

107

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO



FACULTAD DE CIENCIAS

EMBRIOLOGIA DE PERESKIA LYCHNIDIFLORA
(DE CANDOLLE, 1828) CACTACEAE.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE
B I O L O G A
P R E S E N T A :
K A R I N A J I M E N E Z D U R A N



DIRECTOR DE TESIS: DRA. GUADALUPE JUDITH MARQUEZ GUZMAN



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



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.



ESTADOS UNIDOS MEXICANOS
ACADEMIA DE
MEXICO

M. EN C. ELENA DE OTEYZA DE OTEYZA
Jefa de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito: Embriología de Pereskia
lychnidiflora (De Candolle, 1828) Cactaceae.

realizado por Karina Jiménez Durán

con número de cuenta 9430366-7 , quién cubrió los créditos de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis

Propietario

Dra. Guadalupe Judith Márquez Guzmán

Propietario

Dra. Sonia Vázquez Santana

Propietario

M.en C. Angel Salvador Arias Montes

Suplente

M.en C. Rosenda Margarita Ponce Salazar

Suplente

M.en C. Jose Gonzalo Ricardo Wong

FACULTAD DE CIENCIAS
U. N. A. M.

Consejo Departamental de Biología



Dra. Patricia Ramos Morales

DEPARTAMENTO
DE BIOLOGIA

Esta tesis se realizó dentro del taller titulado "Desarrollo y fisiología de las estructuras reproductoras en la familia Cactaceae" impartido por los profesores:

Dra. Gpe. Judith Márquez Guzmán

Dra. Margarita Collazo Ortega

Dra. Sonia Vásquez Santana

M. C. Silvia Espinosa Matias

M. C. Jose Gonzalo Ricardo Wong

Biol. Cítlali Nuñez Mariel

Biol. Jerónimo Reyes Santiago

AGRADECIMIENTOS

Agradezco y dedicó esta tesis a mis padres María Eugenia y Ernesto, ya que gracias a su confianza, apoyo, cariño, comprensión y ayuda en cada una de las cosas que he emprendido, hoy concluyó este gran paso en mi vida. A mi hermana Claudia y a mi sobrina Pao por su amor y alegría que me brindan.

A mi asesora, maestra y amiga, la Dra. Judith Márquez, por su cariño, comprensión, ayuda y por todas las sabias palabras que tuvo para mi en cada momento por el que pase.

A Mague Collazo por todo su gran cariño, así como al resto de los maestros del taller, Sony, Rick, Silvita y Citlali, por toda su ayuda, en especial a Rick porque no solo es mi maestro, sino un gran amigo que siempre tuvo y tiene el tiempo para despejar o hacer más grandes mis dudas.

A mis sinodales, Sony, Salvador, Margarita y Rick, por sus valiosos comentarios y correcciones en la revisión de la tesis.

A la persona que más amo, César, por toda la alegría, comprensión y cariño que me ha dado.

A mi trío: Kary, Oly y Yose por todo el afecto y ayuda que me han brindado durante todos estos años.

A Paty y Diego, por todo lo que me han soportado y por su cariño incondicional tanto en las buenas como en las malas.

A Edith, Araceli y Flor por estar siempre a mi lado, por su confianza y cariño, así como al resto de mis amigos del laboratorio: Lluvia, Uli, Goyo, Dulce, Ela, Lalo, a los dos Fers, Odeth, Clarita, Guille, Ana Laura, Paty y Bibi, por su compañía, alegría y por todo lo que he aprendido de cada uno de ellos.

A Javier Andrés, Mabel, Alejandra, Enrique, y a todos mis amigos con los que he compartido momentos divertidos y en especial a Elisa por su amistad y cariño.

A la colaboración del Biol. Aldi Oyarzabal en la elaboración del dibujo del óvulo, a la Biol. Anabel Bieler Antolin por la toma de las microfotografías, al Biol. Alfredo Gamboa Romero por todo su tiempo y paciencia en la toma, revelado y ampliado de las fotos, a la M. en C. Silvia Espinosa Matias por la toma de las fotos en el MEB y al apoyo otorgado por PROBETEL.

ÍNDICE

1. RESUMEN.....	1
2. INTRODUCCIÓN.....	2
3. ANTECEDENTES	
3.1. Taxonomía.....	5
3.2. Caracteres embriológicos con valor taxonómico.....	7
3.3. Embriología de cactáceas.....	9
3.4. Embriología de la subfamilia Pereskioideae.....	13
3.5. Embriología del género <i>Pereskia</i>	13
3.6. Descripción de la subfamilia Pereskioideae.....	15
3.7. Descripción del género <i>Pereskia</i>	15
3.8. Descripción de <i>Pereskia lychnidiflora</i>	15
4. OBJETIVOS.....	17
5. MÉTODO	
5.1. Zona de recolecta.....	18
5.2. Trabajo de campo.....	20
5.3. Trabajo de laboratorio.....	20
6. RESULTADOS	
6.1. Descripción de la flor.....	24
6.2. Microsporogénesis y microgametogénesis.....	24
6.3. Micromorfología del grano de polen.....	26
6.4. Morfología del gineceo.....	26
6.5. Megasporogénesis y megagametogénesis.....	26
6.6. Desarrollo del embrión, endospermo y perispermo.....	28
6.7. Desarrollo de la cubierta seminal.....	30
6.8. Micromorfología de la semilla.....	31

7. FOTOGRAFIAS	
7.1. Microsporogénesis y microgametogénesis.....	32
7.2. Micromorfología del grano de polen.....	35
7.3. Morfología del gineceo.....	36
7.4. Megasporogénesis y megagametogénesis.....	38
7.5. Desarrollo del embrión, endospermo y perispermo.....	43
7.6. Desarrollo de la cubierta seminal.....	46
7.7. Micromorfología de la semilla.....	48
8. DISCUSIÓN	51
9. CONCLUSIONES.....	57
10. LITERATURA CONSULTADA.....	58
11. ANEXO 1.....	61

RESUMEN

Pereskia lychnidiflora (Pereskioideae, Cactaceae) pertenece a los miembros primitivos de la familia Cactaceae según consideraciones de algunos autores (Boke, 1963, 1966, 1980; Ross, 1982; Gibson y Nobel, 1986; Leuenberger, 1986; Barthlott y Hunt, 1993; Arias, 1997; Anderson, 2001). Algunos caracteres por lo que se considera primitiva son: la forma de crecimiento arbórea, la presencia de hojas deciduas con poca succulencia, el ovario súpero, y la fotosíntesis C_3 .

Dada la importancia filogenética de esta especie y los pocos trabajos embriológicos existentes para este género, se decidió abordar la embriología de *Pereskia lychnidiflora* (De Candolle, 1828; en Leuenberger, 1986).

Los resultados obtenidos muestran que el desarrollo de la pared de la antera es de tipo monocotiledóneo, se presentan tétradas de microsporas tetraédricas, los grano de polen se liberan siendo tricelulares, son tri, tetra y pentacopados, tectados con perforaciones y espinulas, la pared de la antera madura consta de una capa de células epidérmicas y una capa de células del endotecio que han sufrido engrosamientos, la dehiscencia es longitudinal.

El óvulo es crasinucelado, endóstomo, bitégmico, campilótropo, funiculado, con obturador y una protuberancia funicular, con placentación axilar. El arquesporio es unicelular, la división meiótica de la célula madre de la megaspora da lugar a una tríada donde, la megaspora calazal se desarrolla en un saco embrionario de tipo Polygonum, las antípodas son efímeras y los núcleos polares se fusionan antes de la fecundación. El origen de los tegumentos es dérmico, el óvulo en anthesis posee tegumentos bi o triestratificados, donde la epidermis externa del tegumento externo y la epidermis interna del tegumento interno se llenan de taninos. La base del ovario posee cavidades que pueden ser estomas o poros, los estilos son cortos y poseen lóbulos estigmáticos.

Existe multiplicación de estratos pos-anthesis durante el desarrollo de la cubierta seminal. La semilla madura posee una exotesta uniestratificada llena de taninos, una mesotesta con 1-2 estratos, una endotesta también con 1-2 estratos y restos del endotegmen con taninos. El mesotegmen y endotegmen desaparecen cuando se presenta un embrión en etapa de torpedo. Se observó poliembriónia durante el desarrollo de la semilla, pero en semilla madura se presenta un solo embrión.

La presencia de una testa multiplicativa puede ser un carácter de importancia taxonómica, ya que como algunos autores mencionan, es un carácter considerado primitivo

INTRODUCCIÓN

La familia Cactaceae se distingue por ser un grupo monofilético caracterizado por la presencia de areolas; estas son estructuras meristemáticas encontradas en los troncos de los árboles, costillas, tubérculos y tallos aplanados, las cuales pueden dar origen a tricomas, cerdas, espinas, flores, frutos, raíces y hasta a una nueva planta (Arreola, 1997; Bravo-Hollis, 1997).

Esta familia comprende aproximadamente entre 1000 y 2000 especies. Dependiendo del autor y sus criterios de clasificación, se reconocen de 30 a 200 géneros (Bravo-Hollis, 1997). Las cactáceas son endémicas del continente Americano, en donde se distribuyen desde Peace River, en el norte de Canadá, hasta la Patagonia, en Argentina. También se encuentran en las islas Galápagos y las Antillas. Crecen desde el nivel del mar en las dunas costeras hasta los 5100 m de altitud en Perú (Bravo-Hollis y Scheinvar, 1995). En algunas partes de África, Madagascar, Sri Lanka y en zonas cálidas del viejo continente, existen algunas especies de *Rhipsalis* y *Opuntia* (Barthlott y Hunt, 1993).

