron los cambios que presentaron los tejidos a través del desarrollo. Basados en los aspectos antes mencionados, se establecieron las características morfohistológicas de las estructuras a través del tiempo (permanencia, desaparición o diferenciación), que permitieron identificar la secuencia de desarrollo.

Las estructuras del fruto y la semilla que se observaron y analizaron fueron las siguientes:

- a) Pericarpo: exocarpo, mesocarpo y endocarpo.
- b) Cubierta de la semilla.
- c) Endospermo.

El proceso metodológico se llevó a cabo de la siguiente forma:

4.1 POLINIZACIÓN

4.1.1 Obtención del polen

El polen de *Chamaedorea elegans* se obtuvo de flores masculinas, colectadas de palmas adultas sanas que se encontraban bajo condiciones de invernadero. La colecta se efectuó en el momento que se encontró presente la gota de néctar secretada por el pistilodio (lo que indicó que el polen se encontraba maduro para realizar la polinización).

Las flores fueron colectadas antes del medio día y llevadas al laboratorio donde, con la ayuda de una aguja de disección, se les eliminaron los sépalos y pétalos para obtener las anteras, las cuales se maceraron en 2 ml de solución extractora (100g de sacarosa por litro de agua destilada) por cada 10 flores. Posteriormente, se centrifugó el macerado (durante 2 minutos a 1500 r.p.m.) para obtener un botón de polen, el cual fue colectado con la ayuda de una pipeta Pasteur y depositado en frascos de vidrio cerrados y etiquetados con la fecha de extracción.

4.1.2 Prueba de germinación *in vitro* del polen (viabilidad)

Esta prueba se efectuó inmediatamente después de haberse extraído el polen para evaluar su viabilidad, mediante la germinación de los granos de polen en medio de cultivo para así conocer la calidad (en porcentaje) del polen con el que se efectuó la polinización.

Para realizar la germinación *in vitro* del polen, se cortaron cilindros de medio de cultivo (ver anexo II), de aproximadamente 5.0 mm de grosor por 3.0 cm de diámetro y se colocaron sobre un portaobjetos. Se dispersó polen homogéneamente sobre toda la superficie disponible del medio y se colocaron los discos en cajas de petri con papel húmedo a incubar por 48 horas en una cámara de incubación a una temperatura de $25\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 2\text{ }^{\circ}\text{C}$, con luz constante proporcionada por dos lámparas de luz blanca fluorescente de 75 wats; la humedad del medio de cultivo se mantuvo constante durante las 48 horas (Romero *et al.*, 1995; Flores, 1998 inédito).

Para evaluar la viabilidad del polen se empleó un método de revelado utilizando el colorante azul de anilina (ver anexo II), el cual es afín al compuesto calosa producido por los tubos polínicos en crecimiento (Malcahy *et al.*, 1986) y diferenciando en el campo ocular del microscopio estereoscópico 100 granos de polen elegidos al azar. Este conteo se realizó en tres ocasiones con 100 granos de polen por repetición. El criterio para considerar la germinación de un grano de polen, fue la aparición del tubo polínico y que éste tuviera por lo menos el doble de longitud del diámetro del grano de polen.

4.1.3 Polinización de las flores

La polinización se realizó artificialmente, de forma manual, en flores femeninas de *Chamaedorea elegans* de menos de tres días de anthesis, para lo cual fueron monitoreadas constantemente para evitar polinizar flores no receptivas. Para el proceso de polinización se empleó un pincel (número 3, de cerdas naturales), con el polen en solución, tratando de impregnar completamente los estigmas. Posteriormente se etiquetaron las inflorescencias con la fecha de polinización.

4.2 COLECTA Y FIJACIÓN DEL MATERIAL BIOLÓGICO

La colecta de los frutos se realizó con la finalidad de tener representados cada uno de los estadios de desarrollo por los que pasan el fruto y la semilla desde su inicio hasta las 52 semanas, momento en el que el fruto ha alcanzado su máximo grado de madurez (Hernández, 1997). Para ello se efectuaron colectas secuenciales cada semana por las mañanas, cortando de la infructescencia cuatro frutos sanos y con el mayor grado de desarrollo (de acuerdo a su tamaño y/o color), por cada intervalo de tiempo. Durante el primer mes, las colectas fueron de siete frutos para así disponer de la mayor cantidad de material biológico para las observaciones del proceso de fertilización.

Inmediatamente después de realizar la colecta, los frutos completos fueron fijado en FAA (formaldehído, alcohol y ácido acético; 1:8:1) al 50% (ver anexo II), recomendado para palmas (Becerril, 1995; Flores, 1998 inédito), colocándolos en frascos donde se conservaron

hasta el momento de su procesamiento histológico. Los frascos fueron etiquetados con la fecha de colecta y el tiempo transcurrido desde el momento de la polinización hasta la fijación.

En los frutos mayores de 20 semanas de edad, en los cuales el endospermo se encuentra solidificándose, fue necesario hacer un corte transversal en la región apical, de aproximadamente una cuarta parte del fruto, suprimiendo, con ayuda de un bisturí, las capas del pericarpo y cubierta de la semilla dejando al descubierto el endospermo, para permitir la completa penetración del fijador.

4.3 PROCESAMIENTO HISTOLÓGICO

I. Eliminación del fijador:

Los frutos jóvenes de 1 a 26 semanas previamente fijados, se lavaron en agua corriente para eliminar el exceso de fijador, durante 1 a 2 horas, o hasta que el aroma del fijador se eliminara completamente del fruto. Los frutos mayores a 27 semanas de edad, presentaron dificultad para la infiltración de parafina, debido a la dureza e impermeabilidad de sus tejidos, por lo que se adicionaron pasos a su procesamiento antes del lavado del fijador, los cuales consistieron en la inclusión en parafina histológica soluble en agua (con punto de fusión de 50 - 54 °C), para proporcionarles un sostén externo que permitiera su manipulación. Posteriormente se le efectuaron cortes transversales en la parte apical y basal en microtomo de rotación, a modo de obtener un disco central con un grosor aproximado de 4 mm, mismo que se dividió radialmente en cuatro secciones, las cuales fueron lavadas con agua corriente de 1 a 2 hr, hasta que se eliminó el fijador.

II. Deshidratación:

Para los frutos jóvenes de 1 a 26 semanas se efectuaron cambios sucesivos de una hora en etanol al 30, 50, 70, 80, 95 y 100 % para su deshidratación (Romero, 1990). Para el caso de los frutos mayores de 26 semanas de edad, cada uno de los cambios en etanol tuvo una duración de 24 horas.

III. Infiltración e inclusión en parafina:

Con respecto a los frutos de 1 a 26 semanas, los tejidos se trataron durante 1 hr en cada una de las soluciones siguientes; en las cuales se utilizó parafina refinada para histología, (con punto de fusión de 56 a 58 °C).

- | | |
|---|--|
| 1) Xilol al 100 % | 7) 4.2 ml de xilol : 5.8 ml de parafina |
| 2) 9.0 ml de xilol : 1.0 ml de parafina | 8) 3.4 ml de xilol : 6.6 ml de parafina |
| 3) 7.5 ml de xilol : 2.5 ml de parafina | 9) 2.5 ml de xilol : 7.5 ml de parafina |
| 4) 6.6 ml de xilol : 3.4 ml de parafina | 10) 1.0 ml de xilol : 9.0 ml de parafina |
| 5) 5.8 ml de xilol : 4.2 ml de parafina | 11) Parafina al 100 % |
| 6) 5.0 ml de xilol : 5.0 ml de parafina | |

Para los frutos mayores a 26 semanas de edad, el proceso de infiltración tuvo una adición de 10 pasos más de infiltración. Estos pasos consistieron en adicionar soluciones intermedias a las ya establecidas de parafina-xilol. El tiempo que el tejido permaneció en cada una de las concentraciones se aumentó a 90 minutos. De esta manera la serie de infiltración para frutos maduros fue:

- | | |
|--|--|
| 1) Xilol al 100 % | 12) 4.6 ml de xilol : 5.4 ml de parafina |
| 2) 9.5 ml de xilol : 0.5 ml de parafina | 13) 4.2 ml de xilol : 5.8 ml de parafina |
| 3) 9.0 ml de xilol : 1.0 ml de parafina | 14) 3.8 ml de xilol : 6.2 ml de parafina |
| 4) 8.5 ml de xilol : 1.5 ml de parafina | 15) 3.4 ml de xilol : 6.6 ml de parafina |
| 5) 7.5 ml de xilol : 2.5 ml de parafina | 16) 3.0 ml de xilol : 7.0 ml de parafina |
| 6) 7.0 ml de xilol : 3.0 ml de parafina | 17) 2.5 ml de xilol : 7.5 ml de parafina |
| 7) 6.6 ml de xilol : 3.4 ml de parafina | 18) 1.7 ml de xilol : 8.2 ml de parafina |
| 8) 6.2 ml de xilol : 3.8 ml de parafina | 19) 1.0 ml de xilol : 9.0 ml de parafina |
| 9) 5.8 ml de xilol : 4.2 ml de parafina | 20) 0.5 ml de xilol : 9.5 ml de parafina |
| 10) 5.4 ml de xilol : 4.6 ml de parafina | 21) Parafina al 100 % |
| 11) 5.0 ml de xilol : 5.0 ml de parafina | |

Posteriormente los frutos infiltrados fueron incluidos en moldes con parafina al 100%, procurando colocarlos de tal forma que los cortes del tejido fueran transversales; los moldes de parafina con las muestras fueron perfectamente etiquetados (Romero, 1990).

IV. Cortes al microtomo:

El bloque de parafina se colocó en la platina del microtomo de rotación, con el fruto orientado de tal forma que permitiera realizar cortes transversales de 12 a 18 μm , lo cual dependió de la edad del fruto ya que aquellos de edades entre 1 y 26 semanas no presentaron dificultad para ser cortados a 12 μm , mientras que los de edades mayores a éstas requerían ser cortados a un mayor grosor debido a la dureza de algunos de sus tejidos (como el endocarpo y endospermo maduros).

Las cintas de los cortes se recogieron del microtomo y se colocaron en 800 ml de agua destilada a una temperatura de 40 a 50 $^{\circ}\text{C}$, a la que previamente se adicionaron aproximadamente 4 gramos de grenetina histológica para lograr que los cortes se adhirieran al portaobjetos. Posteriormente, se dejaron secar las laminillas con los cortes a temperatura ambiente durante 24 horas (Romero, 1990).

V. Desparafinado:

Los cortes se sumergieron dos veces en xilol al 100 % por 30 minutos, posteriormente se trasladaron a una mezcla 1:1 v/v de xilol-etanol por 5 minutos y finalmente a etanol absoluto por 5 minutos más. Así los cortes quedaron libres de parafina.

VI. Tinción:

Se utilizó una tinción de contraste, empleando safranina (acuosa) y azul de anilina (alcohólica). La safranina puso en evidencia ADN, suberina, cutina, xilema y lignina; mientras que el azul de anilina tiñó celulosa, calosa y figuras acromáticas (Johansen, 1940; Malcahy *et al.*, 1986; Romero, 1990). Este tipo de tinción permitió apreciar diferentes estructuras celulares (paredes celulares, metabolitos secundarios, células del tejido vascular, densidad de citoplasma y núcleo) importantes para este estudio.

El proceso de tinción se llevó a cabo bajo la siguiente secuencia:

- * Se rehidrataron los cortes en cambios de etanol al 85, 70, 50 y 30 % por 5 minutos cada uno.
- * Los cortes fueron sumergidos en agua destilada por 5 minutos.
- * Se tiñeron usando una solución stock de safranina al 1 % en etanol absoluto por 15 minutos (ver anexo II).
- * Los cortes fueron lavados con agua destilada.
- * Se deshidrataron los cortes en cambios de etanol al 30, 50, 70, 85, 95 y 100 % durante 2 minutos cada uno.
- * Se tiñó usando una solución saturada de azul de anilina (ver anexo II), durante 15 minutos.
- * Se eliminó el exceso de colorante con etanol absoluto.
- * Se trasladaron los cortes a aclaramiento en aceite de clavo al 100 % por 10 minutos.
- * Los cortes fueron llevados a 3 cambios de xilol al 100 % durante 10 minutos cada uno.

VII. Montaje:

Los cortes se montaron de manera permanente empleando resina sintética, la cual se aplicó directamente sobre ellos, después se colocó el cubreobjetos de tal forma que no quedaran burbujas de aire. Finalmente, las preparaciones se dejaron secar a temperatura ambiente, se limpiaron y etiquetaron.

4.4 TOMA DE MICROFOTOGRAFÍAS

Una vez identificada la secuencia de desarrollo del fruto y la semilla, se eligieron los cortes más representativos del desarrollo de ambos y se tomaron microfotografías en un fotomicroscopio óptico marca Zeiss, modelo K7IIZ, en campo claro y contraste de fases.

4.5 DESCRIPCIÓN ONTOGÉNICA

El establecimiento de la ontogenia se basó en la interpretación dinámica y cronológica de las modificaciones histológicas de las estructuras presentes durante el desarrollo del fruto y la semilla de *Chamedorea elegans*.

Los resultados de estos análisis se integraron para ubicar de una forma global y correlacionada cada uno de los eventos morfológicos que suceden en el fruto y semilla, desde la polinización hasta la formación de un fruto maduro, aportando así información para el conocimiento de la ontogenia del fruto y semilla de *Chamaedorea elegans* ●

RESULTADOS

Con el propósito de facilitar la presentación de los resultados, primero se describe la constitución anatómica del pericarpo maduro así como de la semilla madura. Posteriormente se describen histológica y citológicamente cada uno de los tejidos que los conforman y finalmente se presenta, la descripción ontogénica de ellos.

5.1 ANATOMÍA DEL FRUTO Y SEMILLA MADUROS

5.1.1 Pared del fruto

El fruto maduro de *Chamaedorea elegans*, presenta una forma esférica, textura lisa y color negro, un tamaño aproximado de 7.0 mm de diámetro y remanentes estigmáticos basales. El pericarpo completamente desarrollado se encuentra constituido por tres zonas perfectamente diferenciables entre sí por su ubicación anatómica, características histológicas y citológicas, las cuales son: exocarpo, mesocarpo y endocarpo.

a) *Exocarpo*: Es la zona más externa de la pared del pericarpo maduro, por lo que se encuentra en contacto directo con el ambiente. Se halla constituido por una capa de células epidérmicas y una o dos capas celulares subepidérmicas. Las células epidérmicas, se aprecian como una capa continua densamente teñida de rojo, con una cutícula externa que presenta pequeñas ornamentaciones. En la primera capa subepidérmica, las células son del mismo tamaño que las de la capa epidérmica, se aprecian ligeramente comprimidas dorsiventralmente y saturadas, en un menor grado que las anteriores, de pigmentos en forma de pequeños gránulos esféricos teñidos de color rojo, además sus paredes se presentan lignificadas. La segunda capa subepidérmica, cuando se presenta, esta constituida de células de un aspecto semejante al de las anteriores, excepto que su tamaño es aproximadamente el doble del que presentan las epidérmicas y los pigmentos en su interior son escasos (Fig. 11).

b) *Mesocarpo*: Representa la zona más amplia e intermedia de la pared del fruto maduro, se encuentra delimitada en su parte más externa, por la capa subepidérmica del exocarpo y en la parte más interna por el endocarpo. Debido a las diferencias bioquímicas que presentan sus células, manifestada por su distinta afinidad a los colorantes, se encuentra claramente dividido en dos regiones: una región externa "e", (inmediatamente por debajo del exocarpo), cuyas células presentan una coloración rosado tenue en sus paredes, son de forma isodiamétrica, de gran tamaño y en su interior se aprecian cloroplastos y escasos idioblastos con grupos de rafidios. Esta región muestra un grosor mayor a la interna, la cual se ubica inmediatamente por debajo de ésta y se limita en su lado interno, por el endocarpo. La región interna "i", se define por la coloración azul que presentan las paredes de sus células, que se hallan comprimida dorsiventralmente, y en la cual se sitúan numerosos grupos de haces vasculares que se encuentran teñidos de color rojo. En las capas celulares más internas de esta región, se observan proyecciones de color rojo provenientes del endocarpo subyacente (Fig. 11).

c) *Endocarpo*: Es la zona más interna del pericarpo maduro, conformado por una capa en empalizada de esclereidas elongadas radialmente, teñida de color rojo. Las células presentan paredes fuertemente engrosadas, las cuales ocupan aproximadamente dos tercios del volumen celular y poseen numerosas puntuaciones oscuras. Cada esclereida en su interior presenta una cavidad, que resguarda pequeños cuerpos de estigmata. Proyecciones de las esclereidas de ésta capa invaden la porción adyacente del mesocarpo (Fig. 11).

5.1.2 Semilla

La semilla madura es globosa, color café rojiza, de aproximadamente 5.0 mm de diámetro y se halla conformada por la cubierta, el embrión y el endospermo.

Es importante destacar que en el presente estudio se omite la descripción del desarrollo del embrión, pues existe un estudio amplio y especializado de la ontogenia del embrión de *Chamaedorea elegans* (Flores, 1998 inédito).

a) *Cubierta de la semilla*: Se halla formada por una sola capa esclerificada con una apariencia fuertemente compacta, en la cual no se aprecian formas celulares definidas, posee un grosor igual o ligeramente mayor que la zona del endocarpo e intensamente teñida de color rojo. Esta capa posee cuatro engrosamientos visibles y prominentes hacia el interior del endospermo, los cuales son causados por el tejido vascular inmerso en la cubierta de la semilla, el cual es poco visible por la gran esclerificación. Si la semilla es dividida en cuadrantes, cada uno de ellos es ocupado por un grupo de tejido vascular, a una distancia equidistante entre sí (Fig. 11).

b) *Endospermo*: Este tejido es el más interno de la semilla en el cual está embebido el embrión; posee una consistencia córnea, de forma esférica y se encuentra totalmente rodeado por la cubierta de la semilla. Se halla integrado por células, cuyas paredes están grandemente engrosadas, abarcando éstas aproximadamente dos tercios del volumen celular, así mismo están completamente saturadas de materiales de reserva e intensamente teñidas de color azul, también presentan un gran número de plasmodesmos que comunican intercelularmente al tejido. Las células poseen una forma irregular y sólo se aprecian pequeños espacios correspondientes al lumen celular, del cual es importante destacar que guarda una orientación perpendicular al eje de la cubierta de la semilla y su tamaño es igual o mayor a las células del endocarpo (Fig. 11).

5.2 HISTOLOGÍA DEL FRUTO Y SEMILLA MADUROS

5.2.1 Fruto

a) *Exocarpo*: El exocarpo maduro se encuentra constituido por una sola capa de células epidérmicas y por una o dos capas de células subepidérmicas. La capa epidérmica posee una cutícula gruesa y refringente, que muestra pequeñas ornamentaciones; al microscopio no se pudo apreciar la forma de sus células ni la presencia de vacuolas y núcleos, debido a la lignificación de sus paredes y a la acumulación de gránulos de pigmentos que las saturan totalmente.

Las células de la primera capa subepidérmica son de forma isodiamétrica, comprimidas dorsiventralmente, con sus paredes lignificadas y citoplasma teñido de rojo, por lo cual, sólo es posible observar pigmentos en su citoplasma. En la segunda capa subepidérmica, las paredes celulares son poco lignificadas y presentan una menor tinción roja con respecto a la capa epidérmica, lo que permitió apreciar, en algunas células, un núcleo prominente y citoplasma poco denso, así como pequeños gránulos de pigmentos y escasos cloroplastos (Fig. 11).

b) *Mesocarpo*: Histológicamente, se encontró diferenciado en dos regiones: una externa (e) y otra interna (i), ambas formadas por varias capas de células de parénquima.

Las células de la región "e", tienen sus paredes teñidas de color rosado tenue y se hallan ligeramente lignificadas, son de gran tamaño, de forma isodiamétricas, aspecto globoso, esponjoso, altamente vacuoladas, con espacios intercelulares, citoplasma poco denso y, en algunas células, se observa su núcleo, además contienen numerosos cloroplastos adosados periféricamente en la célula.

Es muy notoria, en las tres primeras capas celulares por debajo del exocarpo, la presencia de algunos idioblastos de forma elipsoide o esféricos, de tamaño similar al de las células más externas de esta región o dos veces mayor, en cuyo interior se encuentran grupos de rafidios en forma de agujas refringentes (maclas).

Las células de la región "i", se presentan fuertemente comprimidas dorsiventralmente, sus paredes son muy gruesas y teñidas intensamente de color azul, además poseen una longitud tres veces menor que una célula de la región "e" del mesocarpo, su citoplasma es escasamente denso, se hallan altamente vacuoladas y sus núcleos son evidentes. Esta región presenta también tejido vascular maduro, el cual está distribuido homogéneamente en pequeños grupos, en los cuales el xilema se encuentra rodeando al floema.

La capa de células de parénquima adyacente al endocarpo, presentan esclerificación de sus paredes, así mismo, sus núcleos generalmente no son conspicuos y el citoplasma es muy escaso o incluso ausente en la mayoría de las células de esta capa. Finalmente, el mesocarpo

maduro se halla constituido de tejido parenquimático principalmente, tejido vascular e idioblastos con rafidios (Fig. 11).

c) Endocarpo: Esta zona de la pared del fruto maduro, se encuentra compuesta por una sola capa de células elongadas en un eje perpendicular a la cubierta de la semilla. Se trata de células de esclerenquima del tipo osteosclereida, cuya estructura en corte transversal es hexagonal o heptagonal, con paredes altamente engrosadas, las cuales llegan a ocupar aproximadamente dos tercios o más del volumen celular, dejando sólo una cavidad central reducida la cual en ocasiones se halla saturada por una acumulación de taninos de color oscuro, carecen de núcleos, así como de vacuolas. Así mismo, son evidentes plasmodesmos entre las células, distinguibles como pequeñas puntuaciones oscuras en las paredes, con orientación radial. Las células se hallan completamente lignificadas, evidenciado por su afinidad al colorante safranina, provocando la alta tinción roja que se observó. En el interior de la cavidad celular se confinan, en una disposición aleatoria, 1 ó 2 cuerpos de estigmata del tipo drusa, los cuales son cristales de sílice refringentes y pequeños. La pared superior de las células de esta capa, en contacto con el mesocarpo, presenta una cutícula delgada, conspicua y refringente, así como proyecciones esclerenquimatosas que penetran el mesocarpo (Fig. 11).

5.2.2 Semilla

a) Cubierta de la semilla: La semilla presenta una sola cubierta la cual se encuentra totalmente esclerificada y con una gran acumulación de taninos. Esta cubierta posee un grosor semejante a la longitud de las esclereidas del endocarpo e incluso, en ocasiones, algunas secciones presentan un grosor mayor. No se aprecia ninguna forma celular, que permitiera diferenciar tipos celulares.

El lado interno de la cubierta de la semilla, el cual esta en contacto con el endospermo, presenta un color café oscuro, así como una superficie rugosa, sin llegar a provocar ruminaciones en endospermo.

Cuatro grupos de haces vasculares fueron ligeramente distinguibles, ya que su histología no se logró observar al microscopio, sin embargo, se presentan los engrosamientos que le confieren a la cubierta de la semilla.

El endocarpo y la cubierta de la semilla, se hallan separados por una delgada cutícula, la cual proviene de las cutículas remanentes de los tegumentos ya desaparecidos (Fig. 11).

b) Endospermo: El tejido del endospermo maduro, llena completamente la cavidad de la semilla. Mediante una prueba bioquímica con cloruro de tetrazolio, se logró determinar que el endospermo maduro se encuentra constituido por células vivas de parénquima. En sus paredes se observa la presencia de una lámina media muy conspicua, así como la deposición de grandes reservas de carbohidrato a ambos lados de dicha lámina, formando una pared primaria y otra secundaria teñidas fuertemente de azul por su afinidad con el colorante azul de anilina, también como resultado de una prueba con yodo, se observó la carencia de almidón en las células del endospermo.

Debido al engrosamiento que presentan las paredes de las células, el lumen celular es reducido, por lo que no son evidentes contenidos citoplasmáticos ni núcleos. Las células no presentan una forma definida, sólo es clara la presencia de un gran número de plasmodesmos que les confiere comunicación intercelular; el tamaño de las células suele ser diferente pero siempre mayor al de las células del endocarpo, tomando en consideración el tamaño del lumen celular (Fig. 11).

5.3 PROCESO ONTOGÉNICO DEL FRUTO Y SEMILLA

5.3.1 Estructura inicial de la flor

La flor de *Chamaedorea elegans* no fertilizada presenta un ovario tricarpelar y uniovular. La pared de cada carpelo maduro se halla conformada histológicamente por una epidermis externa, una zona intermedia de células parenquimáticas y una epidermis locular interna (Fig. 1).

a) *Epidermis externa*: La epidermis externa de la pared del carpelo consiste, en general, de una sola capa de células, con una cutícula muy delgada no ornamentada; ésta cubre a todo el carpelo externamente a excepción del área de inserción estigmática. Las células epidérmicas típicas tienen una forma cuadrada, están dispuesta tabularmente, poseen una pared primaria y en su interior se encuentra el núcleo el cual es prominente y está rodeado por citoplasma denso en el cual hay cloroplastos presentes. Sin embargo, las células epidérmicas muestran una morfología variable según su ubicación, de esta manera las que se encuentran en la parte más basal del carpelo son de la forma típica anteriormente descrita, a diferencia de las células que se sitúan en la parte superior del carpelo, que tienen aproximadamente el doble del tamaño que las células ubicadas en la base, presentan una forma rectangular y un citoplasma denso (Fig. 2).

b) *Zona parenquimática*: En la pared del carpelo, la zona intermedia de células parenquimáticas separa la epidermis externa de la epidermis locular, y se encuentra integrada por células que difieren entre sí morfológicamente de acuerdo a su ubicación y función, de tal forma que aquellas que se localizan en las regiones laterales del carpelo presentan un mayor tamaño, son de forma isodiamétrica, de núcleo prominente, con una gran vacuola en su interior y carentes de espacios intercelulares; mientras que las células que se localizan en la zona superior e inferior del carpelo muestran las mismas características citológicas, a excepción de su tamaño, ya que éstas son más pequeñas. En esta zona de células parenquimáticas se presentan idioblastos conteniendo maclas, así como células de procambium y cuerpos de estigmata asociados a haces vasculares. Esta zona parenquimática es la que propiamente constituye el cuerpo del carpelo, por ser masiva y estar constituida por múltiples capas celulares (Fig. 2).

c) *Epidermis locular*: Las células de la epidermis locular del carpelo tienen, en general, las mismas características citológicas que las de la epidermis externa, sólo que son de menor tamaño que las de la capa exterior. Las células cercanas al funículo presentan una forma tabular orientadas perpendicularmente a la superficie de la epidermis en la cual no es observable una cutícula (Fig. 5).

d) *Ovulo*: El óvulo de *Chamaedorea elegans* es bitégmico, anátropo y posee una placentación axial (Fig. 2). El tegumento externo se encuentra conformado, en su parte más angosta o micropilar, por aproximadamente 5 a 7 capas de células parenquimáticas y por 8 a 10 capas de grosor en la zona chalazal. Se encuentra rodeado por dos epidermis, una externa que da hacia el lóculo y otra interna que es adyacente al tegumento interno, ambas capas epidérmicas se hallan formadas por células cuadradas, pequeñas, con un núcleo prominente y citoplasma denso. El tejido intermedio entre ambas epidermis esta conformado por células parenquimáticas y es en esta misma zona donde se presentan células procambiales, evidentes por su pequeño tamaño, denso citoplasma y más fuertemente teñidas de rojo, las cuales están organizadas en cuatro grupos celulares equidistantes entre sí (Fig. 2).

El tegumento interno está constituido por sólo dos capas celulares de grosor: una de ellas la constituye la epidermis externa (adyacente a la epidermis interna del tegumento externo) conformada por células dispuestas tabularmente, de paredes teñidas de color azul, citoplasma denso y núcleo prominente. La epidermis interna, la contigua a la luz del saco embrionario, conforma el tapete tegumentario, el cual se caracteriza por poseer células de gran tamaño con un contenido citoplasmático muy denso, saturado de materias nutritivas y que se tiñen fuertemente de rojo con safranina. Estas células tienen una forma rectangular y un tamaño aproximadamente del doble de las células de la epidermis externa de este mismo tegumento. En la región micropilar del saco embrionario se ubican las células del aparato de huevo perfectamente distinguibles: dos sinérgidas, de forma redonda con citoplasma altamente denso y una ovocélula con un núcleo evidente. Dentro del saco embrionario no se aprecian las antipodas (Fig. 2).