Las cactáceas se encuentran asociadas a las zonas áridas, semiáridas, subtropicales y tropicales húmedas, pero, en donde alcanzan su mayor desarrollo es en los matorrales xerófitos y en los bosques tropicales caducifolios (Bravo-Hollis y Scheinvar, 1995).

La familia Cactaceae ha sido dividida en tres subfamilias: Pereskioideae, Opuntioideae y Cactoideae (Barthlott y Hunt, 1993).

La Subfamilia Pereskioideae incluye especies arbóreas o arbustivas, leñosas, poco suculentas y con hojas largas con limbo laminar y deciduas; sus miembros presentan espinas pero no glóquidas. Se reconocen dos géneros: *Pereskia* y *Maihuenia* (Barthlott y Hunt, 1993). *Pereskia lychnidiflora* crece de forma silvestre en el sur de México (Oaxaca y Guerrero) (Leuenberger, 1980), aunque también es posible encontrar de forma cultivada a *P. aculeata* y *P. zinniaeflora*, en Cuernavaca (Morelos) la primera y en Tampico (Tamaulipas), Veracruz (Veracruz) y Cuernavaca (Morelos) la segunda (Bravo-Hollis, 1978). El género *Maihuenia* se distribuye en Argentina y Chile. En esta subfamilia se encuentran los caracteres más primitivos de la familia Cactaceae (Barthlott y Hunt, 1993; Guzmán, 1997).

La Subfamilia Opuntioideae tiene tallos suculentos, usualmente segmentados de forma cilíndrica o aplanada (cladodios). La característica más conspicua de la subfamilia es la presencia de glóquidas. Se distribuye en toda América y el género más representativo es *Opuntia* con cerca de 200 especies (Barthlott y Hunt, 1993; Guzmán, 1997).

La Subfamilia Cactoideae se divide en nueve tribus: Hylocereeae, Pachycereeae, Browningieae, Cereeae, Notocacteae, Trichocereae, Echinocereae, Cactaceae, y Rhipsalideae (Guzmán, 1997).

El género *Pereskia*, es considerado por algunos autores el grupo más basal dentro de las cactáceas, donde es posible encontrar las características más plesiomórficas de la familia (Boke, 1963, 1966, 1980; Ross, 1982; Gibson y Nobel, 1986; Leuenberger, 1986; Barthlott y Hunt, 1993; Arias, 1997; Anderson, 2001). El hábito arbóreo o arbustivo, presencia de hojas deciduas con poca succulencia, ovario súpero a semisúpero, y fotosíntesis C_3 , son algunas de las características por lo que es considerado un grupo primitivo.

En 1986, Leuenberger escribió una monografía del género *Pereskia* (Cactaceae), en ella trata aspectos de morfología vegetativa y reproductiva, anatomía, morfología del polen, fitoquímica, evolución, distribución y un tratamiento taxonómico completo, incluyendo las siguientes especies: *P. aculeata*, *P. humboldtii* var *humboldtii*, *P. humboldtii* var *rahuui*, *P. díaz-romeroana*, *P. weberiana*, *P. lychnidiflora*, *P. aureiflora*, *P. guamacho*, *P. zinniflora*, *P. portulacifolia*, *P. quisqueyana*, *P. bleo*, *P. nemosa*, *P. sacharosa*, *P. grandifolia* var *grandifolia*, *P. grandifolia* var *violacea*, *P. bahiensis* y *P. stanantha*.

En esta monografía (Leuenberger, 1986), el capítulo sobre embriología se encuentra poco desarrollado, mencionando en él los hallazgos reportados por Boke (1963, 1964, 1966, 1968), Buxbaum (1940, 1944, 1948, 1953, 1957, 1966), Engleman (1960), Neumann (1935), Tiagi (1955) y Vaupel (1925).

Sin embargo, trabajos embriológicos sobre la subfamilia Pereskioideae en el sentido propuesto por Davis (1966), solo existe uno, y es el de Tiagi (1967) titulado "Contribution to the embryology of the genus *Pereskia*".

En el entendimiento que las características embriológicas de esta subfamilia están poco estudiadas, son incompletas y habiendo muy pocas investigaciones al respecto, se decidió abordar el estudio embriológico completo de la especie *Pereskia lychnidiflora*. Debido a que esta especie pertenece a la subfamilia que esta constituida por los

miembros más primitivos o basales de la familia Cactaceae, los resultados de este estudio servirán como punto de referencia para estudios embriológicos comparados con otros miembros de la familia.

ANTECEDENTES

TAXONOMÍA

La clasificación de las cactáceas ha sido una tarea difícil debido a la ausencia de registro fósil (Gibson y Nobel, 1986; Bravo-Hollis y Scheinvar, 1995), y su evolución tiene que ser investigada mediante datos suministrados por la geobotánica, anatomía comparada, morfología, embriología, fisiología, bioquímica, genética, biología molecular, ecología, geografía, entre otras (Bravo-Hollis y Scheinvar, 1995).

La clasificación de las cactáceas ha estado sujeta a diversos conceptos científicos y filosóficos desarrollados a través del tiempo. Una de las primeras clasificaciones de los miembros que integran la familia Cactaceae fue la de Tournefort, quien en 1700 en su libro *Institutions rei herbariae*, ordenó las especies conocidas en esa época en dos géneros: *Opuntia* y *Melocactus* (Bravo-Hollis, 1978).

En 1753 Linnaeus en su trabajo *Species Plantarum* nombró 22 especies perteneciendo todas a un solo género, *Cactus*. En este género de carácter colectivo incluyó especies arbóreas, epifitas, cactus columnares, geófitas, platiopuntias y cactus con hojas (Gibson y Nobel, 1986).

Posteriormente Miller, famoso horticultor británico, reconoce tres géneros, *Pereskia*, *Cereus* y *Opuntia*, en los cuales incluye las especies descritas por Linnaeus (Gibson y Nobel, 1986).

En 1828 la obra *Revue de la Famille des Cactées* escrita por De Candolle, divide a la familia Cactaceae en dos tribus, tomando como base la placentación de las semillas: Opuntiacées y Rhipsalidées. Estas dos tribus estaban formadas por 7 géneros y 174 especies (Guzmán, 1997).

En 1837, Pfeiffer, en *Enumeratio Diagnostica Cactearum*, describió 10 géneros que ordenó en dos divisiones, tomando como base de su clasificación el carácter tubular o rotado de la corola. En la primera división consideró a *Mammillaria*, *Melocactus*, *Echinocactus*, *Cereus* y *Ephiphyllum* y, en la segunda a *Rhipsalis*, *Lepismium*, *Hariota*, *Opuntia* y *Pereskia* (Bravo-Hollis, 1978).

Salm-Dyck en 1850 basándose en el carácter tubular o rotatorio de los segmentos del perianto ordena a las cactáceas en 20 géneros y 7 tribus (Guzmán, 1997).

La primera clasificación detallada de las cactáceas fue publicada en 1898 por Schumann en *Gesamtbeschreibung der Kakteen*. Schumann reconoció 21 géneros que agrupa en tres subfamilias: Pereskioidae, Opuntioideae y Cereoideae. Los géneros de la subfamilia Cereoideae fueron divididos en 3 tribus: Echinocactaceae, el cual incluye los cactus columnares, Mamillariaceae y Rhipsalideae (Gibson y Nobel, 1986; Guzmán, 1997).

Después del estudio de Schumann, los botánicos norteamericanos Britton y Rose hicieron una gran revisión de la subfamilia Cereoideae, a la cual nombraron tribu Cactaceae. Reconocieron 1235 especies, 124 géneros, 8 subtribus para la tribu Cactaceae: Cereae, Hylocereanae, Echinocereanae, Echinocactanae, Cactanae, Coryphanthanae, Epiphyllanae y Rhipsalidanae (Gibson y Nobel, 1986; Guzmán, 1997).

Mientras Britton y Rose fueron señalados como liberales por tener un concepto amplio de especie, Berger fue considerado un conservador, ya que en 1926 reconoce en su obra *Die Entwicklungslinien der Kakteen* sólo 41 géneros y a la subtribu Cereoideae la ordena en dos tribus: Rhipsalidae y Cereae y a esta última la subdividió en 4 subtribus (Guzmán, 1997).

Mas tarde el alemán Backerberg en 1966 publica 80 nuevos nombres genéricos e incluye la distribución geográfica en su clasificación. Reconoce 220 géneros y 3100 especies (Gibson y Nobel, 1986; Guzmán, 1997).

Buxbaum propuso entre 1958-1974 una clasificación filogenética basándose en el análisis de la flor y semilla. Reconoce 143 géneros y a la subfamilia Cereoideae la agrupa en ocho tribus y en 1974 las ordena en nueve: Leptocereae, Hylocereae, Pachycereae, Browningiae, Cereae, Trichocereae, Notocactaceae, Echinocereae y Cactoideae (Guzmán, 1997).

En 1993, Barthlott y Hunt publican *The Families and Genera of Vascular Plants*, en donde estos autores consideran nueve tribus en la subfamilia Cactoideae: Cereae, Hylocereae, Pachycereae, Browningiae, Trichocereae, Cactaceae, Notocactaceae, Rhipsalideae y Echinocereae.