5.3.2 Fruto

Dentro del primer mes de desarrollo, posterior a la fertilización, en el ovario se advierte la degeneración histológica de dos de los tres carpelos y, por lo tanto, el desarrollo de uno sólo, el cual muestra, a diferencia de los otros, un claro incremento en su tamaño debido a la división y aumento del volumen celular. Los carpelos en proceso de degeneración, presentan una pérdida de identidad morfológica debido a que, en general, sus células se colapsan por la

disminución gradual del volumen celular, la compresión ejercida por el carpelo en desarrollo y la reabsorción, así como la lignificación de sus paredes, proceso que se evidencia por la intensa tinción café-rojiza. La degeneración histológica comienza en el óvulo y posteriormente se presenta en la pared del carpelo, ya que éste último mantiene una identidad celular, mientras que las células del óvulo se encuentran en clara degeneración (Fig. 3).

a) *Epidermis externa del carpelo*: Esta epidermis experimenta grandes cambios durante la maduración del fruto. El primero de ellos es que el citoplasma de las células en un principio tiene un aspecto denso y granular, posteriormente la densidad citoplasmática disminuye y comienza la síntesis de pigmentos (Fig. 5). Conforme avanza el desarrollo, la cutícula se engruesa y muestra ligeras ornamentaciones, igualmente las paredes de las células incrementan su grosor y después se definen como parte del exocarpo del fruto maduro, el cual se constituye por la maduración de las células de esta capa epidérmica externa y la diferenciación de una o dos capas de células subepidérmicas. La capa epidérmica finalmente forma una gruesa cutícula, se lignifica grandemente y se satura de pigmentos por lo que no se advierten formas celulares. Las capas subepidérmicas formadas se lignifican y se saturan de pigmentos en un grado menor, por lo que son evidentes sus formas celulares definitivas (Fig. 11).

b) *Mesocarpo*: El mesocarpo en un fruto joven, justo después de la antésis, se encuentra limitado externamente por la epidermis del pericarpo e internamente por la epidermis locular, y constituido en su mayor parte por células parenquimáticas en las cuales se encuentran inmersas células procambiales e idioblastos con maclas, ambos distribuidos de una forma característica, ya que las primeras se sitúan en la parte interna del mesocarpo y los segundos en la parte externa del mismo (Fig. 5).

Las células parenquimáticas que constituyen el cuerpo del mesocarpo en sí no experimentan cambios marcados durante su desarrollo. De esta manera durante el curso de la maduración del fruto se aprecia un incremento en el volumen celular más que en el número de capas celulares, así mismo se aprecia un cambio marcado en la forma de las células, de tal manera que se manifiesta una zonación del mesocarpo, confirmada además por la afinidad a los colorantes que experimentan las paredes de las células de cada región (Fig. 7).

De esta forma las células de la región interna "i", adyacente a la epidermis locular, muestran inicialmente un tamaño pequeño, se encuentran muy juntas unas con otras lo que evita que hallan espacios intercelulares entre ellas, su citoplasma es denso y su núcleo prominente. Con forme continua el desarrollo del fruto, las células de ésta región experimentan una compresión dorsiventral, que continua durante todo el desarrollo del fruto, lo que les confiere una apariencia elongada tangencialmente, así mismo se hace evidente el inicio de la degeneración celular, ya que sus paredes muestran anomalías estructurales manifestadas como ondulaciones, ocasionando que el lumen celular se reduzca notoriamente dando la apariencia de poseer un citoplasma alargado. En el fruto maduro, las células de ésta región presentan un incremento en el grosor de sus paredes aproximadamente del doble, su citoplasma se torna poco denso y los núcleos son escasamente distinguibles.

En una fase mayor, cuando el endocarpo se halla ya diferenciado y maduro, se forman proyecciones de la pared de sus esclereidas las que penetran la región "i", así también se inicia un proceso de esclerificación de estas células y una pérdida de su contenido celular (Fig. 11).

Así mismo en la región "i", se encuentra completamente maduro el tejido vascular, el cual se conforma por xilema que rodea al floema. El xilema posee células alargadas, en forma de tubo, con paredes lignificadas y sin contenido citoplasmático, por tanto muertas; se presenta superposición de tráqueas de forma cilíndrica, unidas unas a otras a través de sus paredes basales. Los tipos de tráqueas presentes son: helicoidal simple con hélice laxa y helicada simple con hélice apretada. El floema esta constituido por células vivas alargadas e interconectadas entre sí (Fig. 8).

Las células que constituyen la región externa "e" del mesocarpo, ubicada inmediatamente por debajo de la epidermis externa y que continúa hasta la región "i" del mismo, inicialmente muestran una forma isodiamétrica, un tamaño mayor que el de las células de la región "i". Con el desarrollo del fruto, estas células aumentan de tamaño, su forma se mantiene isodiamétrica, su citoplasma se halla desplazado hacia el centro o la periferia, debido a la presencia de una gran vacuola; en algunas células no se advierte el núcleo y en aquellas donde sí, éste se encuentra adosado a la pared celular. Las dos o tres primeras capas celulares

más externas de esta zona presentan cloroplastos así como idioblastos con maclas de gran tamaño, llegando a medir aproximadamente el doble de una célula parenquimática típica de esta zona (Fig. 7).

En un nivel de madurez más avanzado, las células de parénquima de la región "e" se vuelven altamente vacuoladas e incrementan su tamaño, presentan un núcleo prominente, y un aumento en el número de cloroplastos, los cuales se ubican en la periferia de las células.

Finalmente, el mesocarpo del fruto completamente maduro mantiene su estructura regional antes mencionada, cuya estructura celular de la región "e" presenta células de aspecto globoso, esponjoso, de gran tamaño, de forma isodiamétrica y altamente vacuoladas, con espacios intercelulares, así como citoplasma poco denso y cuyas paredes se hallan ligeramente lignificadas y con la presencia de cloroplastos en la periferia del interior de las células. Las células de la región "f", por su parte, poseen paredes muy gruesas, citoplasma poco denso, vacuoladas y de un tamaño tres veces menor que aquellas de la región "e", además de encontrarse fuertemente comprimidas (Fig. 11).

c) Endocarpo: El desarrollo del endocarpo comienza aproximadamente entre la tercera y la sexta semana, posterior a la polinización, cuando en el interior de cada una de las células de la epidermis locular comienzan a formarse uno o dos cuerpos de estigmata pequeños y se presentan divisiones anticlinales de estas células. En los inicios de su desarrollo, estas células son de menor tamaño que las de la epidermis externa de la pared del carpelo (Fig. 5).

Subsiguientemente las células de esta capa sufren un engrosamiento notorio de sus paredes de tal forma que se observa un confinamiento de los contenidos celulares, al mismo tiempo que se inicia una elongación radial (en la sexta o séptima semana después de la fertilización), así como se presenta la síntesis de una cutícula delgada en la pared orientada hacia el tegumento externo. Se hace más generalizada la síntesis de cuerpos de estigmata, los cuales se han desplazado hacia los extremos o se ubican en el centro de las células, en este momento presentan un citoplasma denso (Fig. 6).

En un nivel de desarrollo mayor, las células del endocarpo continúan su proceso de elongación radial y engrosamiento, al igual que la lignificación de sus paredes secundarias (que inicia entre la semana 11 y 13); este engrosamiento es de tal magnitud que llega a ocupar alrededor de dos tercios del lumen celular y el tercio restante lo ocupa el núcleo y citoplasma. Los cuerpos de estigmata se hallan homogéneamente ubicados ahora en el centro de la célula (Fig. 9).

Conforme avanza la maduración celular, los núcleos y el citoplasma desaparecen, lo que significa que a este nivel de desarrollo, el endocarpo está constituido por células altamente especializadas de tipo esclereidas. Cuando las células del endocarpo se hallan totalmente maduras se encuentran completamente lignificadas y por su estructura pertenecen al tipo osteosclereida, las cuales forman una sola capa con disposición en empalizada, una cavidad central en la cual se llega a presentar, sólo en algunas células, una acumulación de taninos. Por otra parte es clara la comunicación celular por la presencia de plasmodesmos entre las osteosclereidas (Fig. 11).

5.3.3 Semilla

a) *Cubierta de la semilla:* El óvulo se encuentra constituido inicialmente por dos tegumentos, separados entre ellos y de la pared del carpelo por dos lóculos, uno de ellos se encuentra entre el tegumento externo y la pared del pericarpo y el otro lóculo entre ambos tegumentos. El tegumento externo se encuentra constituido por una capa de células epidérmicas que lo rodea y de 8 a 10 capas de células entre ambas epidermis, en la zona más chalazal (Fig. 2). Además por divisiones celulares del parénquima, se forman cuatro engrosamientos hacia el interior del saco embrionario los cuales posteriormente por diferenciación del procambium forman haces de tejido vascular (Fig. 3).

El tegumento interno se halla constituido en este momento por dos capas celulares, pues el tapete tegumentario se modifica aproximadamente en la segunda semana posterior a la polinización, dando lugar a la formación de la segunda capa (Fig. 4). Las células de estas dos capas celulares presentan características epidérmicas con una ligera elongación radial, mientras

que aquellas células de las epidermis del tegumento externo presentan una elongación lateral. El lóculo existente entre los tegumentos comienza a cerrarse paulatinamente y por secciones debido al acercamiento entre ellos (Fig. 5).

Posteriormente, entre la epidermis interna del tegumento externo y la epidermis externa del tegumento interno se hace evidente la presencia de una cutícula divisoria. Los cuatro cordones vasculares del tegumento externo provenientes de los cuatro engrosamientos, sufren una compresión dorsiventral. La epidermis interna del tegumento interno, específicamente en la región de los cordones vasculares, las células comienzan a sintetizar taninos en pequeñas acumulaciones en forma de gránulos (Fig. 6 y 9).

Después el espacio locular existente entre el endocarpo y tegumento externo se va reduciendo al mismo tiempo que las dos capas celulares del tegumento interno sufren una compresión radial y centrífuga contra las células del tegumento externo, esta compresión señala el inicio de la degeneración y transformación de los tegumentos.

Ulteriormente las capas celulares de ambos tegumentos se encuentran en plena degeneración, ya que se reduce su volumen celular, debido a la alta compresión y por lo tanto es menor el grosor de los tegumentos. Durante este proceso se mantienen aún reconocibles sólo las paredes de las células del tegumento externo (Fig. 9).

Las células del tegumento interno, pierden casi completamente su identidad, existiendo en algunas zonas sólo restos celulares. La acumulación de taninos ya no es únicamente en las áreas del tejido vascular, ahora se encuentra generalizada en prácticamente toda la región que ocupaba el tegumento interno. La cutícula intertegumentaria aún se mantiene, pero después, se fragmenta. Las células tanto del tegumento externo como las del interno son destruidas en su totalidad, de tal forma que los restos lignificados de las dos capas juntas miden la mitad o menos de la longitud de una esclereida del endocarpo. Aunque en la región de los tegumentos se ha perdido la identidad celular, se presenta en esta zona cierta actividad metabólica evidenciada por la síntesis y acumulación de taninos, los cuales ahora se presentan también en donde se encuentran los restos del tegumento externo. En general en esta etapa se hace

evidente un proceso de esclerificación de las células de los tegumentos, la degeneración de sus tejidos y acumulación de taninos (Fig. 10).

Este proceso de lignificación y transformación tegumentaria, da origen a la cubierta de la semilla, la cual es una capa compacta, esclerificada, teñida de rojo, con un grosor semejante a la longitud de una esclereida del endocarpo, e incluso ligeramente mayor. Debido al proceso, no queda ningún espacio entre la cubierta de la semilla y el endocarpo, sólo se hallan separados por una capa de cutícula. Los cuatro grupos de haces vasculares, inmersos en la cubierta de la semilla, son desplazados y se ubican adyacentes al endocarpo, debido a la compresión provocada por el endospermo. Estos haces provocan engrosamientos hacia el interior del saco embrionario y hacia el endocarpo, de tal manera que corren y son visibles, externamente, en la cubierta de la semilla (Fig. 11).

b) Endospermo: Como resultado de la doble fecundación, además del embrión, se forma el núcleo primario de endospermo, el cual es triploide. Este núcleo presenta una forma ligeramente ovalada, tiene un nucleoplasma denso, intensamente teñido; así como un nucleolo prominente, que también se halla fuertemente teñido de rojo, alrededor del cual puede distinguirse una zona de nucleoplasma menos denso (Fig. 12).

El núcleo primario se encuentra rodeado por citoplasma y no presenta una ubicación central en el saco embrionario, sino que se orienta más hacia la región micropilar; éste experimenta divisiones mitóticas sucesivas, sin formación de pared celular, dando origen a múltiples núcleos libres del endospermo (Fig. 13).

Los núcleos recién formados difieren del núcleo primario del endospermo, en que su nucleoplasma presenta un apariencia granular y tienen de uno a tres nucleolos en su interior, así mismo su tamaño es aproximadamente un tercio menor.

Estos núcleos libres se observan distribuidos aparentemente al azar, en la cavidad del saco embrionario y se mantienen así por dos o tres semanas. Posteriormente, una vez que se han formado múltiples núcleos éstos son empujados, por la vacuola central, hacia la periferia

del saco embrionario, donde, por medio de proyecciones citoplasmáticas, se unen unos con otros periféricamente de una forma lineal, más o menos equidistantes entre sí, dando la apariencia de una estructura elíptica en forma de "rosario", esto se lleva a cabo aproximadamente entre la tercera y cuarta semana posterior a la polinización (Fig. 14).

La morfología de los núcleos varía de redonda a ligeramente ovalada y presentan un nucleoplasma granular con uno o dos nucleolos. Los cuales se ubican juntos o bien uno en cada polo del núcleo, cuando éste último es ovalado.

Posterior al arreglo lineal en "rosario", los núcleos del endospermo adquieren un arreglo de tipo "reticular" entre la semana 11 y 12, después de la polinización. Este arreglo se caracteriza por que sus núcleos se disponen formando un hexágono en cuyos vértices y centro se ubican núcleos, todos ellos unidos por densas proyecciones citoplasmáticas equidistantes, en forma de hebras. En este ordenamiento reticular un mismo núcleo llega a tener proyecciones citoplasmáticas con otros 5 ó 6 núcleos al mismo tiempo (Fig. 15).

Conforme avanza la reticulación del endospermo, el volumen de la vacuola central disminuye hasta desaparecer y la cavidad del saco embrionario se satura totalmente de núcleos.

Continuando con su desarrollo, entre la semana 14 y 15 después de la polinización, los núcleos del endospermo se encaminan hacia la fase celular por medio de la síntesis de paredes celulares delgadas generadas alrededor de cada uno de los núcleos, los cuales se encuentran rodeados por citoplasma. Los primeros vestigios de formación de la pared, se evidencian a partir de proyecciones perpendiculares de las paredes del saco embrionario (Fig. 16).

La formación de paredes es un proceso continuo en el cual los márgenes de paredes contiguas entran en contacto, proceso que da como resultado la compartimentalización de cada uno de los núcleos, dando origen a capas celulares que de forma progresiva y centripeta saturan la cavidad del saco embrionario. Este endospermo celular joven está constituido por células de forma irregular y paredes delgadas, cuyos núcleos se ubican en la parte central de la célula, o adosados a la pared, siendo esta última ubicación la más común.

Las células endospermicas localizadas en contacto con la pared del saco embrionario, presentan una forma rectangular, con un tamaño menor del que presentan las células de capas superyacentes o más centrales, pues son 3 ó 4 veces más grandes que las primeras, y las cuales presentan divisiones mitóticas.

Durante su maduración el tejido del endospermo almacena grandes cantidades de reservas de carbohidratos, principalmente hemicelulosa, en forma de engrosamientos de aspecto nodular de las paredes celulares. Esta apariencia, en forma de nódulos, se debe a la presencia de interrupciones de la pared celular por la presencia de plasmodesmos, los cuales comunican a una célula con las células contiguas a ella. A mayor grado de almacenamientos de sustancias de reservas, mayor engrosamiento de la pared y menor lumen celular, presentando este último una forma cuadrada. La pared celular llega a ocupar aproximadamente dos tercios del volumen celular y el tercio restante lo ocupan el núcleo y el citoplasma (Fig. 17).

En un estadio ulterior, su citoplasma presenta un aspecto denso y granular y en algunas células adquiere un color rojo (Fig. 18), debido al cambio de su metabolismo, esto sucede aproximadamente en la semana 32 de desarrollo. Esta coloración roja se presenta, en un inicio, de una forma gradual y centripeta a partir de las células más cercanas a la cubierta de la semilla, generalizándose esta coloración hasta que la mayoría de las células endospermicas muestran un citoplasma teñido de rojo.

Finalmente el tejido del endospermo completamente desarrollado, se encuentra conformado por células que ya no presentan una forma celular definida, y no exhiben coloración roja en su citoplasma, así mismo son muy evidentes los plasmodesmos y nódulos en su pared celular, los cuales cubren casi todo el lumen celular (Fig. 19) ■

**FIGURAS E ÍNDICE DE PIES
DE FIGURAS**

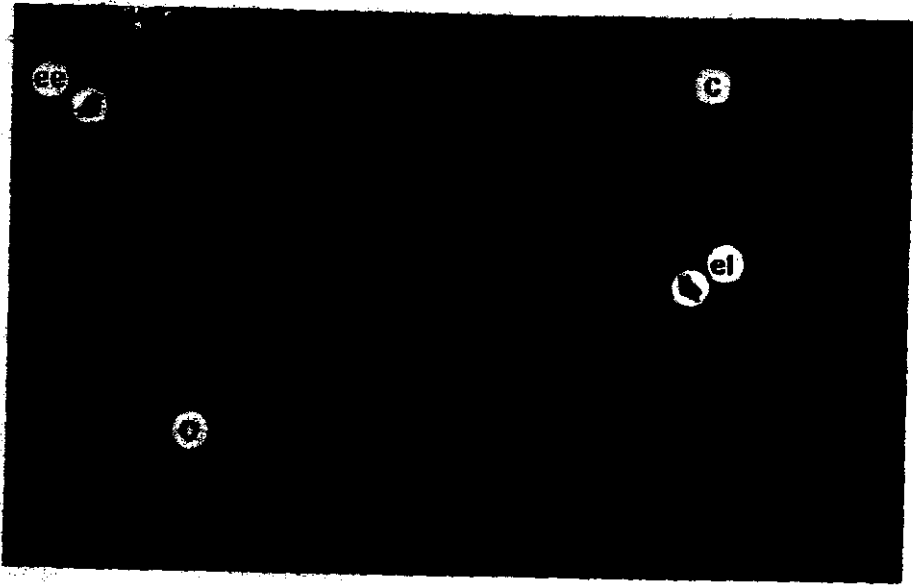


Figura 1.

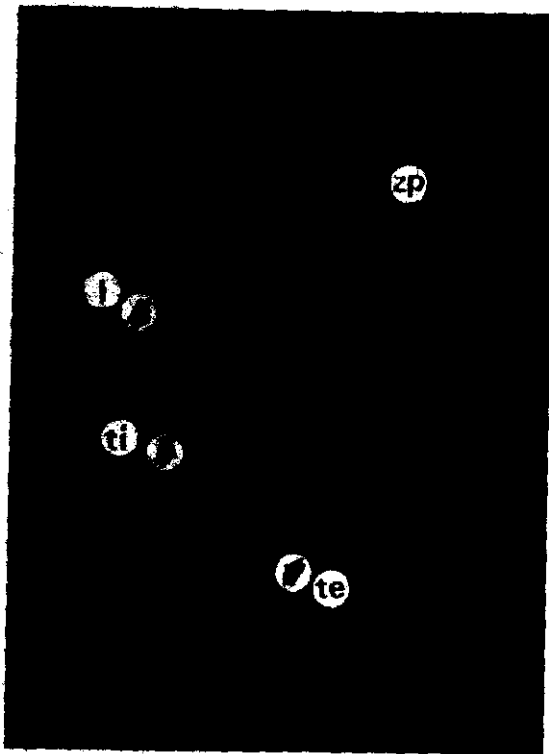


Figura 2.

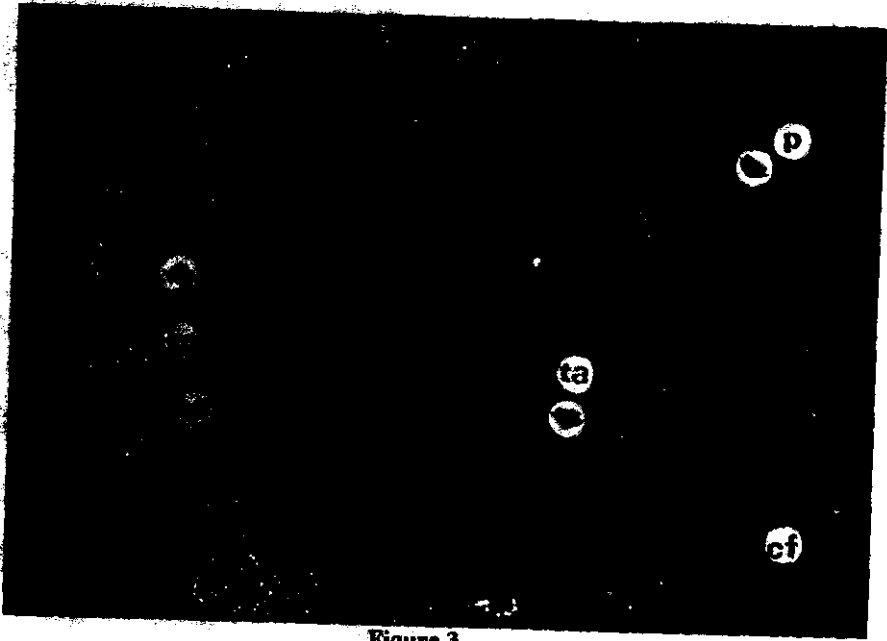


Figura 3.

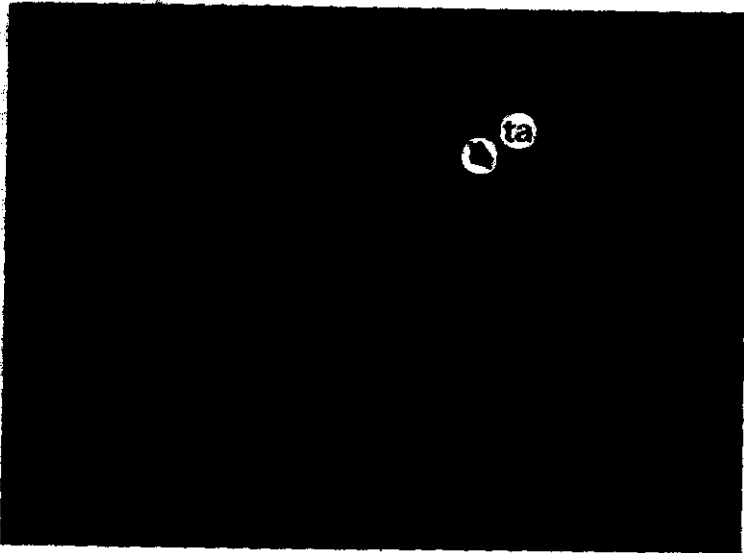


Figura 4.

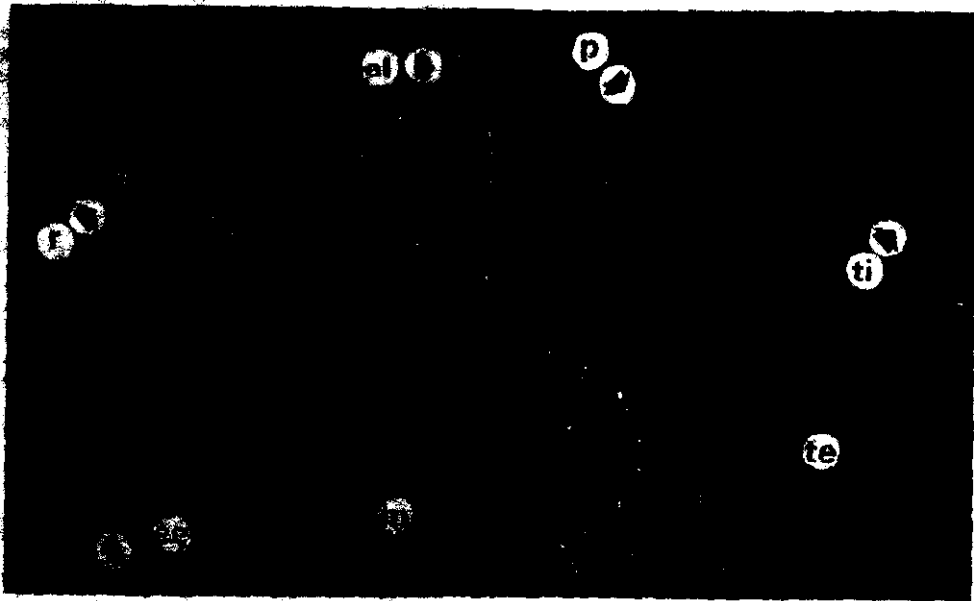


Figura 5.

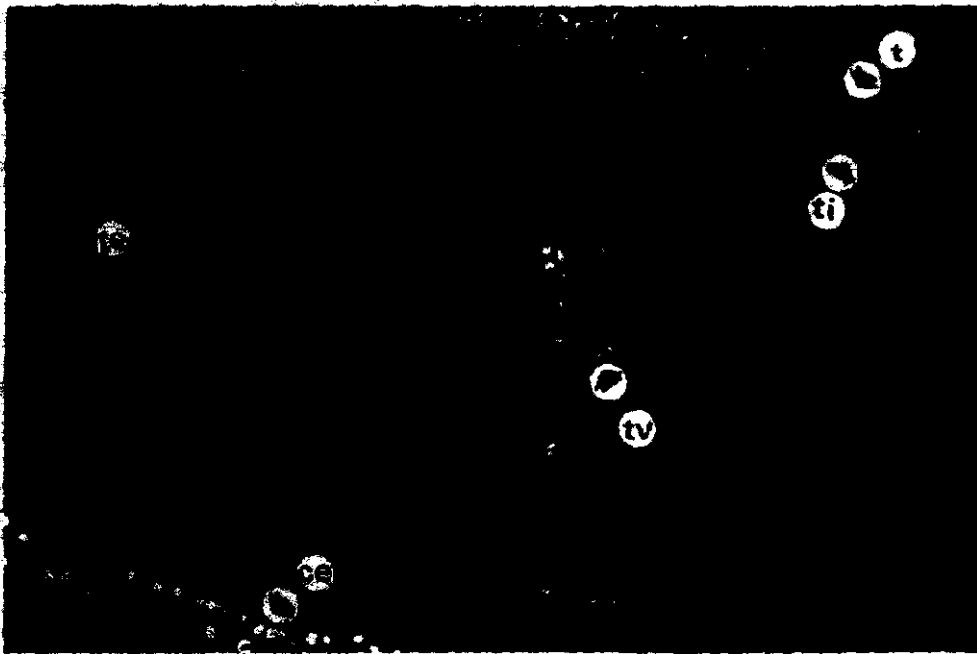


Figura 6.

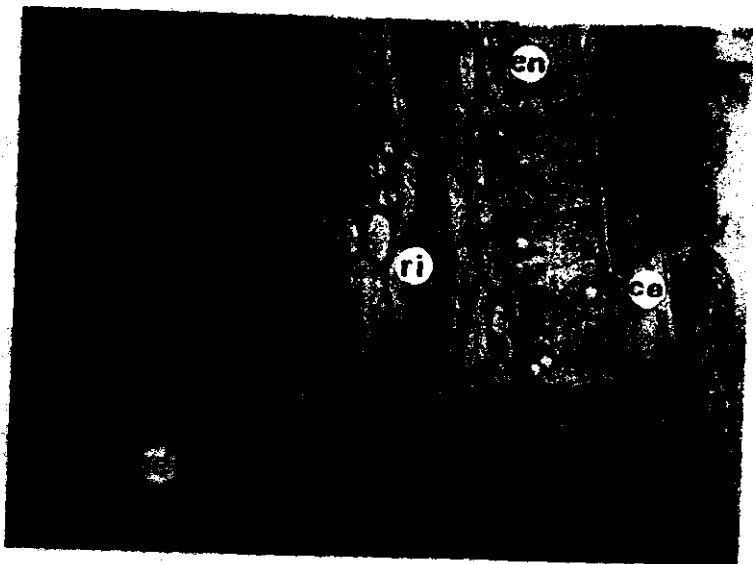


Figura 7.