Al igual que toda la familia, el género *Pereskia*, ha experimentado modificaciones en su ubicación taxonómica. El primer espécimen determinado como *Pereskia* fue recolectado por Plumier (1703 en Leuenberger, 1986). Linnaeus (1753 en Leuenberger, 1986) en *Species plantarum* enlistó dos especies como *Cactus pereskia* y *Cactus portulacifolius*. Miller (1754 en Leuenberger, 1986), reinstala a *Pereskia* como un género. Berger (1926, 1929 en Boker, 1966) enfatiza la diferencia en la posición del ovario y óvulos y propone los subgéneros *Rhodocactus* y *Eupereskia*. Knuth eleva el subgénero

Rhodocactus al rango de género (Boke, 1966). Backeberg (1956 en Boke, 1966) acepta a *Rhodocactus* como un género y divide las especies restantes en dos subgéneros, *Pereskia* y *Neopereskia*. Otros autores como Bravo-Hollis, Buxbaum y Hunt cuestionan el rango de género de *Rhodocactus* y dejan a todas las especies dentro del género *Pereskia* (Boke, 1966; Leuenberger, 1986).

CARACTERES EMBRIOLÓGICOS CON VALOR TAXONÓMICO

Los análisis filogenéticos están basados en evidencias taxonómicas. Las evidencias taxonómicas en botánica pueden ser reunidas de cualquier parte de la planta, durante cualquier estadio de su desarrollo (Walter *et al.*, 1999).

El uso de caracteres embriológicos en la taxonomía de las plantas no ha sido lo suficientemente investigado y su gran potencial no ha sido explotado, en parte, debido al gran número de caracteres embriológicos que pueden documentarse y de los cuales sólo algunos son descritos y también por el tiempo relativamente largo en el que se obtienen los datos (Tobe, 1989; Stuessy, 1990).

Ocasionalmente, una única característica es particularmente distintiva y aunque no siempre es así, el conjunto de varias pueden resultar con valor diagnóstico (Palser, 1975).

Existen algunas características embriológicas potencialmente importantes en cuanto a la estructura y procesos de desarrollo que tienen que ver con la antera, gametofito masculino, óvulo, arquesporio, megasporogénesis, gametofito femenino, fecundación, endospermo, embriogénesis, cubierta seminal y de características especiales sobre apomixis y poliembriónia. Palser (1975), Tobe (1989), Stuessy (1990) y Johri *et al.* (1992) mencionan algunas características embriológicas relevantes:

- Antera y gametofito masculino

La antera contiene muchas características taxonómicas de valor, como son: número de microsporangios, número de hileras verticales en cada esporangio, tipo de desarrollo de la pared de la antera, número de capas celulares y nivel de diferenciación en el endotecio, así como el número de estratos que lo forman; persistencia de la epidemis y capa media, tapete glandular o ameboide, poliploidia en las células del tapete, modo de delimitación de las microsporas, formas de las tétradas y grado de agregación de microsporas, número de células en el grano de polen cuando se lleva a cabo la liberación,

número de esporangios en la antera madura, morfología externa y características de la exina en el grano de polen.

- Óvulo

Entre las características de valor taxonómico en el óvulo encontramos: grado de curvatura del óvulo, número de tegumentos, grosor de los tegumentos, origen histológico del tegumento externo, formación del micrópilo, tipo de la nucela, su persistencia y formación de estructuras, presencia o ausencia de endotelio, presencia de estructuras asociadas al óvulo, la extensión del haz vascular.

Durante la megasporogénesis y megagametogénesis también existen importantes características como son: número de células arqueosporiales y su posición en la nucela, presencia del tejido parietal y su extensión, origen y número de células esporógenas, cambios en el megasporocito antes de la meiosis, localización y orientación del huso durante la meiosis I, sincronía de la meiosis II, el número de núcleos en la megaspora; tipo de tétradas, posición de la megaspora funcional; y la persistencia de las megasporas no funcionales. Así como también el tipo de desarrollo del saco embrionario, forma del megagametofito maduro, diferenciación del aparato del huevo y antípodas, estructuras de las antípodas, sinérgidas, y ovocélula; forma y comportamiento de las sinérgidas y antípodas; posición de los núcleos polares y el tiempo de fusión de estos, tipo de tejido de reserva, presencia de estructuras haustoriales y formación de la capucha nucelar, hipostase, epístase y obturador.

- Fecundación

Es importante notar la localización de la entrada del tubo polínico y el intervalo de tiempo entre la polinización y la fecundación, presencia haustorial del endospermo, presencia de suspensor haustorial y presencia y persistencia del perispermo.

- Semilla

Las diferencias en el endospermo son también de interés taxonómico. Entre algunas consideraciones encontramos el tipo de patrón de desarrollo, el tipo y cantidad de alimento de reserva y la persistencia en la semilla madura. En cuanto a la embriogénesis es importante delimitar el tipo de patrón de desarrollo.

En la semilla es extremadamente útil resaltar la importancia de la estructura de la cubierta seminal, como tipo de exotesta, mesotesta, endotesta, exotegmen, mesotegmen y endotegmen.

Desde el punto de vista embriológico, un gran número de especies son conocidas con respecto a uno o algunos caracteres, pero con respecto al total de caracteres embriológicos son muy pocas las especies conocidas, comparadas con las más de 250,000 angiospermas presentes.

Existen solo evidencias indirectas del número de géneros y especies que han sido descritas y sobre las cuales están basadas las generalizaciones. Así, en una familia la descripción embriológica puede estar basada en un único género o especie, mientras que en otras familias el número de especies descritas es mucho mayor, lo que significa que todas las generalizaciones basadas en el presente conocimiento, están sujetas a un rechazo, modificación, o a un reforzamiento conforme el conocimiento se incrementa.

EMBRIOLOGÍA DE CACTÁCEAS

En el caso de las cactáceas existen relativamente pocos estudios acerca de su embriología.

Existen algunos autores como: Ganong (1898), Archibald (1939), Buxbaum (1953), Maheshwari y Chopra (1955), Engleman (1960), Boke (1963), Tiagi (1967 y 1970), Comer (1976), Bregman y Bouman (1983), Johri *et al.* (1992) y Nuñez *et al.* (2001). quienes han aportado algunos datos embriológicos para la familia (Anexo 1).

- Androceo

Con respecto al androceo se sabe que el arquesporio consiste generalmente de una línea de células en cada lóbulo de la antera tetrasporangiada. El desarrollo del androceo es centrífugo (Johri *et al.*, 1992). La pared de la antera consta de una epidermis persistente, endotecio fibroso, una capa media efímera y un tapete glandular con células multinucleadas (de 2 a 4 núcleos) (Tiagi, 1970). En el caso de *Opuntia dillenii* la epidermis es lignificada y papilosa (Johri *et al.*, 1992). En el tapete la fusión nuclear es común (Johri *et al.*, 1992). En *Pachycereus militaris* se registra el desarrollo de la pared de la antera del tipo monocotiledóneo (Nuñez *et al.*, 2001).

Como resultado de la meiosis de la célula madre de la microspora se originan tétradas tetraédricas y decusadas. El grano de polen maduro posee tres células, los gametos masculinos tienen una prominente cola, lo que sugiere una clase de motilidad (Tiagi, 1970). Se distinguen ocho tipos de granos de polen en términos del número de aperturas, encontrándose: 3-zonoporados; 6,9,12, y 15-pantocolpado; 9-pantoporado; y 12 a 15 pantoporado poliedral (Tsukada, 1964; en Tiagi, 1970); aunque Johri *et al.* (1992) menciona que también los hay tricolpados. La exina es tectada a semitectada, la nexina posiblemente con endexina; sexina diferenciada en columela y tectum. El tectum es perforado (punteado, anulopunteado y foveolado), a reticulado en muchas Opuntioideae; espinuloso y raramente verrugoso o plano (Barthlott y Hunt, 1993). Los patrones de la ectexina son puntibaculados compactados o aislados, espinulados o reticulados (Tiagi, 1970). En *Pachycereus militaris* se observaron drusas en el tejido conectivo (Nuñez *et al.*, 2001).

- Nectarios

El néctar es secretado por un disco como en *Pereskia* y *Rhipsalis*, o a lo largo de la porción basal del hipantio; en otros casos se forma una cámara nectarial, o bien como en algunas especies de *Opuntia* en la base del estilo existe un crecimiento que da lugar a una estructura en forma de copa (Barthlott y Hunt, 1993).

- Gineceo

Exhiben una variedad de tipos de óvulos: anátropos cuando joven, pero llegan a ser campilótropos en la madurez como en *Pereskia* y *Zygocactus*; circinótropos en *Peresklopsis*, *Opuntia*, *Nopalea* e *Hylocereus*; y hemicircinótropos en *Mammillaria* y *Rhipsalis* (Tiagi, 1970).

El óvulo es bitégmico y crasinucelado, con micrópilo endóstomo. Las células de la epidermis nucelar experimenta repetidas divisiones periclinales y anticlinales para formar una capucha nucelar. Durante el desarrollo en *Opuntia* y *Zygocactus*, unas pocas células terminales de la epidermis de la nucela se colocan por debajo del micrópilo llegando a ser muy alargadas. La nucela es curva, la región calazal llega a ser delgada y un espacio de aire aparece entre los dos tegumentos. El funículo presenta papilas sobre la parte ventral (Tiagi, 1970). Existen funículos ramificados donde dos o más óvulos nacen (Maheshwari y Chopra, 1955).

En *Pereskia aculeata* el tejido de transmisión del estilo llena el lóculo del ovario formando un tipo de obturador, que permanece unido a la parte interna de la pared del ovario. Sin embargo en otras especies de *Pereskia* el obturador está en forma de lámina radial dividiendo a la placenta en muchos lóculos (Tiagi, 1970).