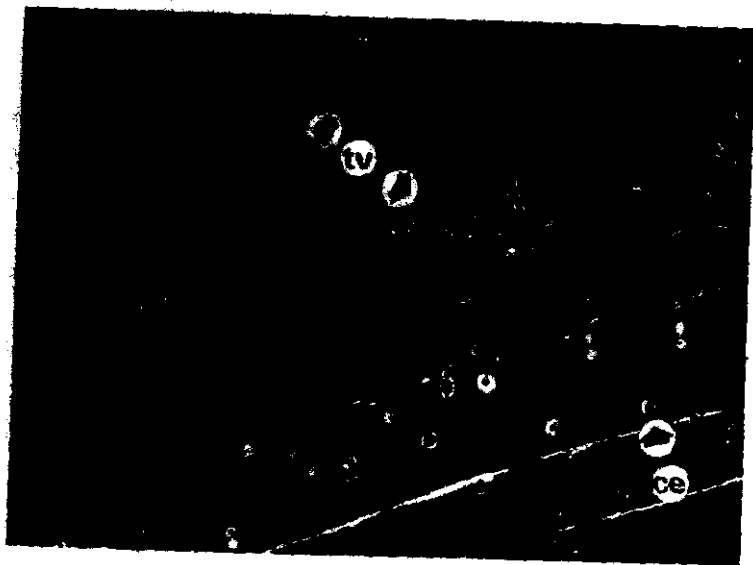


Figura 8.

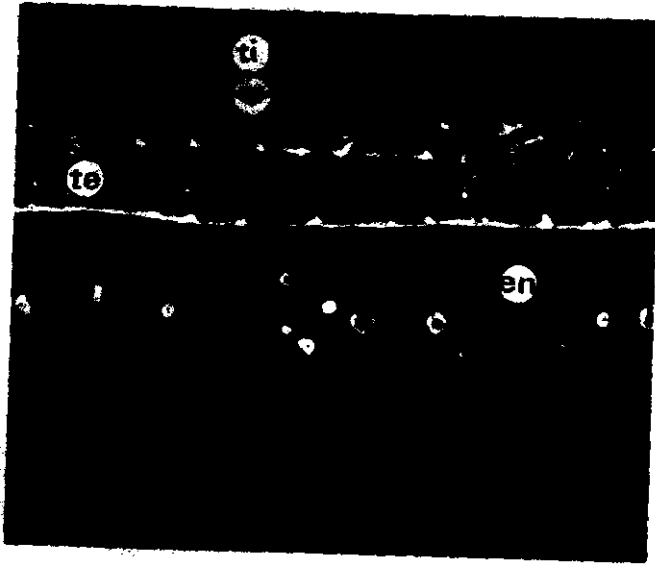


Figura 9.

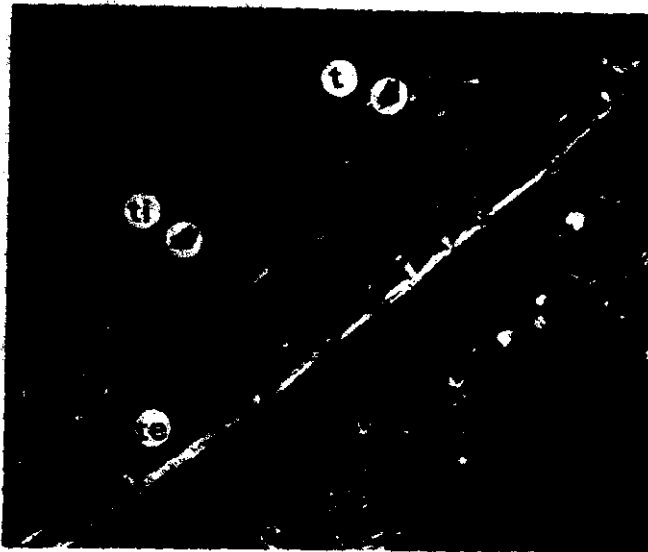


Figura 10.

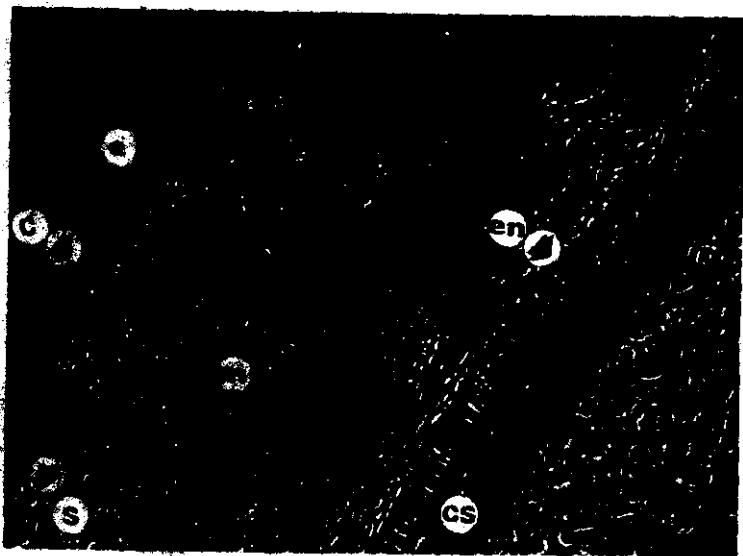


Figura 11.

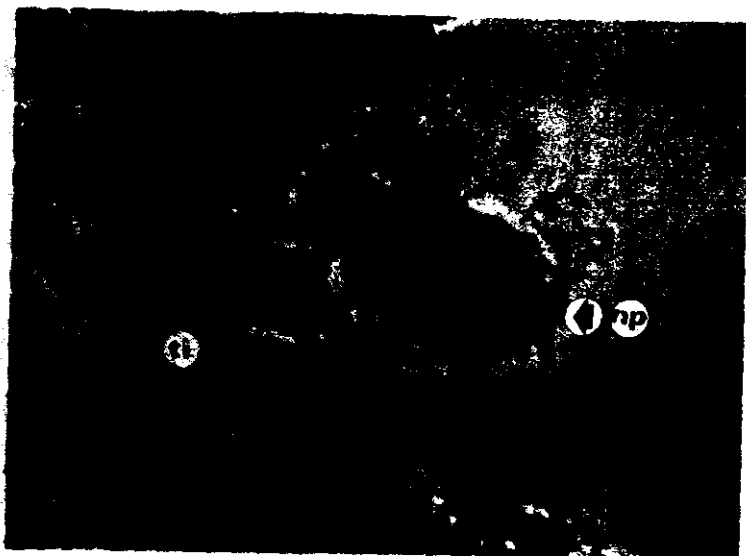


Figura 12.



Figura 13.



Figura 14.



Figura 15.

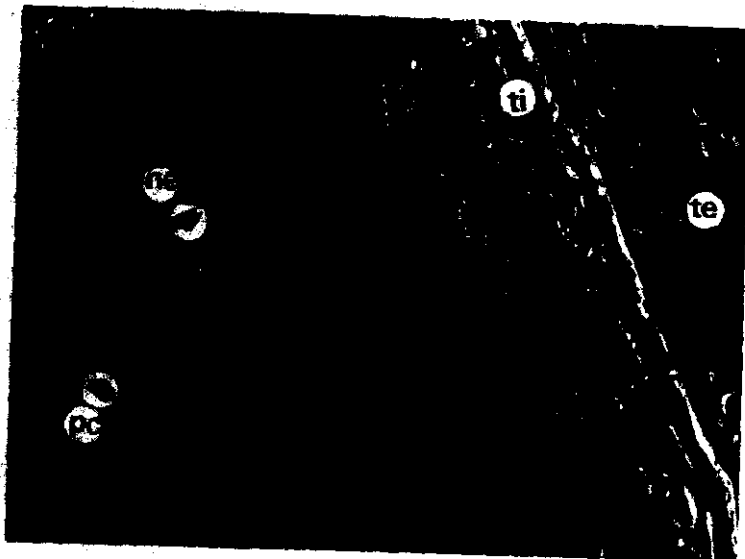


Figura 16.

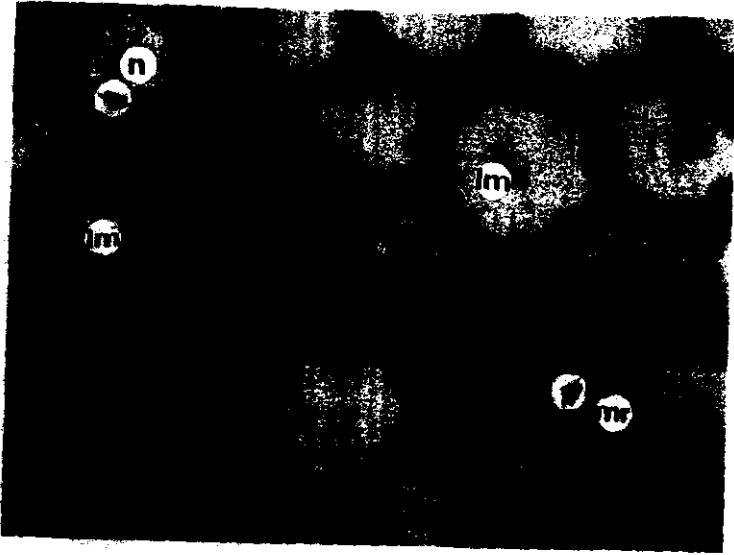


Figura 17.

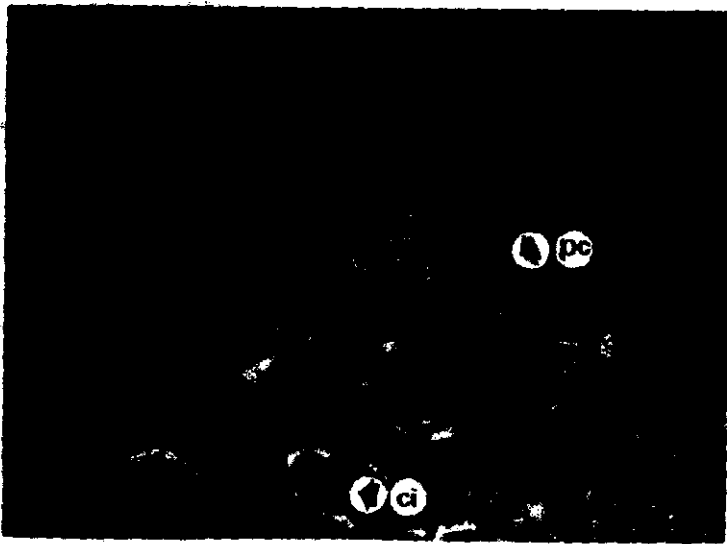


Figura 18.



Figura 19.

● **Figura 1.** Corte transversal del ovario de *Chamaedorea elegans* (10X, campo claro).

c, carpelo; ee, epidermis externa; el, epidermis locular; o, óvulo.

● **Figura 2.** Corte longitudinal de un carpelo de *Ch. elegans* (10X, campo claro).

l, lóculo; te, tegumento externo; ti, tegumento interno; zp, zona parenquimática.

● **Figura 3.** Corte transversal del ovario fecundado de *Ch. elegans* (10X, contraste de fases).

ca, carpelos abortados; cf, carpelo funcional; p, procambium; ta, tapete tegumentario.

● **Figura 4.** Células del tapete tegumentario (100X, contraste de fases).

ta, tapete tegumentario.

● **Figura 5.** Corte transversal del fruto inmaduro de *Ch. elegans* (10X, contraste de fases).

ee, epidermis externa; el, epidermis locular; m, mesocarpo; r, maclas de rafidios; p, procambium; te, tegumento externo; ti, tegumento interno.

● **Figura 6.** Corte transversal de la cubierta de la semilla inmadura (40X, contraste de fases).

ce, cuerpo de estigmata; t, taninos; te, tegumento externo; ti, tegumento interno; tv, tejido vascular.

● **Figura 7.** Corte transversal del fruto inmaduro (10X, campo claro).

ce, cuerpo de estigmata; en, endocarpo; re, región externa del mesocarpo; ri, región interna del mesocarpo.

● **Figura 8.** Corte transversal de la pared del fruto inmaduro (40X, contraste de fases).

ce, cuerpo de estigmata; tv, tejido vascular.

● **Figura 9.** Corte transversal de la cubierta de la semilla y del endocarpo inmaduros (40X, contraste de fases).

en, endocarpo; te, tegumento externo; ti, tegumento interno.

- ☛ **Figura 10.** Corte transversal de la cubierta de la semilla y del endocarpo inmaduros (40X, contraste de fases).

t, taninos; te, tegumento externo; ti, tegumento interno.
- ☛ **Figura 11.** Corte transversal del fruto maduro de *Ch. elegans* (10X, contraste de fases).

c, cutícula; es, cubierta de la semilla; e, exocarpo; en, endocarpo; m, mesocarpo; s, capas celulares subepidérmicas.
- ☛ **Figura 12.** Núcleo primario del endospermo de *Ch. elegans* (100X, contraste de fases). np, núcleo primario del endospermo; ti, tegumento interno.
- ☛ **Figura 13.** Distribución de los núcleos libres del endospermo (40X, contraste de fases).

nl, núcleo libre del endospermo.
- ☛ **Figura 14.** Arreglo lineal de los núcleos del endospermo (100X, contraste de fases).

cc, conexión citoplasmática; ne, núcleo del endospermo.
- ☛ **Figura 15.** Arreglo reticular de los núcleos del endospermo (100X, contraste de fases).

ne, núcleo del endospermo.
- ☛ **Figura 16.** Inicios de la formación de la pared celular en torno a los núcleos del endospermo (100X, contraste de fases).

ne, núcleo del endospermo; pc, pared celular; te, tegumento externo; ti, tegumento interno.
- ☛ **Figura 17.** Células endosperómicas con acumulación de material de reserva en sus paredes (100X, contraste de fases).

lm, lámina media; mr, material de reserva; n, nódulos.
- ☛ **Figura 18.** Tejido del endospermo previo a la etapa madura (100X, contraste de fases). ci, citoplasma; pc, pared celular.
- ☛ **Figura 19.** Tejido del endospermo maduro (100X, contraste de fases).

ci, citoplasma; lc, lumen celular; pc, pared celular.