Existe usualmente más de una célula arquesporrial, pero solo una célula madre de la megaspóra se desarrolla en un gametofito femenino. La división meiótica puede dar lugar a tétradas lineares o en forma de T (Tiagi, 1970) y algunas veces ocurren tríadas (Johri *et al.*, 1992). Después de la formación de la tétrada o tríada, únicamente la célula calazal dará origen al saco embrionario (Johri *et al.*, 1992). El desarrollo del saco embrionario es del tipo Polygonum. Se presentan granos de almidón en el interior del saco embrionario. Las células antípodas son generalmente efímeras y pueden llegar a ser binucleadas. Se presenta el aparato filiforme (Tiagi, 1970).

- Fecundación

El tubo polínico se ha visto persistir tanto en el micrópilo como en la nucela. Un núcleo masculino se pone en contacto con la ovocélula y el otro con los núcleos polares que ya se han fusionado (Tiagi, 1970).

- Semillas

El tipo de desarrollo del endospermo es nuclear. En *Astrophytum*, *Toumeyia* y *Thelocactus* la formación de las paredes del endospermo se inicia alrededor del embrión y el endospermo persiste en la semilla madura como una capa delgada sobre el final de la radícula. En *Opuntia dillenii* y *Mammillaria tenuis* el endospermo permanece de forma libre nuclear hasta la madurez (Tiagi, 1970).

En *Rhipsalis* (Mauritzon, 1934; en Tiagi, 1970), *Astrophytum*, *Thelocactus* y *Toumeyia* (Engleman, 1960) las primeras divisiones del cigoto son transversales dando lugar a un proembrión lineal filamentoso. En *Cereus jamacaru* hay una división oblicua del cigoto dando lugar a un suspensor masivo y a la formación adicional de embriones debido a la proliferación de las células del suspensor (Kapil y Prakash; en Johri *et al.*, 1992). Se sugiere que puede haber dos grupos de cactus: uno reproduciéndose por cigotos y el otro por embriones adventicios (Engleman, 1950; en Tiagi, 1970).

La poliembriónía nuclear es conocida en algunas especies de *Mammillaria*, *Pereskia* (Tiagi, 1956, 1957, 1958, 1967; en Tiagi, 1970), y *Opuntia* (Maheshwari y Chopra 1955). Maheshwari (1955) considera ausente el suspensor en embriones

nucleares y la posición lateral de estos como características distintivas de embriones adventicios; sin embargo Tiagi reportó la presencia de suspensor en embriones adventicios de *Mammillaria tenuis* (Tiagi, 1956; en Tiagi, 1970).

En géneros primitivos como *Pereskia*, *Pereskioipsis*, *Opuntia* y *Nopalea* el embrión maduro posee cotiledones bien desarrollados (Tiagi, 1970). Maheshwari y Chopra (1955) registró embriones con policotiledones en *Opuntia*; esto es quizá debido a la fusión de dos o más embriones adventicios. En géneros más avanzados como *Mammillaria* y *Cereus*, el embrión maduro comprende solo una masa indiferenciada de células (Tiagi, 1970). Las semillas varían: de tamaño desde 0.5 mm a 10 mm, de color, forma, estructura epidermal y posición del funículo y micrópilo. El micrópilo y el hilo están algunas veces separados por una zona de células esclerotizadas de la testa (Johri *et al.*, 1992).

La zona hilo-micrópilo, junto con la rafe y la calaza forman solo una pequeña área en la estructura de la semilla. El embrión es oblongo o globular, derecho o curvo (Johri *et al.*, 1992), el embrión tiene un buen desarrollo del hipocótilo y reducido los cotiledones en Cactoideae y en Pereskioideae y Opuntioideae los cotiledones son más largos que el hipocótilo (Bregman y Bouman, 1983).

En subfamilias primitivas el perispermo esta bien desarrollado y localizado entre los cotiledones y el hipocótilo, pero en géneros más avanzados el perispermo ha desaparecido y la función de almacenaje ha sido tomado por el hipocótilo (Johri *et al.*, 1992). Una copa hilar se forma debido a una contracción de las células funiculares. Por otro lado el arilo o estrofiolo está formado por el crecimiento del tejido funicular, estas células forman un collar alrededor de la zona hilo-micrópilo o bien se desarrolla en forma de una masa amorfa. El opérculo, es definido por Bregman y Bouman (1983) como la forma más elaborada de germinación por medio de un labio de la semilla, el cual permite que ésta abra como una caja, ya que la parte micropilar de la semilla es empujada por la radícula en emergencia, esta estructura esta restringido a la subfamilia Pereskioideae y Cactoideae, y está ausente en la subfamilia Opuntioideae (Johri *et al.*, 1992).

La cubierta seminal está formada por ambos tegumentos, las células del tegumento externo son alargadas, gruesas y con vacuolas que contienen taninos. Las células epidérmicas de la envoltura funicular desarrollan papilas, mientras que las células de la capa interna llegan a ser muy engrosadas (Tiagi, 1970).

EMBRIOLOGÍA DE LA SUBFAMILIA PERESKIOIDEAE

Los estambres están insertados en la base del perianto, las anteras son bilobuladas y tetrasporangiadas. La pared de la antera comprende la epidermis, endotecio engrosado, una capa media, y tapete que puede ser binucleado, la dehiscencia es longitudinal. Las tétradas son tetraédricas y decusadas. El polen posee exina tectada con perforaciones y espinulas, es tricolpado a 15 pantoporado, al momento de la liberación el polen es tricelular. Gineceo con ovario súpero-semiinfero con óvulos campilótrpos, la división meiótica de la célula madre de las megasporas da lugar a una tétrada de megasporas o tríadas, siendo la calazal la funcional, se ha reportado capucha nucelar y papilas en el funículo, además presenta protuberancia funicular y espacio de aire entre los tegumentos cerca de la calaza. El desarrollo del saco embrionario es del tipo Polygonum. Las semillas son más o menos circulares, de 1.7-7.5 mm, brillantes, sin arrugas, las células de la testa son uniformes, ligeramente alargadas, pequeña región hilo-micropilar sin apéndices, con óperculo, un perispermo con almidón, embrión con cotiledones bien desarrollados, existe poliembriónia (Archibald, 1939; Maheshwari y Chopra, 1955; Boke, 1963; Tiagi, 1970; Bregman y Bouman, 1983; Leuenberger, 1986; Johri *et al.*, 1992; y Barthlott y Hunt, 1993).

EMBRIOLOGÍA DEL GÉNERO *Pereskia*

Para el caso especial del género *Pereskia* la información acerca de la reproducción es mucho más escasa en relación con otros géneros de la familia Cactaceae. Se conocen solo los trabajos realizados en *P. pititache* (Boke, 1963) en sinonimia con *P. lychnidiflor*; *P. aculeata* (Boke, 1966), *P. aculeata*, *P. grandiflora* y *P. bleo* (Tiagi, 1967) y *P. diaz-romeroana* (Boke, 1968), los cuales se centraron exclusivamente en el estudio y descripción de la anatomía, morfología floral y de forma somera se aborda la embriología.

También existe una monografía del género realizada por Leuenberger (1986), donde se integran los trabajos de Boke (1954, 1963, 1964, 1966, 1968, 1980) más otros realizados por el mismo Leuenberger (1976, 1979, 1980) pero la información embriológica que aportan es muy pobre. Dichos trabajos describieron para el androceo: un desarrollo

centrífugo, anteras generalmente bilobuladas, tetrasporangiadas y con dehiscencia longitudinal. Tiagi (1967) reportó de dos a tres células arquesporales en cada uno de los cuatro esporángios, pared de la antera compuesta por la epidermis, endotecio engrosado, una capa media y tapete binucleado, tétradas tetraédricas y decusadas, grano de polen maduro tricelular.

El desarrollo del óvulo sólo ha sido estudiado en detalle en *P. nemosa*, en donde se encontró un óvulo bitégmico, crasinucelado y más o menos campilótrofo. Se observó un ovario súpero y lóculos carpelares individuales en *P. lychnidiflora*; y flores estaminadas en las especies de *P. portulacifolia*, *P. quisqueyana* y *P. zinniflora*. También se reporta una prominencia funicular en los óvulos, aunque se menciona que el funículo puede variar en el largo, puede presentarse en fascículos o solitarios, pero nunca ramificado como en ciertas Cactoideae. Se observó que el óvulo está parcialmente cubierto por papilas que apuntan hacia el micrópilo. El techo del ovario presenta puentes septados, con una placentación basal-axilar, basal o parietal. En *P. aculeata*, *P. grandiflora* y *P. bleo* se reporta un espacio de aire entre los tegumentos, un micrópilo endóstomo, arquesporio constituido por una o dos células, tétradas de megasporas lineales o en forma de T y en algunos casos triadas, megaspora calazal funcional, desarrollo del saco embrionario tipo Polygonum. En *Pereskia aculeata* el tejido de transmisión del estilo llena el lóculo del ovario formando un tipo de obturador, el cual, permanece unido a la parte interna de la pared del ovario; sin embargo en otras especies de *Pereskia*, el obturador está en forma de lámina radial dividiendo a la placenta en muchos lóculos (Leuenberger, 1986).

El embrión es curvo con perispermo conspicuo, el cual presenta almidón y ocupa el espacio izquierdo de la parte ventral de la semilla. Tanto el embrión como el perispermo están estrechamente encerrados por una capa delgada de células muertas, clasificadas por Buxbaum como una testa interna, mientras Barthlott la describe como una capa de células muertas que puede estar compuesta por elementos del tegumento interno degenerado, de la nucela o posiblemente del endospermo. Para *P. aculeata*, *P. grandiflora* y *P. bleo* el endospermo es nuclear (Leuenberger, 1986).

En el caso de la semilla la cubierta seminal presenta débiles costillas a lo largo de la periferia con filas de células de la testa rectangulares. El micrópilo es discernible en la base, adjunto al hilo (Leuenberger, 1986).

DESCRIPCIÓN DE LA SUBFAMILIA *Pereskioideae*

Incluye especies arbóreas o arbustivas, leñosas, poco suculentas y con hojas largas con limbo laminar y deciduas; presenta espinas pero no glóquidas. Flores solitarias o en inflorescencias, diurnas; el pericarpelo presenta brácteas foliares, carecen de tubo receptacular. Aréolas con lana, algunas veces con pelos. Tépalos libres, numerosos estambres insertados en la base del perianto. Ovario súpero o semi-infero. El fruto es una baya, generalmente con pulpa. Semilla más o menos circular de 1.7-7.5 mm, de color negra-café, brillante, lisa, región hilo-micrópilo pequeña. Se reconocen dos géneros: *Pereskia* y *Maihuenia* (Barthlott y Hunt, 1993). Se distribuyen del sur de México a Chile y Argentina. En esta subfamilia se agrupan los caracteres más primitivos de la familia (Barthlott y Hunt, 1993; Guzmán, 1997).

DESCRIPCIÓN DEL GENERO *Pereskia*. Plumier (1703)

Es un género que consta de 16 especies de árboles deciduos, arbustos, y enredaderas neotropicales. Se distribuyen del sur de México a Chile y Argentina. Presentan un crecimiento secundario, hojas y aréolas con espinas. Algunas especies tienen raíces tuberosas. Inflorescencias paniculadas y racemosas o flores terminales o axilares. La flor muestra una copa floral, tiene numerosos segmentos del perianto, estambres con un arreglo en espiral, y un gineceo con pocos carpelos conados y adnados a la copa receptacular. Presentan un ovario de súpero a semisúpero. Su número cromosómico es de $2n=22$ (Leuenberger, 1986).

DESCRIPCIÓN DE *Pereskia lychnidiflora*

Es un árbol de hasta 10 m de altura o raramente más de 15 m. Tronco bien definido, de más de 30 cm de diámetro, con aréolas próximas y provistas de numerosas espinas largas y negras. Ramas subhorizontales, de color grisáceo o moreno rojizo, subramificadas varias veces. Hojas cortamente pecioladas, ovadas hasta obovadas, a veces casi orbiculares, abruptamente acuminadas, de dimensiones variables,

comúnmente de 4 a 7 cm de longitud y 5 cm de anchura, algo carnosas, con nervadura palmeada y una vena central media más marcada, frecuentemente caducas y de color verde-olivo a rojizo pardo. Aréolas circulares, las jóvenes lanosas y con algunos pelos, las de las ramas con hojas y espinas. Espinas delgadas rectas y rígidas, de tarnaño variable, la inferior de la aréola es la más larga, de unos 7 cm, de color grisáceo con la punta rojiza, cuando jóvenes algo verdosas y un poco planas, espinas del tronco de diferentes tamaños, las más largas de unos 10 cm. Flores diurnas, de 6 cm de diámetro, solitarias, cerca de las terminaciones de las ramas jóvenes, en pedúnculos como de 3 cm de largo; pericarpelo de 1.5 a 2 cm de diámetro, provisto de brácteas de la parte media del pericarpelo, numerosos sepaloides imbricados. Gineceo con 10 a 18 carpelos conados, con su porción más baja adnada al eje floral. Cada carpelo lleva de 10 a 15 óvulos con funículos algo papilosos, súpero, con placentación basal-axilar; estilos de 5mm que se prolonga en 10-18 lóbulos estigmas largos, provistos de papilas en toda la cara interna hasta la entrada a los respectivos carpelos, el estilo y los estigmas miden en conjunto 1 cm de longitud. Estambres numerosos que van de 250 o más, estambres más largos que el estilo, anteras de 1.6 x 0.5-0.6 mm de largo de color amarillo pálido; polen 6 a 9-12 colgado, tectum con perforaciones variables y espinulas de medias a largas. Fruto aromático, globoso hasta turbinado, de 3 a 4 cm de diámetro, amarillo-verdoso hasta anaranjado-rojizo, liso con cicatrices más o menos perceptibles de las brácteas caducas; al desarrollarse, la región central del receptáculo se eleva formando una columnela que al crecer eleva juntamente la parte inferior de los carpelos; tanto la pared del fruto como la columnela poseen numerosas células mucilaginosas, los tejidos del fruto contienen numerosas esclereidas aciculares. Semillas numerosas de 100 a 150, lisas, negras y brillantes, de unos 3.5 mm de longitud y 2-2.5 mm de ancho, obovadas, embrión curvo rodeado con abundante perispermo, cotiledones foliáceos. Plántula de tres semanas con un hipocótilo de 20-26 mm de largo y 12 mm de ancho, de color olivo a rojizo, cotiledones elípticos. Número cromosómico de 22. Florece de junio a octubre y los frutos maduros se encuentran de septiembre a enero. Hojas deciduas o parcialmente deciduas de enero a abril (Boke, 1963; Bravo-Hollis, 1978 y Leuenberger, 1986).

Se encuentra desde el Sur de México hasta Costa Rica formando parte de la selva baja caducifolia. En México se localiza en Guerrero y Oaxaca (Leuenberger, 1986).

OBJETIVO GENERAL

- ❖ Conocer y describir el desarrollo embriológico de *Pereskia lychnidiflora*, desde etapas muy tempranas del desarrollo del botón floral hasta la formación de semillas.

OBJETIVOS PARTICULARES

☒ Antera

- ❖ Determinar el patrón de desarrollo de la pared de la antera
- ❖ Explicar la microsporogénesis y microgametogénesis
- ❖ Observar la morfología del grano del polen maduro

☒ Gineceo

- ❖ Describir el desarrollo del óvulo
- ❖ Describir y conocer la megasporogénesis y la megagametogénesis

☒ Semilla

- ❖ Describir el desarrollo de la cubierta seminal y comparar la estructura de los tegumentos con la de la testa y el tegmen.
- ❖ Determinar el tipo de desarrollo del endospermo
- ❖ Determinar el tiempo de permanencia del endospermo y perispermo durante el desarrollo de la semilla
- ❖ Estudiar el desarrollo embrionario.

MÉTODO

- Zona de recolecta

La zona de recolecta se localiza en la región de Tehuantepec en el estado de Oaxaca, entre los 15°59'-16°48' de latitud norte y 94°04'-95°52' de longitud oeste, que corresponde al Distrito de Tehuantepec (Fig. 1). Su extensión territorial es aproximadamente de 6675.11 Km² (INEGI, 1988). La zona está integrada en gran parte por la porción semiárida del Istmo de Tehuantepec con elevaciones entre 0-1100 msnm y una porción montañosa de la Sierra de Oaxaca y la Sierra Madre del Sur, en donde los rangos altitudinales oscilan entre 500-1800 m. Los principales ríos que la irrigan son: hacia el occidente, el río Grande y el río Tequisistlán. En la parte norte del Distrito se encuentra: el río Los Perros y el río Tehuantepec (Torres *et al.*, 1997).

El tipo de afloramiento rocoso más frecuente son las rocas ígneas intrusivas del Cretácico. El 24% del total de los afloramientos lo constituyen las rocas metamórficas y el 23% las rocas sedimentarias. En la región encontramos desde terrenos llanos en la planicie costera del Pacífico, interrumpida en algunas partes por colinas bajas y redondeadas con pendientes relativamente suaves de terrazas y abanicos aluviales, hasta pendientes considerables y terrenos quebrados con elevaciones de más de 1000 metros, que rodean las grandes montañas de esta zona (Torres *et al.*, 1997).

Los climas dominantes en el Distrito de Tehuantepec pertenecen a los tipos Awo'' (w) ig, denominados por García (1981) como climas calientes, también están presentes los climas tropicales lluviosos (A) (C(w'')) (w) (i) g, característico de zonas montañosas. Las temperaturas oscilan de los 18.9°C a los 28.3°C. Las precipitaciones pluviales varían de los 677.7 a los 1409.0 milímetros y son los meses de junio a septiembre los más lluviosos (INEGI, 1988).

Según la clasificación de Rzedowski (1978), los tipos de vegetación presentes en el Distrito de Tehuantepec son: bosque de coníferas, bosque de galería, bosque de *Quercus*, bosque espinoso, bosque mesófilo de montaña, bosque tropical caducifolio, matorral xerófilo, palmar, pastizal, vegetación acuática y subacuática, y vegetación halófila. El tipo de vegetación en la zona de recolecta es bosque tropical caducifolio.

- Trabajo de campo

Para abordar la embriología de *Pereskia lychnidiflora*, se realizaron dos salidas al campo para recolectar botones florales en diferentes estadios de desarrollo, flores en antesis y postantesis, así como también frutos en diferentes etapas de desarrollo.

Las recolecciones se realizaron del 27 al 29 de septiembre del 2000 y del 5 al 8 de julio del 2001. Las localidades de recolecciones fueron: 1)Guiengola ubicada a 10 Km de Santo Domingo Tehuantepec y 2)Playa Cangrejo, perteneciente al Morro de Mazatan, a 26 Km de Salina Cruz, Oaxaca (Fig. 2).