DISCUSIÓN DE RESULTADOS

La flor femenina de *Chamaedorea elegans* presenta una constitución floral que corresponde al tipo común de muchas familias de monocotiledóneas, esto es tres sépalos, tres pétalos, tres carpelos unidos, cada uno de ellos con un lóculo uniovulado y un estigma terminal, la cual además coincide con el patrón básico reportado para palmas (Tomlinson, 1990; Becerril, 1995).

Después de la fecundación se presenta la degeneración de dos de los tres carpelos, manteniéndose sólo uno funcional, a partir del cual se desarrolla el fruto y la semilla. Éste patrón de degeneración también se presenta en otras especies de palmas como *Phoenix* sp. (Long, 1943), *Phoenix robusta* (Biradar, 1968), *Livistona chinensis* (Murray, 1973) y *Bentinckia condapanna* (Padmanabhan y Regupathy, 1981). Los carpelos abortados en *Chamaedorea elegans* no se absisan, como en *Ventichia areuna* (Murray, 1973), ni se adosan a la pared del endocarpo como en *Jubaeopsis caffra* (Robertson, 1977) y *Cocos nucifera* (Tomlinson, 1990), si no que sus restos permanecen adosados a la base del fruto, en estado maduro, en la zona de unión a la raquilla, lo cual concuerda con lo reportado para el género *Chamaedorea*, por Aguilar (1986) y Quero (1989).

Las características morfológicas que presenta el fruto maduro de *Chamaedorea elegans* corresponde con algunas de las descritas por Corner (1966), quien considera que los frutos de las palmas generalmente tienen una sola semilla, son indehiscentes y bastante grandes sin embargo, con respecto a ésta última, el fruto de *Chamaedorea elegans* es más bien pequeño, ya que aproximadamente mide de cuatro a siete milímetros de diámetro (Aguilar, 1986).

El fruto de *Chamaedorea elegans*, deriva de un sólo carpelo y proviene de un óvulo anátropo, en la madurez presenta un mesocarpo carnoso en el cual se encuentra una sola semilla cubierta por un endocarpo consistente, por lo que corresponde al tipo drupa, lo cual coincide con lo descrito para un gran número de palmas, como las Cocosoides y las Arecoideas

(Corner, 1966; Murray, 1973), *Jubaeopsis caffra* (Robertson, 1977) y *Cocos nucifera* (Cronquist, 1987). Tomlinson (1990), describe al fruto de las palmas como baya o drupa fibrosa, sin embargo Quero (1989) menciona que el fruto de las especies del género *Chamaedorea*, es una pseudodrupa, pero no detalla tal consideración.

La pared del fruto maduro de *Chamaedorea elegans*, se halla constituida por tres capas perfectamente diferenciadas entre sí: exocarpo, mesocarpo y endocarpo, lo cual concuerda con lo reportado por Tomlinson (1990), quien menciona que posterior a la maduración el pericarpo de las palmas se diferencia en las tres capas anteriormente mencionadas. Esta diferenciación del pericarpo maduro en capas también ha sido observada en especies como *Balaka microcarpa*, *Ptychosperma salomonense*, *Veitchia vitiensis* (Essig, 1977).

El exocarpo de *Chamaedorea elegans* al igual que el de *Phoenix dactylifera* (Fahn, 1990), está formado por la capa de células de la epidermis, la cual se encuentra cubierta por una cutícula gruesa, y una o dos capas de células subepidérmicas, sin embargo Fahn no da más detalles de las características celulares de estas capas para poder establecer comparativamente más semejanzas o diferencias. Así mismo, el exocarpo en *Bentinckia condapanua* (Padmanabhan y Regupathy, 1981), presenta capas de células subepidérmicas, aunque citológicamente diferentes a las de *Chamaedorea elegans*, ya que en esta última no se presentan taninos ni cristales en las células.

Las células de la epidermis del fruto de *Chamaedorea elegans*, poseen una similitud con las células de la epidermis del exocarpo de *Jubaeopsis caffra* (Robertson, 1977), las cuales se encuentran dispuestas más o menos en forma de bloque en sección transversal, con sus paredes engrosadas hacia el exterior, tangencial y radialmente; además esta capa epidérmica del exocarpo de *Chamaedorea elegans* posee una cutícula gruesa, al igual que *Gronophyllum chaenostachys* e *Hydriastele microspadix*; así mismo, las características morfológicas de las células epidérmicas, coinciden con lo descrito para otras palmas como *Gigliolia insignis*, *Hydriastele microspadix* (Essig y Young, 1979).

En las capas celulares epidérmica y subepidérmica que constituyen el exocarpo del fruto de *Chamaedorea elegans*, se observó una ligera esclerificación de las paredes celulares, además de la presencia de pigmentos del tipo antocianos los cuales fueron muy abundantes, como sucede en *Pinanga punisea* var. *papuana* (Essig y Young, 1979).

El mesocarpo del fruto maduro de *Chamaedorea elegans* es parenquimatoso y carnoso lo cual corresponde con lo reportado por Essig (1977) para palmas. Ocupa, al igual que el mesocarpo de *Phoenix dactylifera* (Fahn, 1990), la mayor parte del volumen del fruto, consta de grandes células parenquimáticas, haces vasculares e idioblastos con rafidios. Además se encuentra diferenciado en dos regiones una interna y otra externa, las cuales presentan diferencias citológicas además de diferente afinidad a los colorantes.

El mesocarpo de *Chamaedorea elegans* esta conformado por células de parénquima, de forma isodiamétrica o ligeramente comprimidas dorsiventralmente como en el caso de *Psychozperma* (Essig, 1977), *Areca catechu*, especies del género *Nenga* (Essig y Young, 1979) y *Bentinckia condaparna* (Padmanabhan y Regupathy, 1981).

Las células de parénquima adyacente al lóculo en *Chamaedorea elegans* se hallan comprimidas y ligeramente esclerificadas como sucede en *Areca catechu*, *Areca* cf. *guppyana* y *Loxococcus rupicola* (Essig, 1977).

La región externa del mesocarpo de *Chamaedorea elegans*, que presenta cloroplastos en las células, coincide con las características de tejido clorenquimático de hoja de *Evonimus japonica*, descrito por Paniagua (1996) como parénquima lagunar, por estar formado de células redondeadas, de forma lobulada y con espacios intercelulares muy amplios, dejando grandes cámaras o lagunas, tejido también observado en el mesocarpo del fruto.

El mesocarpo de *Chamaedorea elegans* presenta relativamente pocos idioblastos con rafidios, los cuales están distribuidos en la región más externa del mismo, características que comparte con *Balaka burretiana*, especies del género *Carpentaria*, *Normanbya* (Essig, 1977), *Areca catechu* y *Areca* cf. *guppyana* (Essig y Young, 1979).

En el mesocarpo de *Chamaedorea elegans* no se presentaron braquiesclereidas, lo cual ha sido reportado para algunas palmas del género *Gronophyllum*, *Gulubia*, *Nengella* y *Siphokentia* (Essig y Young, 1979). Sin embargo, estas braquiesclereidas se presentan en algunas palmas dispersas individualmente o en conjunto en el mesocarpo, como por ejemplo en *Gigliolia*, *Nenga* y *Pinanga* (Essig y Young, 1979).

Se ha reportado la presencia de taninos en el mesocarpo de algunas palmas, los cuales varían en su distribución de acuerdo a las especies. En algunas, los taninos se hallan dispersos en el mesocarpo, como en el caso de *Pinanga*, *Nenga*, *Nengella*, *Siphokentia* (Essig y Young, 1979). En el caso de *Phoenix dactylifera* (Fahn, 1990) se reportan como una capa divisoria en el mesocarpo. Sin embargo, en algunos géneros, como *Areca* y *Loxococcus* (Essig y Young, 1979), *Bentinckia condapanna* (Padmanabhan y Regupathy, 1981), no se han reportado taninos en el mesocarpo, condición que presenta *Chamaedorea elegans*.

Con respecto al sistema vascular de *Chamaedorea elegans*, este se halla presente en el mesocarpo como en la mayoría de las palmas, sólo que guarda una disposición característica en la región interna del mesocarpo, cercana al lóculo, condición que se asemeja con lo descrito para *Ponapea* y *Carpentaria* (Essig, 1977); además de *Jubaeopsis caffra* (Robertson, 1977), sólo que en ésta última, el número de haces vasculares es mayor. Becerril (1995), reportó para *Chamaedorea elegans* la presencia de cuerpos de estigmata alrededor y entre el tejido vascular de la raquilla, sépalos y pétalos, condición que también se hace presente en el tejido vascular del fruto maduro.

Los haces vasculares en las raquillas de inflorescencias femeninas de *Chamaedorea elegans* corren longitudinalmente como engrosamientos helicoidales, sin ramificaciones laterales donde primero se desarrolla el xilema y posteriormente el floema (Becerril, 1995). En el fruto de *Chamaedorea elegans*, se observó el mismo tipo de haz vascular y también se mantiene el mismo orden de desarrollo. Presentando finalmente una disposición anfibasal y constituido por células alargadas, en forma de tubo y lignificadas, denominadas tráqueas.

En *Chamaedorea elegans*, el endocarpo se origina ontogénicamente de la epidermis locular, la cual inicialmente está formada por células dispuestas de forma tabular y, durante su maduración, experimentan una elongación radial hasta formar una capa en empalizada de células, lo cual coincide con lo reportado para *Caryota mitis*, *Caryota urens*, *Mascarena lagenicaulis*, *Pseudophoenix sargentii* y *Thrinax* sp. (Murray, 1973). En *Chamaedorea elegans* la elongación de las células comienza a observarse entre la sexta y séptima semana posterior a la polinización, a diferencia de *Pseudophoenix sargentii* donde el proceso de elongación ocurre más temprano, a partir de la cuarta semana.

Las células maduras y elongadas del endocarpo, sufren una esclerificación gradual hasta la madurez, la esclerificación en *Thrinax* sp., es muy rápida ya que se inicia una semana después de la polinización, a diferencia de *Mascarena lagenicaulis* en la cual se presenta hasta que el fruto ha alcanzado su máximo tamaño (Murray, 1973). En *Chamaedorea elegans* se inicia entre la semana 11 y 13, momento en que al fruto todavía le faltan alrededor de 40 semanas para llegar a su máxima madurez.

El endocarpo maduro en *Chamaedorea elegans* es semejante al de *Chamaedorea pochutlensis*, ya que ambos están constituidos por células con paredes muy gruesas y fuertemente esclerificadas (Murray, 1973). De esta manera, el endocarpo en *Chamaedorea elegans* se halla formado por osteosclereidas como en *Jubaeopsis caffra* (Robertson, 1977).

Murray (1973), realizó estudios sobre el endocarpo de algunas palmas del género *Chamaedorea* y reportó que en cada una de las células de la epidermis locular se deposita un cuerpo de sílice (por ejemplo: *Ch. alternans*, *Ch. microspadix* y *Ch. pochutlensis*), y que dichas células no se diferencian manteniéndose sin esclerificarse aún en el fruto maduro. En las células del endocarpo de *Chamaedorea elegans* también se presentan cuerpos de sílice (cuerpo de estigmata) del tipo drusa, sin embargo, las células sí se diferencian y esclerifican totalmente en el estado maduro. Además, en las células del endocarpo de *Chamaedorea elegans* es posible observar más de un cuerpo de sílice en su interior, condición que también se reporta para el endocarpo de *Chamaedorea microspadix*. La presencia de cuerpos de estigmata no es una

característica exclusiva del género *Chamaedorea*, ya que también otras especies de palmas como *Caryota urens* y *Livistona chinensis* los presentan en las esclereidas del endocarpo.

El tiempo transcurrido entre la polinización y la aparición del cuerpo de estigmata en las células del endocarpo de *Chamaedorea elegans* varía entre la 3-6 semana, mientras que en *Chamaedorea* sp. se visualiza en la tercera semana y en *Mascarena lagenicaulis* en la sexta semana (Murray, 1973).

La estructura del endocarpo de *Chamaedorea elegans*, corresponde al descrito para palmas por Murray (1973) y Essig (1977), quienes lo caracterizan como una capa esclerenquimatosa (esclerótica ó pétreo) que presumiblemente tiene la función de proteger la semilla de la desecación.

El óvulo de *Chamaedorea elegans* es anátropo, bitégmico, y ambos tegumentos se diferencian por el número de capas celulares que los componen y por su longitud. El tegumento externo está compuesto por 6 a 8 capas celulares, sobrepasando en longitud al tegumento interno de sólo dos capas celulares de grosor una de las cuales, la que da hacia la luz del saco embrionario constituye, por modificación de la epidermis, el tapete tegumentario. De acuerdo con la descripción de Becerril (1995), el óvulo maduro de *Chamaedorea elegans*, presenta un tegumento interno constituido por 3 capas celulares, dos de las cuales forman el tapete tegumentario. Sin embargo, de acuerdo a lo observado en el presente estudio, el tapete tegumentario se encuentra constituido por una sola capa de células y no dos como lo menciona el reporte anterior, lo que significa que es necesario hacer más observaciones a éste respecto.

La cubierta de la semilla madura en *Chamaedorea elegans*, derivada de ambos tegumentos no presenta formas celulares definidas, más bien se aprecian restos celulares lignificados, comprimidos y con taninos, de tal forma que la estructura tegumentaria no se logra diferenciar, lo que coincide con Esau (1968), quien menciona que ambos tegumentos de un óvulo bitégmico se transforman conjuntamente en la cubierta de la semilla. Sin embargo esto no es una regla general, ya que en *Jubaeopsis caffra* (Robertson, 1977), la cubierta de la semilla sólo involucra al tegumento interno.