Los botones florales, flores en antesis, postantesis y los frutos fueron fijados en FAA (formol, ácido acético, etanol al 96% y agua, 1:0.5:5:3.5).

Los estilos de flores en antesis se fijaron en glutaraldehído- paraformaldehído (3:1.5%) durante 6 horas a 4° C, posteriormente se lavaron 3 veces cada 15 minutos en buffer de Collidina pH 7.2 a 0.05M y se trasladaron y almacenaron en una mezcla de buffer de Collidina y agua destilada (1:1).

- Trabajo de laboratorio

-Inclusión en paraplast

El material fijado en FAA se deshidrató con etanoles graduales (50%, 70%, 85%, 96%, 100%, 100%, durante dos horas cada uno); posteriormente se pasaron a alcohol 100%- xilol (1:1) por 1 hora y a xilol puro por 5 min; xilol-paraplast (1:1) por 24 horas y paraplast puro por 24 horas como mínimo a 56°C. Los cortes se obtuvieron mediante el uso de un microtomo de rotación a 5-10 micrómetros de grosor.

-Tinción

Los cortes se desparafinaron en la estufa a 56°C por 1 hora, después se pasaron por tres cambios de xilol; uno de alcohol al 100% y otro al 96% por tres minutos cada uno. Los cortes se tiñeron con una tinción doble de safranina-metilcelosolve-verde rápido-metilcelosolve (López *et al.*, 1998).

-Histoquímica

En algunos cortes se practicó la técnica de lugol para evidenciar almidones (López *et al.*, 1998).

Para identificar taninos se usó la técnica de permanganato de potasio (Curtis, 1986).

El rojo O de aceite se utilizó para observar lípidos, cutinas y suberinas (Curtis, 1986). La tinción doble de ácido peryodico-reactivo de Schiff (APS)-azul negro de naftol para observar proteínas y polisacáridos insolubles (Engleman, com. Pers.).

Con la técnica de floroglucina-ácido clorhídrico se evidenció la presencia de lignina (Curtis, 1986).

-Inclusión en LR-White

El material fijado en FAA se deshidrató en etanoles graduales (50%, 70%, 85%, 96%, 100%, 100%, durante dos horas cada uno), después se pasaron a otra serie graduada de LR-White y alcohol absoluto 1:3, 1:1, 3:1 por una hora en cada uno. Posteriormente se pasaron a tres cambios de LR White al 100% por 1 hora cada uno. La polimerización se llevó a cabo a 55°C en ausencia de oxígeno. La tinción se hizo con azul de toluidina O.

Los cortes de un micrómetro de grosor se realizaron en un ultramicrotomo RMC-MT990 con cuchillas de vidrio.

-Microscopía de barrido

En el microscopio electrónico de barrido se observó la estructura de la semilla madura, el polen maduro, el ovario y los estilos.

El material se deshidrató en alcoholes graduales (30%, 50%, 70%, 85%, 96% y 100%) durante dos horas cada uno. Las muestras se llevaron a punto crítico con CO₂ y se montaron en los portamuestras metálicos cubriéndolos con una fina capa de oro, se observaron y se tomaron placas fotográficas del material.

-Tratamiento de semillas

Para poder llevar a cabo los cortes de semilla jóvenes y maduras se tuvieron que realizar 2 diferentes procedimientos, pues la dureza de su cubierta impide una buena penetración de los medios de inclusión y es difícil la obtención de buenos cortes.

El primero de ellos consistió en desprender la cubierta seminal y procesar el resto de la semilla para obtener un corte del embrión, endospermo y perispermo.

El segundo se usó para poder obtener cortes de la cubierta seminal, por lo que la semilla se mantuvo en hipoclorito de sodio al 6% (cloro comercial) de 1-3 días hasta verla transparente y se continuó con la técnica de inclusión en LR-White.

-Desarrollo de la cubierta seminal.

Para realizar el estudio del desarrollo de la cubierta seminal se delimitó una zona en todos los óvulos y las semillas, para su posterior comparación.

La zona se delimitó dibujando una línea imaginaria que cruzara de forma perpendicular el micrópilo, posteriormente se dibujo otra línea perpendicular a la anterior que dividiera a la semilla por la mitad. La parte de la cubierta seminal, del lado del micrópilo, fue la zona que se comparó en todos los óvulos y semillas (Fig. 3).

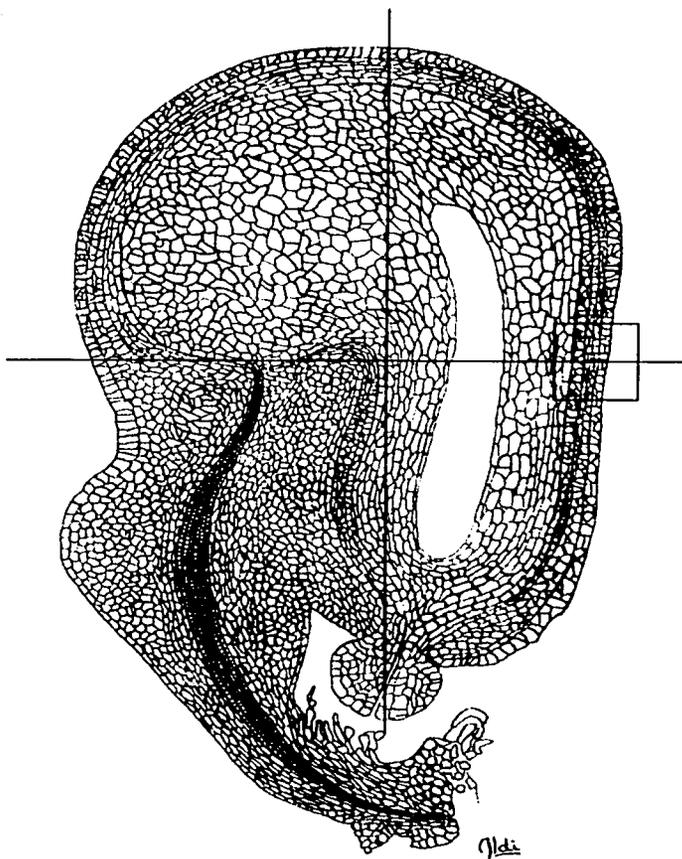


Fig. 3. Óvulo de *Pereskia lychnidiflora*. El recuadro muestra la zona en óvulos y semillas de *Pereskia lychnidiflora* para estudiar la estructura de los tegumentos y su desarrollo en testa y tegmen.

RESULTADOS

DESCRIPCIÓN DE LA FLOR

Las flores estudiadas de *Pereskia lychnidiflora* fueron bisexuales. Los verticilos no sexuales de la flor se componen de sepaloides y petaloides de color anaranjado. El androceo está formado por alrededor de 1000 estambres. El gineceo sincárpico consta de 10-18 carpelos conados. El ovario es súpero con placentación axilar. Los estilos sólidos son cortos y unidos en la base. Posee múltiples lóbulos estigmáticos que en algunos casos se ramifican. Cada lóculo con 8-16 óvulos arreglados en dos hileras.

MICROSPOROGÉNESIS Y MICROGAMETOGÉNESIS

El desarrollo de las anteras comienza de forma simultánea al crecimiento del gineceo. Las anteras se desarrollan de forma centrífuga. De esta manera las anteras más desarrolladas se encuentran en el centro de la flor y los menos desarrolladas hacia la periferia.

La antera joven se compone de una masa homogénea de tejido parenquimatoso ó células arquesporiales que está delimitado por una capa de células protodérmicas. Las células arquesporiales se dividen periclinalmente dando como resultado la capa parietal primaria y el tejido esporógeno (Fig. 4). Posteriormente la capa parietal primaria se divide periclinalmente dando lugar a la capa parietal secundaria externa y la capa parietal secundaria interna, mientras que las células del tejido esporógeno se distribuyen en una hilera vertical de células hipodérmicas a o largo del microsporangio y van adquiriendo mayor tamaño, los núcleos se hacen más evidentes y el citoplasma más denso, indicando una actividad metabólica mayor. En esta etapa ya existe la presencia de drusas en el tejido conectivo y las anteras van tomando la forma bilobulada que las caracteriza (Fig. 5).

En un etapa más avanzado la capa parietal secundaria interna tienen otra división periclinal que da origen a la capa media y al tapete (Fig. 6). De esta forma el desarrollo de la pared de la antera es del tipo monocotiledóneo según Davis (1966). La pared de la antera ya diferenciada consta de cuatro capas: epidermis, endotecio, capa media uniestratificada y tapete (Fig. 7).

Mientras se forma la pared de la antera, las células del tejido esporógeno se dividen mitóticamente e incrementan su tamaño para dar lugar a las células madres de las

microsporas. Estas células tienen núcleos muy conspicuos, en ellos se aprecia cierta organización de la cromatina que corresponde al inicio de la meiosis.

Las células del tapete son uninucleadas hasta antes de la meiosis, ya que después de ésta, hay cariocinesis convirtiéndola en células binucleadas.

Antes de que las célula madres de las microsporas entren en meiosis se rodean de una pared de calosa, perdiendo la comunicación celular entre ellas y con el tapete. Durante esta etapa las células del tapete han aumentado de tamaño y su forma es más cúbica.

Después de la meiosis las células madres de las microsporas resultan en tétradas tetraédricas. Las tétradas se encuentran cubiertas por calosa, la pared de la antera se ha reducido, persistiendo la epidermis y las células del endotecio, las cuales se alargan; el tapete persiste aunque se encuentra en estado de degeneración y la capa media se ha destruido completamente (Fig. 8).

La separación de la tétrada de microsporas da lugar a cuatro granos de polen jóvenes aún rodeados por un poco de calosa. Durante la etapa de polen joven, la pared de la antera sufre cambios en las células de la epidermis que se han reducido formando una capa aplanada, mientras que las células del endotecio presentan una forma cúbica y han sufrido engrosamientos en sus paredes radiales. El tapete ha desaparecido totalmente, aunque en ocasiones es posible encontrarlo (Fig. 9), aún en la etapa de polen binucleado.

El polen unicelular se divide mitóticamente de una manera excéntrica separando una célula vegetativa grande, de una célula generativa pequeña, dando lugar a un grano de polen bicelular (Fig. 10).

La célula vegetativa continúa creciendo y acumulando reservas alimenticias como almidón y lípidos, mientras que la célula generatriz se vuelve a dividir formando dos células espermáticas. Las células espermáticas son más pequeñas que la célula vegetativa. El grano de polen es liberado de forma tricelular (Fig. 11).

La dehiscencia de la antera es longitudinal. La antera ha perdido los septos que dividen los esporangios. La epidermis se aplasta y el endotecio es la única capa de células engrosada que persiste. Las drusas se localizan en el poco tejido conectivo que se mantiene (Fig. 12).

MICROMORFOLOGÍA DEL GRANO DE POLEN.

El grano de polen es tricolpado, tetracolpado y pentacolpado, lectado, con perforaciones y espinulas que cubren todo el grano de polen (Figs. 13 y 14).

MORFOLOGÍA DEL GINECEO

Los estilos son sólidos, fusionados en la base y frecuentemente el estigma se ramifica en lóbulos. Cada lóbulo está cubierto por papilas (Figs. 15 y 16). Los carpelos se presentan de 10 a 18 de forma libre hasta la base, la parte lateral está conada formando el techo del ovario. En la parte interna y central del ovario, existe una proliferación de células que forman una pequeña protuberancia. Los lóculos no se encuentran fusionados totalmente (Fig. 17). Alrededor de este montículo de células, pero antes de llegar a la zona donde se encuentran los óvulos, se observaron cavidades, las cuales pueden tratarse de estomas o poros (Fig. 18).

MEGASPOROGÉNESIS Y MEGAGAMETOGÉNESIS

El desarrollo del gineceo comienza cuando una masa de células meristemáticas crece en forma cónica formando el ovario y diferenciándose los estilos (Fig. 19). Dentro del ovario crecen múltiples primordios nucelares rodeados por una capa de células protodérmicas.

El tejido nucelar o megasporangio crece conforme las células van dividiéndose mitóticamente y al mismo tiempo van surgiendo el tegumento interno primero y posteriormente el tegumento externo. Ambos tegumentos son de origen dérmico. El tegumento interno crece más rápido que el tegumento externo. El tegumento externo crece de forma asimétrica por lo que la parte dorsal crece más que la parte ventral. El óvulo se curva progresivamente para dar lugar a un óvulo campilótropo. Los óvulos se arreglan en dos hileras dentro de cada lóbulo (Fig. 20) y cada uno de ellos nace a lo largo de la sutura ventral de cada carpelo.

Antes del surgimiento de los tegumentos, una célula justo debajo de la protodermis nucelar comienza a crecer y se hace más evidente por su tamaño y su núcleo conspicuo,

está célula arqueosporial da origen por división periclinal a la célula parietal y a la célula esporógena.

Cuando el desarrollo de los tegumentos apenas se inicia, la célula esporógena se convierte en la célula madre de las megasporas, esta célula subhipodérmica está separada de la epidermis por una capa de células parietales. La célula madre de la megaspora se diferencia del resto del tejido debido a que su tamaño se incrementa y su núcleo se vuelve más evidente (Fig. 21).

La célula madre de la megaspora se divide meióticamente resultando al inicio dos células o díada (Fig. 22). Posteriormente es solo la célula de la díada calazal la que concluye la segunda división meiótica (Fig. 23) dando origen a una tríada (Fig. 24).

La megaspora funcional, que dará origen al saco embrionario, es la calazal, por lo que la célula díada micropilar y la otra megaspora localizada entre la célula díada micropilar y la megaspora funcional degeneran (Fig 25).

El tegumento interno biestratificado tiene una proliferación de células en la región del micrópilo, mientras el tegumento externo biestratificado también sigue creciendo para cubrir al tegumento interno. En esta etapa, en donde se encuentra la megaspora funcional, la presencia de un espacio de aire entre el tegumento externo y el tegumento interno y entre el tegumento interno y la nucela en la región cerca de la calaza es común, además se observa el surgimiento de la protuberancia funicular.

La megaspora funcional experimenta tres divisiones mitóticas consecutivas y da lugar a un saco embrionario de tipo Polygonum, monosporico, presentándose dos sinérgidas en forma de gancho localizadas hacia el micrópilo. Estas células presentan una gran vacuola con un denso contenido hacia la zona micropilar y sus núcleos en posición calazal (Figs. 26, 27 y 28). La ovocélula se encuentra por arriba de las sinérgidas, con su núcleo hacia el micrópilo y su vacuola hacia la calaza. Las sinérgidas y la ovocélula forman el aparato del huevo (Fig. 26). La célula central posee una gran vacuola que abarca la mayor parte del saco embrionario, posee además dos núcleos polares (Figs. 26 y 27) que se fusionan posteriormente a la antrixis y antes de la fecundación formando el núcleo secundario. Las tres antípodas se ubican hacia la calaza, son efímeras y sólo se presentan en un estadio muy temprano en el desarrollo del saco embrionario. (Figs. 27 y 28). El saco embrionario presenta granos de almidón como material de reserva (Figs. 26 y 28).

El óvulo maduro es campilótropo, funiculado, crasinucelado, bitégmico, endóstomo, con placentación axial, con la presencia de una protuberancia funicular. El

funiculo es recorrido por un haz vascular que termina en la calaza y no posee ramificaciones hacia los tegumentos. Se presentan drusas en la región calazal (Figs. 29 y 30).

La superficie ventral del funículo esta cubierta con papilas que se dirigen hacia el micrópilo, formando lo que se conoce como obturador (Figs. 29 y 30). El obturador se presenta cuando el saco embrionario ya está formado por sus 7 células y ocho núcleos.

Los tegumentos sufren por lo menos una división periclinal y pasan de ser biestratificados a triestratificados en los óvulos maduros.

La epidermis externa del tegumento externo se llena de taninos y estas células adquieren un mayor tamaño y una forma cúbica. La epidermis interna del tegumento interno también se llena de taninos. La depositación de los taninos se presenta desde etapas tempranas del desarrollo del saco embrionario. Los taninos del tegumento externo se extienden hasta un poco antes de llegar a la protuberancia funicular .

DESARROLLO DEL EMBRIÓN, ENDOSPERMO Y PERISPERMO

Después de la doble fecundación, dentro del saco embrionario empieza a desarrollarse un embrión en la región micropilar.

En un embrión en etapa globular temprana se presenta un suspensor formado por una hilera de células que nacen de la parte basal del saco embrionario. Se puede observar una estructura en forma de rosario que rodea al embrión y que corresponde al endospermo, cuyo desarrollo es del tipo libre nuclear (Fig. 31). El saco embrionario se ha alargado y abarca la mitad de la semilla. Posteriormente y conforme aumenta el desarrollo del embrión, el suspensor ya no se dividen más. Las células de la nucela se llenan de material de reserva y forman el perispermo.

En embriones globulares tardíos, en forma de corazón y de torpedos muy tempranos (Fig. 32), el saco embrionario ocupa más de la mitad de la semilla. El endospermo empieza a celularizarse y rodea todo el embrión. Las células del perispermo presentan grandes vacuolas y se observan rastros del haz vascular que se extendía por el funículo hasta alcanzar la calaza.

En los embriones en estadio torpedo temprano, el saco embrionario se ha alargado y curvado alcanzando la parte calazal de la semilla. Todo el tejido localizado hacia la curvatura interna del embrión, en el centro de la semilla y rodeado por el embrión corresponde al perispermo. Estas células contienen abundantes gránulos de almidón, que

dan positivo a la prueba de polisacáridos insolubles y proteínas. El perispermo está separado del endospermo por una cutícula, la cual se evidencia con la prueba de rojo O de aceite. Las células del endospermo adyacentes a la cutícula, que separa el endospermo del perispermo, adquieren una forma uniformemente cúbica y se observan desde donde comienza el saco embrionario, por arriba del micrópilo, hasta donde termina, enfrente de la parte calazal. Las células del endospermo que se encuentran más próximas al embrión son grandes e irregulares y conforme se acercan a la vecindad con la nucela son más pequeñas y alargadas. El tejido del endospermo, celularizado completamente, llena la cavidad del saco embrionario. La epidermis externa del tegumento externo, que dio origen a la testa, se cubre por una cutícula gruesa y se deposita lignina en la pared periclinal externa de estas células (Fig. 33). La copa hilar descrita por Engleman (1960) como la zona ocupada por células con paredes engrosadas que delimitan a la cavidad ocupada por las células parenquimatosas del funículo, sin incluir al micrópilo; presenta células con vacúolas llenas de una sustancia densa que se tiñe de rojo con la tinción doble de safranina-metilcelosolve-verde rápido-metilcelosolve, la cual es muy probable que se trate de taninos. Por debajo de ésta zona, el tegumento externo de la parte ventral se une con el tegumento externo de la parte dorsal mediante un puente de células del funículo que también engrosan sus paredes y se llenan de taninos. Por debajo de esta permanece un montículo de células que corresponden al funículo

Cuando el embrión en etapa de torpedo comienza a curvarse, el endospermo se ha consumido y se restringe solo a la zona que aún no es ocupada por el embrión en crecimiento (Fig. 35).