No existe información relacionada con el desarrollo de la cubierta de la semilla en palmas, por lo tanto, no es posible efectuar un análisis comparativo con otros géneros. Por lo que es importante señalar, que este estudio ontogénico de la cubierta de la semilla en *Chamaedorea elegans* es el primero reportado para la familia y el género.

El desarrollo del endospermo de *Chamaedorea elegans*, es similar al reportado para un gran número de especies de monocotiledóneas, pues inicia con una serie de divisiones mitóticas experimentadas por el núcleo primario del endospermo, sin la formación de pared celular en torno a ellos, por lo que es del tipo nuclear (Brink y Cooper, 1947), o no celular (Barba, 1998).

De la misma forma, este tipo de desarrollo del endospermo ha sido reportado para la mayoría de la palmas, como *Areca catechu*, *Chrysalidocarpus lutescens* (Rao, 1955b; 1959a,b), *Cocos nucifera* (Cutter *et al.*, 1955), *Washingtonia*, *Sabal* (Mahabalé y Biradar, 1968), por lo que se considera común.

Los núcleos del endospermo permanecen libres durante las primeras tres semanas posteriores a la polinización, a diferencia de *Phoenix dactylifera* (DeMason *et al.*, 1989), donde se ha reportado que la condición de núcleos libres se mantiene durante más tiempo (siete semanas), lo que indica un proceso de celularización más temprano en *Chamaedorea*.

Después de que se han formado varios núcleos libres, estos migran a la periferia del saco, donde se unen unos con otros por medio de proyecciones citoplasmáticas (endospermo en "rosario"), comportamiento que coincide con lo reportado para *Actinoploeus* y *Areca* (Rao 1959a), *Phoenix sylvestris* (Mahabalé y Biradar, 1968) y *Livistona chinensis* (Kulkarni y Mahabalé, 1974).

Posterior a la formación en "rosario", los núcleos del endospermo adquieren una disposición semejante al de una "red", la cual se manifiesta entre la semana 11 y 12 de desarrollo. Este arreglo de los núcleos no ha sido reportado en alguna otra especie de palmas, lo que nos muestra un estadio de desarrollo previo a la celularización que requiere de mayor estudio. Es importante destacar que los núcleos del endospermo de *Chamaedorea elegans*,

presentan en su interior de 1 a 3 nucleolos, lo cual ha sido reportado en palmas como *Cocos nucifera* donde se presentan núcleos con varios nucleolos prominentes (Cutter *et al.*, 1955) y para la monocotiledónea del género *Peperomia*, donde el número de nucleolos varía entre 1 y 6 por núcleo (Clyde, 1914).

El inicio de la compartimentalización de cada uno de los núcleos ocurre con la formación de paredes celulares perpendiculares a la pared del saco embrionario, que de forma progresiva y centripeta lo llenan completamente; este comportamiento se presenta en la mayoría de las palmas, como *Areca*, *Actinoploeus* (Rao, 1959a); *Livistona chinensis* (Kulkarni y Mahabalé, 1974); *Phoenix dactylifera* (DeMason *et al.*, 1989), entre otras.

Una vez que el endospermo de *Chamaedorea elegans* es celular en todo el saco embrionario, las células comienzan a almacenar sustancias de reservas, en forma de grandes engrosamientos de aspecto nodular en sus paredes celulares, como sucede también en *Bentinckia condapanna* (Padmanabhan y Regupathy, 1981) y *Phoenix dactylifera* (DeMason, 1983). Las sustancias de reserva en el endospermo de *Phoenix*, consisten generalmente de hemicelulosas y otros carbohidratos (Fahn, 1990), lo cual coincide con lo presentado por *Chamaedorea elegans*. El endospermo de *Chamaedorea elegans* no presenta almidón como sustancia de reserva, lo que concuerda con lo reportado por DeMason (1983), para el caso particular del endospermo de *Phoenix dactylifera* y Jhori *et al.*, (1992), para las palmas en general.

Finalmente, el endospermo de *Chamaedorea elegans* es no ruminado lo que coincide con lo señalado por Aguilar (1986) y Quero (1989), quienes establecieron que el endospermo de las especies del género *Chamaedorea*, es homogéneo, característica reportada también para las especies de palmas de los géneros *Balaka*, *Carpentaria*, *Veitchia* (Essig, 1977), *Gronophyllum* y *Gulubia* (Essig y Young, 1979) ■

ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA

CONCLUSIONES

- Después de la fecundación dos de los tres carpelos se atrofian y sólo uno es funcional, el cual da origen al fruto y la semilla.
- Los remanentes de los carpelos abortados permanecen y presentan una ubicación basal en el fruto maduro.
- Las células que constituyen los carpelos en proceso de degeneración, presentan una pérdida morfológica debido a que se colapsan y comprimen.
- La degeneración histológica de los carpelos abortados inicia en las células del óvulo y posteriormente continúa hacia la pared del carpelo.
- El aumento en el tamaño de los tejidos del fruto y semilla es debido al incremento en el volumen y división celular.
- La pared del fruto presenta claramente una regionalización en tres zonas: exocarpo, mesocarpo y endocarpo.
- De acuerdo a la disposición del xilema que rodea al floema, el haz vascular es del tipo concéntrico perixilemático (anfibasal).
- El xilema del tejido vascular, presenta una superposición de elementos vasculares tipo tráquea con los tipos: helicoidal simple con hélice laxa y helicada simple con hélice apretada.
- Ontogénicamente el endocarpo proviene de la epidermis locular.
- El endocarpo maduro se encuentra formado por una capa de esclereidas del tipo osteosclerida, cuya estructura en corte transversal, es hexagonal o heptagonal.
- Las osteosclereidas en su interior, poseen uno o dos cuerpos de estigmas del tipo drusa.
- El fruto de *Chamaedorea elegans* es una drupa.

- No hay sincronía entre el desarrollo de los tejidos.
- El óvulo es anátropo, bitégmico y de placentación axial.
- La semilla está conformada por una sola cubierta, un embrión y el endospermo.
- Ontogénicamente la cubierta de la semilla proviene de los dos tegumentos del óvulo.
- La cubierta de la semilla está conformada por una sola capa de material esclerificado y saturada de taninos.
- El desarrollo del endospermo es del tipo nuclear.
- Durante su desarrollo ontogénico, el endospermo pasa por cinco estadios: 1) Estadio de núcleos libres; 2) núcleos con arreglo en forma de "rosario"; 3) núcleos con arreglo reticular; 4) estadio de celularización y 5) endospermo maduro.
- El endospermo maduro está conformado por células vivas con reservas de carbohidratos pero carentes de almidón.
- El endospermo maduro es de tipo homogéneo.

ANEXOS

ANEXO I

Existen diferentes métodos para clasificar a los frutos. Uno de ellos, propuesto por Fahn y Werker (1972), los clasifican atendiendo a dos criterios básicos: el principal es el grado de dureza del pericarpo, es decir de su pared, que puede ser duro y seco o carnoso y blando. El segundo criterio es su capacidad para abrirse en la madurez. Los frutos secos pueden ser dehiscentes, si se abren en la madurez, o indehiscentes, si el fruto permanece cerrado. Paredes secas o carnosas, dehiscentes o indehiscentes se presentan en frutos derivados tanto de ovarios inferos como súperos (Esau, 1985).

FRUTOS SECOS

* Frutos dehiscentes:

1) Frutos que se desarrollan de un solo carpelo.

- 1.1) **Folículo:** fruto en forma de vaina que generalmente se abre a lo largo de dos suturas.
- 1.2) **Legumbre:** casi siempre se abre a lo largo de dos suturas que rodea todo el fruto.

2) Frutos sincárpicos que se producen de un ovario con dos o más carpelos.

- 2.1) **Silicua:** una cápsula elongada, angosta, aparentemente compuesta de dos carpelos, el pericarpo cae como dos valvas dejando una partición persistente que lleva las semillas en sus márgenes.
- 2.2) **Cápsula:** fruto que se abre hacia abajo, desde el ápice.

* Frutos indehiscentes:

- 1) **Aquenio:** fruto algo pequeño, rara vez de más de un centímetro de longitud, el pericarpo no es especialmente grueso y duro, ni produce una ala, la semilla está solitaria y pegada al pericarpo solamente por el funículo.
- 2) **Cipsela:** rodeado de tejidos distintos además de los ováricos.

- 3) Nuez: más grande que un aquenio, con una pared más gruesa y más dura.
- 4) Cariopsis: fruto monospermo en que la testa es adnada con el pericarpo.
- 5) Sámara: como un aquenio, pero con el pericarpo prolongado en una ala delgada y plana; algunas veces compuesto de dos mitades duplicadas, cada una con su propia semilla y su ala.

FRUTOS CARNOSOS

- 1) Pomo: endocarpo papiráceo o algunas veces duro, formando una pared central, por lo general con varias semillas; la parte exterior del fruto se deriva del hipantio engrosado; los carpelos por lo común son varios.
- 2) Baya: es un fruto que suele tener el pericarpo grueso y jugoso, en el que se pueden distinguir tres estratos: el externo, que es el que suele contener los pigmentos, llamado exocarpo; un estrato relativamente grueso que yace bajo él, el mesocarpo; y un estrato membranoso interno, el endocarpo. Este pericarpo carnoso puede encerrar una o varias semillas.
- 3) Drupa: endocarpo duro y grueso, formando un "hueso" que por lo regular encierra una sola semilla; los carpelos uno o más de uno; menos frecuentemente se encuentran varios "huesos" de semillas en el fruto.

ANEXO II

- Medio de cultivo para la prueba de germinación *in vitro* de polen:

100 g por litro de sacarosa

10 g por litro de agar bacteriológico

El medio se preparó disolviendo 100 g de sacarosa en un litro de agua destilada, ajustando el pH de la solución a 6 con HCl y NaOH 1 N, según se requiriera (manteniendo agitación constante). Posteriormente, se calentó la solución y, al alcanzar 80 °C, se agregaron 10 g de agar bacteriológico (evitando la formación de grumos), se mantuvo la agitación hasta que el medio tomó un aspecto transparente. Finalmente, se vertieron 15 ml del medio de cultivo en tubos de ensayo, se taparon y, al enfriarse, se almacenaron en refrigeración (Romero *et al.*, 1995).

- Preparación del fijador FAA al 100% (Gaviño *et al.*, 1982):

Etanol al 96%	50 ml
Ácido acético glacial	5 ml
Formaldehído (37-40%)	10 ml
Agua	35 ml
<hr/>	
Total	100 ml

- Forma de preparar el colorante safranina :

1 g de safranina 0

50 ml de metilselolve

25 ml de alcohol de 96%

25 ml de agua destilada

1 gr de acetato de sodio

2 ml de formol comercial

Se disolvió la safranina en el metilselolve, se agregó el alcohol y agua, en seguida el acetato de sodio y finalmente el formol (Gaviño *et al.*, 1982).

- Procedimiento para elaborar 100 ml de colorante azul de anilina:

25 ml de etanol absoluto

25 ml de metilcelosolve

azul de anilina para saturar

50 ml de aceite de clavo

Se mezcló el metilcelosolve con el etanol absoluto y se saturó esta solución con azul de anilina, después se agregó el aceite de clavo y se dejó reaccionar el colorante por un minuto (Roth, 1964).

REFERENCIAS

- ◆ Aguilar, A. R. 1986. El género *Chamaedorea*, en el estado de Veracruz. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad Veracruzana. México. 138 p.
- ◆ Alang, Z. C. 1981. Aspects of the physiology and biochemistry of germination in the oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) Ph.D., dissertation. University of Agriculture. Malaysia. 327 p.
- ◆ Barba, A. 1998. Comunicación personal.
- ◆ Barba, A. A. y A. J. Romero. 1993. La palma comedora, historia natural y cultivo. UNAM. México. 146 p.
- ◆ Barry, D. 1957. Comments on *Chamaedorea* palms. *Principes*. 1 (3): 91-93.
- ◆ Becerril, O. J. 1995. Ontogenia de la flor pistilada de *Chamaedorea elegans* Mart. (Palmae). Tesis Profesional. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza. UNAM. México. 77 p.
- ◆ Bewley, J. D. & M. Black. 1994. Seeds Physiology of Development and Germination (2nd. ed.). Plenum Press. New York. U.S.A. 745 p.
- ◆ Biradar, N. V. 1968 a. Studies on palms: embryology of *Phoenix robusta* Hook. *Proceeding of the Indian Academy of Science*. 67 B: 1-8.
- ◆ Biradar, N. V. 1968 b. Studies on palms: embryology of *Phoenix pusilla* Gaertn., *P. acaulis* Buch. and *P. reclinata* Jacq. *Proceeding of the Indian Academy of Science*. 67 B: 165-173.
- ◆ Brink, R. A. & D. C. Cooper. 1947. The endosperm in seed development. *Botanical Review* 13: 423-541.
- ◆ Clyde, G. F. 1914. Seed development in the genus *Peperomia*. *Torrey Botanical Club*. 41: 137-156.
- ◆ Clyde, G. F. 1914. Seed development in the genus *Peperomia*. *Torrey Botanical Club*. 41: 221-241.
- ◆ Corner, E. J. 1966. The natural history of palms. Weidenfeld and Nicolson, London.
- ◆ Cortés, B. F. 1980, Histología vegetal básica. H. Blume. Madrid. España. 125 p.
- ◆ Cronquist, A. 1987. Introducción a la Botánica (3a. ed.). Continental. México. 654 p.

- ◆ Cutter, V. M. Jr., K. S. Wilson & B. Freeman. 1955. Nuclear behavior and cell formation in the developing endosperm of *Cocos nucifera*. *American Journal of Botany*. 42: 109-115.
- ◆ Child, R. 1964. Coconuts. Longmans. Londres. Gran Bretaña. 216 p.
- ◆ Davis, T. A. 1978. Some unusual formations in palms. *Principes* 23 (2): 80-83.
- ◆ DeMason, D.A. & W. W. Thomson. 1981. Structure and ultrastructure of the cotyledon of date palm (*Phoenix dactylifera*). *Botanical Gazette* 142: 320-328.
- ◆ DeMason, D. A. 1983. Structure, composition and physiological state of the endosperm of *Phoenix dactylifera* L. *Annals of Botany*. 52: 71-80.
- ◆ DeMason, D. A. 1988. Embryo structure and storage reserve histochemistry in the palm *Washingtonia filifera*. *American Journal of Botany*. 75: 330-337.
- ◆ DeMason, D. A., K.N. Chandra Shekar & M. Harris. 1989. Endosperm development in the date palm (*Phoenix dactylifera*) (Arecaceae). *American Journal of Botany*. 76: 1255-1265.
- ◆ Desai, B. B., P. M. Kotecha & D. K. Salunkhe. 1997. Seeds handbook. Biology, production processing and storage. Marcel Dekker, Inc. New York. U.S.A. 627 p.
- ◆ Dransfield, J. & N. W. Uhl. 1986. An outline of classification of palms. *Principes*. 30 (1): 3-11.
- ◆ Duffus, C. y C. Slaughter. 1985. Las semillas y sus usos. AGT. editor. México. 188 p.
- ◆ Eames, A. J. 1977. Morphology of the Angiosperms. Robert E. Krieger Publishing Company. Huntington. New York. U.S.A. 518 p.
- ◆ Esau, K. 1965. Plant Anatomy. John Wiley & Sons Inc. New York. U.S.A. 767 p.
- ◆ Esau, K. 1977. Anatomy of seed plants (2nd. ed.). John Wiley & Sons Inc. New York. U.S.A. 550 p.
- ◆ Esau, K. 1985. Anatomía vegetal (3a. ed). Omega. Barcelona. España. 779 p.
- ◆ Essig, F. B. 1977. A systematic histological study of palm fruits. I. The *Ptychosperma* Alliance. *Systematic Botany*. 2:151-169.
- ◆ Essig, F. B. & B. E. Young. 1979. A systematic histological study of palm fruits. II. The *Areca* Alliance. *Systematic Botany*. 4 (1):16-28.
- ◆ Fahn, A. & E. Werker. 1972. Anatomical mechanism of seed dispersal. Seed Biology (ed. T. T. Kozlowski). Academic Press. New York. U.S.A. 485 p.
- ◆ Fahn, A. 1990. Plant anatomy (4th. ed.). Pergamon Press. Oxford. Inglaterra. 588 p.

- ◆ Flores, R. 1998. Estudio morfológico de los procesos de la reproducción sexual de la palma *Chamaedorea elegans* Mart. (Arecaceae). Tesis Profesional. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza. UNAM. México. Inédito.
- ◆ Folsom, M. W. & D. D. Cass. 1992. Embryo sac development soybean: The central cell and aspects of fertilization. *American Journal of Botany* 79(12): 1407-1417
- ◆ Gaviño, G., J. C. Juárez y T. H. Figueroa. 1982. Técnicas biológicas selectas de laboratorio y campo. Limusa. México. 251 p.
- ◆ González, C. E. 1993. Desarrollo e histoquímica de las estructuras reproductivas de las flores masculinas de *Chamaedorea elegans* (Arecaceae). Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. UNAM. México.
- ◆ Guérin, H. P. 1949. Contribution a l'étude du fruit et de la graine des palmiers. *Ann. Sci. Nat. Bot.* 11. 10:21-69.
- ◆ Guignard, J. L. 1961. Embriogénie des palmiers developpment de l'embrión chez le *Chamaeropsis humilis*. *Comte Rendu de l'Academic de science.* 257: 1834-1836.
- ◆ Haccius, B. & V. J. Philip. 1979. Embryo development in *Cocos nucifera* L. A critical contribution to a general understanding of palm embryogenesis. *Plant systematics and evolution.* 132: 91-106.
- ◆ Hartmann, H. T. y D. E. Kester. 1982. Propagación de plantas. Principios y técnicas. CECSA. México. 810 p.
- ◆ Hernández, O. S. 1997. Estudio de la respuesta morfogénica de diferentes inóculos y rescate de embriones in vitro de *Chamaedorea elegans* Mart. (Palmae). Tesis Profesional. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza. UNAM. México. 77 p.
- ◆ Heywood, U. H. 1985. Las plantas con flores. Reverté. Madrid. España. 398 p.
- ◆ Hodel, D. R. 1990. New species and notes on related taxa in *Chamaedorea* subgenus *Stephanostachys*. *Principes.* 34: 160-176.
- ◆ Hodel, D. R. & N. W. Uhl. 1990. A new species and synopsis of a distinctive and natural subgroup of *Chamaedorea*. *Principes.* 34: 108-119.
- ◆ Hodel, D. R. & J. J. M. Castillo. 1991. Additional new species of *Chamaedorea*. *Principes.* 35: 4-8.

- ◆ IUCN. 1988. Botanic gardens and germoplasm conservation. *Botanic gardens Conservation News*. 1(3):56-59.
- ◆ Johansen, D. A. 1940. Plant microtechnique. McGraw-Hill Book Company. New York. U.S.A. 503 p.
- ◆ Johri, B. M., K. B. Ambegaokar & P.S. Srivastava. 1992. Comparative Embryology of Angiosperm. (Vol. 2). Springer-Verlag. Berlin. Germany. 944-950 pp.
- ◆ Kajale, L. B. & S. G. Ranade. 1953. The embryo sac of *Elaeis guineensis* Jacq. A reinvestigation. *Jour. Ind. Bot. Soc.* 32: 101-107.
- ◆ Kaplan, D. R. 1969. Seed development in *Downingia*. *Phytomorphology*. 19: 253-278.
- ◆ Kulkarni, A. R. & T. S. Mahabalé. 1974. Studies of Palms: Embryology of *Livistona chinensis* R. Br. *Proceedings of the Indian Academy of Science*. 80B: 1-12.
- ◆ Lloyd, F. E. 1910. Development and nutrition of the embryo, seed and carpel in the date, *Phoenix dactylifera*. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 21: 103-164.
- ◆ Long, E. M. 1943. Development anatomy of the Deglet Noor date. *Botanical gazette*. 104: 426-436
- ◆ Lopes, M. A. & B. A. Larkins. 1993. Endosperm origin, development, and function. *The Plant Cell*. 5: 1383-1399.
- ◆ Mahabalé, T. S. & N. V. Biradar. 1968. Studies on palms: Embryology of *Phoenix sylvestris* Roxb. *Proceedings of the Indian Academy of Science*. 67B: 77-96.
- ◆ Mahabalé, T. S. & M. S. Chennaveeraiah. 1957. Studies on *Hyphaene indica* Beec. I. Morphology. *Phytomorphology*. 7: 184-194.
- ◆ Malcahy, D. L., G. Bergamini & E. Ottaviano. 1986. Biotechnology and ecology of pollen. Springer-Verlag. U.S.A.
- ◆ Mauseth, J. D. 1988. Plant Anatomy. The Benjamin Cummings Publishing Company, Inc., U. S. A. 560 p.
- ◆ Meier, H. 1958. On the structure of cell walls and cell wall mannans from ivory nuts and from dates. *Biochem. Biophys. Acta*. 28: 229-240.
- ◆ Miller, E. V. 1958. The accumulation of carbohydrates by seeds and fruits. *Handb. Der Pflanzenphysiol*. 6: 871-880.

- ◆ Moore, H. E. 1973. The major groups of palms and their distribution. *Gentes Herbarium*. 11(2): 27-141.
- ◆ Moore, H. E. Jr. & N. W. Uhl. 1982. Major trends of evolution in palms. *Botanical Review*. 48: 1-69
- ◆ Murray, S. G. 1973. The formation of endocarp in palm fruits. *Principes*. 17: 91-102.
- ◆ Murray, D. R. 1988. Nutrition of the Angiosperm Embryo. Jhon Wiley. Great Britain. Inglaterra. 409 p.
- ◆ Niembro, A. R. 1988. Semillas de árboles y arbustos. Ontogenia y estructura. Limusa. México. 206 p.
- ◆ Oyama, K. 1987. Demografía y dinámica poblacional de *Chamaedorea tepejilote* Liemb. (Palmae) en la selva de los Tuxtlas, Veracruz (México). Tesis. Maestría en Ciencias. UNAM México.
- ◆ Padmanabhan, D. & Regupathy, D. 1981. Studies on *Bentinckia condapanna* I. The fruit and the seed. *Principes*. 25: 172-177.
- ◆ Padmanabhan, D. & D. Regupathy. 1983. Is the endosperm of *Bentickia ruminata*? *Journal Indian Botanical Society* 62: 215-219.
- ◆ Paniagua, R., M. Nistal., P. Sesma., M. Alvarez-Uría y B. Fraile. 1996. Citología e histología vegetal y animal. Biología de las células y tejidos vegetales y animales. Interamericana-McGraw-Hill. España. 807 p.
- ◆ Periasamy, K. 1962. Studies on seeds with ruminata endosperm. II. Development of ruminata in the Vitaceae. *Proceedings of the Indian Academy of Science*. 56 B: 13-26.
- ◆ Quero, H. J. 1987. Notas sobre el género *Chamaedorea* en México. En: Memorias del X Congreso Mexicano de Botánica. Contribución 541. ENEP Iztacala. México.
- ◆ Quero, H. J. 1989. Flora genérica de Arecaceas de México. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias. UNAM México. 166 p.
- ◆ Quero, H. J. 1992. Current status of mexican palms. *Principes* 36 (4): 203-216.
- ◆ Quisumbing, E. 1925. Continuity of protoplasm in endosperm cells of *Dyospiros*. *Botanical Gazette* 80: 439-449.
- ◆ Quisumbing, E. & J. B. Juliano. 1927. Developmental of ovule and embryo sac of *Cocos nucifera*. *Botanical Gazette* 84: 279-293.

- ◆ Rangland, C. H. 1934. The development of the peach fruit, with special reference to split-pit and gumming. *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.* 31: 1-21.
- ◆ Rao, C. V. 1955 a. Embryo development in arecanut. *Nature*. 175: 432-433.
- ◆ Rao, C. V. 1955 b. Endosperm and seed developmental in *Chrysalidocarpus lutescens*. *Current Science* 24: 381-382.
- ◆ Rao, C. V. 1959 a. Contributions to the embryology of Palmae: Part II. Ceroxylineae. *Journal Indian Botanical Society* 37: 47-75.
- ◆ Rao, C. V. 1959 b. Contributions to the embryology of Palmae: Part I. Sabaleae. *Proc. Nat. Inst. Sci. Ind.* 29: 134-164.
- ◆ Rao, P. R. 1975. Seed anatomy of *Artabotrys odoratissimus* with a discussion on chalaza, integumentary bundles and ruminant endosperm. *Phytomorphology*. 25 : 215-229.
- ◆ Reddy, G. N. & A. R. Kulkarni. 1985. Contribution to the anatomy of palm fruits -Cocosoid palms. *Proc. Ind. Acad. Sci. Plant Sci.* 95: 153-165.
- ◆ Robertson, B. L. 1976 a. Embryology of *Jubaeopsis caffra* Becc.: 1. Microsporangium, microsporogenesis and microgametogenesis. *Journal of South African Botany*. 42: 97-108.
- ◆ Robertson, B. L. 1976 b. Embryology of *Jubaeopsis caffra* Becc.: 2. Megasporangium, megasporogenesis and megagametogenesis. *Journal of South African Botany*. 42 (3): 173-184.
- ◆ Robertson, B. L. 1977. Morphology and development of the fruit and seed of *Jubaeopsis caffra* Becc. *Principes*. 21: 23-30.
- ◆ Robbins, W. W., T. E. Weier y C. R. Stocking. 1976. Botánica. Limusa. México. 608 p.
- ◆ Romero, A. J. 1990. Cultivo in vitro de tres especies de palma camedor (*Chamaedorea* spp.). Tesis profesional, ENEP-Zaragoza. UNAM. México.
- ◆ Romero, A. J., A. Barba-Alvarez & S. Luna-Rosales. 1995. Comparison of three methods to assess pollen viability of *Chamaedorea elegans* Mart. (Arecaceae). Inédito.
- ◆ Roth, I. 1964. Microtecnia vegetal. Escuela de Biología. Facultad de ciencias. Caracas Venezuela. 88 p:
- ◆ Saldívia, G. T. y C. Cherbonnier. 1982. De la recolección silvestre al cultivo de la palma camedor. Perspectivas de aprovechamiento. En: Alternativas para el uso del suelo en áreas forestales del trópico húmedo. Publicación especial N. 26. INIF. 49-73 pp.

- ♦ Scagel, R. F. ; R. J. Bandoni; J. R. Maze; G. E. Rouse; W. B. Shofield y J. R. Stein. 1987. El reino vegetal. Omega. Barcelona. España. 778 p.
- ♦ Sekhar, K. N. & D. A. DeMason. 1988. Cuantitative ultrastructure and protein composition of date palm (*Phoenix dactylifera*) seeds: a comparative study of endosperm vs embryo. *American Journal of Botany*. 75(3): 323-329.
- ♦ Selvarathnam, E. M. 1952. Embryo of coconut. *Nature*. 169: 614.
- ♦ Suri, R. K. & P. K. Deshpande. 1981. Development of seed in *Cassia absus* and *C. auriculata*. *Phytomorphology*. 31: 40-47.
- ♦ Tomlinson, P. B. 1979. Systematics and ecology of the Palmae. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10: 85-107.
- ♦ Tomlinson, P. B. 1990. The structural Biology of palms. Clarendon Press Oxford. New York. U.S.A. 477 p.
- ♦ Uhl, N. W. & H. E. Moore. 1971. The palm gynoeceium. *American Journal of Botany* 58: 945-992.
- ♦ Uhl, N. W. 1978. Floral anatomy of the five species of Hyophorbe (Palmae). *Gentes Herbarium* 11(4): 246-267.
- ♦ Vallade, J. 1966 a. Aspect morphologique et cytologique de l'embryon quiescent d' *Elaeis guineensis* Jacq. *Comte Rendu de l'Academic de science*. 262: 856-859.
- ♦ Vallade, J. 1966 b. Lévolution de l'embryon d'*Elaeis guineensis* Jacq. au cours de la germination. *Comte Rendu de l'Academic de Science*. 262: 989-992.
- ♦ Winton, A. L. 1901. The anatomy of the fruit of *Cocos nucifera*. *American Journal of Science*. 12: 265-280