En semillas jóvenes y maduras el embrión ha alcanzado la parte opuesta del micrópilo. Los cotiledones que son más largos que el hipocótilo presentan gránulos que se tiñen de azul con la tinción doble de APS-Azul negro de naftol evidenciando la presencia de una gran cantidad de proteínas, además se observaron drusas que se distribuyen a todo lo largo del embrión. El perispermo que aún permanece, se localiza hacia el centro de la semilla rodeado por el embrión curvo que se desplaza hacia la periferia de la semilla, está completamente lleno de gránulos de carbohidratos que dieron positiva la tinción doble de APS-Azul negro de naftol adquiriendo un color magenta (Fig. 36).

La presencia de poliembrión también fue observada (Fig. 37), en donde un embrión en estadio de torpedo en etapa avanzada coexiste con un embrión en etapa de torpedo joven, aunque en semillas maduras nunca se observó más de un embrión.

DESARROLLO DE LA CUBIERTA SEMINAL

Durante el crecimiento y maduración de la semilla los tegumentos sufren cambios para dar origen a la cubierta seminal, la parte protectora de la semilla, la cual está compuesta por el tegumento externo que da origen a la testa y por el tegumento interno que se convierte en tegmen.

En óvulos maduros el tegumento externo consta de 2-3 estratos celulares, mientras que el tegumento interno de 3 (Figs. 38 y 39). Durante el desarrollo de la semilla se pudo observar que en etapas muy tempranas en donde el embrión es de tipo globular, la testa está compuesta por una exotesta con células rectangulares muy grandes y alargadas llenas de taninos, una mesotesta y endotesta uniestratificadas, mientras que el tegmen está constituido por el exotegmen, el mesotegmen y el endotegmen, todos uniestratificados; el endotegmen constituido por células cúbicas que se llenan de taninos (Fig. 40).

Después de la fecundación, en etapa de embrión globular bien desarrollado, las células de la mesotesta se pueden dividir mitóticamente y de forma periclinal formando 2 estratos de células, mientras que las células del tegmen se mantienen sin división (Figs. 41 y 42). Las células de la mesotesta y endotesta se han alargado perpendicularmente a la superficie y las células del endotegmen se han vuelto un poco irregulares y su tamaño ya no es uniforme.

En una semilla con un embrión en etapa de torpedo, la testa está constituida por la exotesta, cuyas células se han engrosado considerablemente en la pared periclinal externa que corresponde a depósitos de lignina, la mesotesta con 1-2 estratos de células y la endotesta uniestratificada, mientras que el tegmen se ha reducido solo al endotegmen lleno de taninos, el cual también empieza a degenerar. Las capas que corresponden al exotegmen y mesotegmen han degenerado completamente (Fig. 43).

En otras etapas más avanzadas del desarrollo de la semillas, en donde hay embriones en estado de torpedo en diferentes estadios, se observó el mismo patrón de la testa que se describió anteriormente, con la única variante de que algunas células de la endotesta puede dividirse nuevamente de manera mitótica y periclinal dando lugar 2 estratos de células. Además cabe señalar que las divisiones no se dan en forma coordinada y uniforme en todas las células ya que puede haber partes en donde la testa completa está formada por solo tres estratos celulares y otros donde es posible encontrar hasta 5 capas de células formándola. Los taninos que llenan las vacúolas de la exotesta

en algunas ocasiones se encuentran compactados y forman gránulos. El tegmen permanece como reminiscencias y casi ha degenerado por completo, sin embargo es posible observar los restos de las células con taninos (Fig. 44).

En una semilla madura la testa consta de una exotesta uniestratificada (Fig. 48), la mesotesta con 1-2 estratos celulares y la endotesta en algunas ocasiones también con 1-2 estratos celulares; mientras que del tegmen solo queda una reminiscencia del exotegmen (Fig. 45).

MICROMORFOLOGÍA DE LA SEMILLA

La cubierta seminal es lisa, las células de la exotesta presentan paredes periclinarles externas planas, son de forma hexagonal y alargadas formando débiles hendiduras entre cada célula. La región del micrópilo es discernible en la base adjunta al hilo (Figs. 46 y 47). El hilo presenta un tejido de células esclerotizadas y se observa en la parte central restos del haz vascular que recorría el funículo (Figs. 49 y 50).

LAMINA I. Microsporogénesis y Microgametogénesis

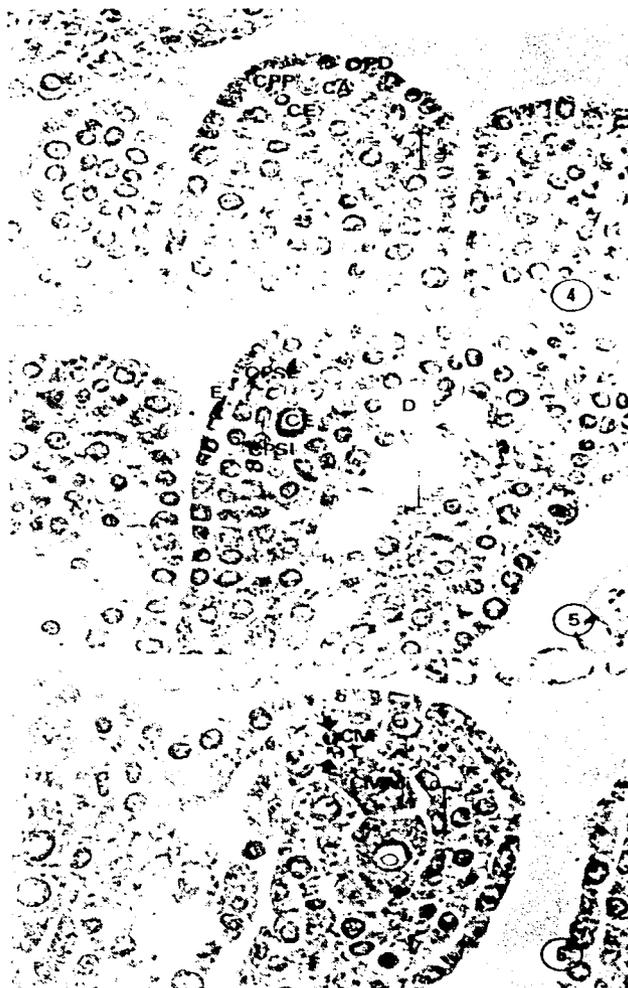


Fig. 4. Corte longitudinal de primordio de antera. Protodermis (PD), células arquesporales (CA), célula parietal primaria (CPP) y célula esporogéna (CE). 250X. Contraste de fases.

Fig. 5. Corte longitudinal de antera. Epidermis (E), capa parietal secundaria externa (CPSE) capa parietal secundaria interna (CPSI), células esporogénas (CE) y drusas (D). 250X Contraste de fases.

Fig. 6. Corte transversal de antera. Capa media (CM) tapete (T) y células madres de las microsporas (CMMi). 310X. Contraste de fases

LAMINA II. Microsporogénesis y microgametogénesis

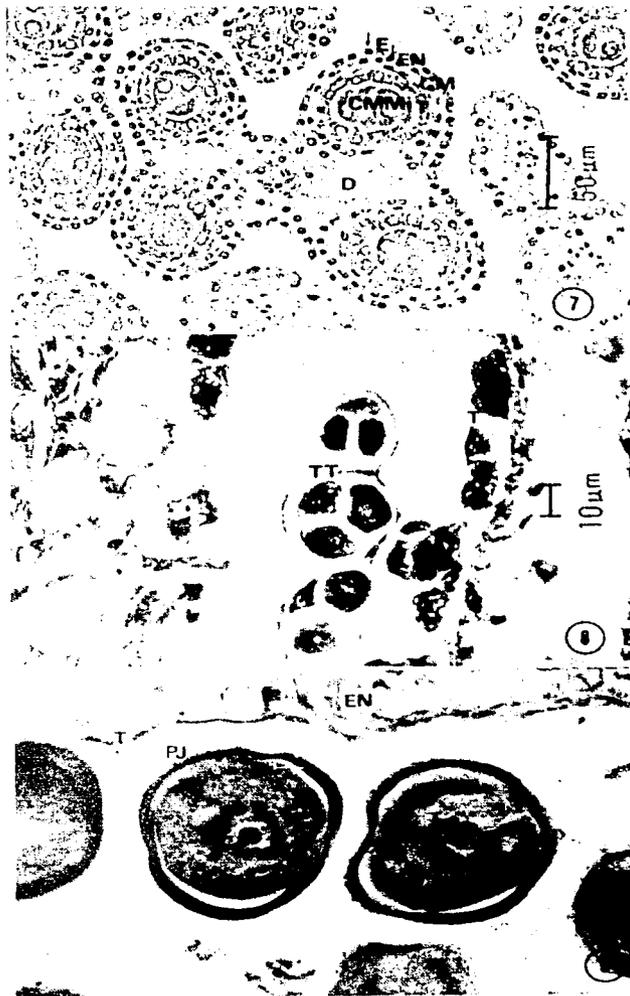


Fig. 7. Corte transversal de antera. Epidermis (E), endoteco (EN), capa media (CM) y tapete (T), células madres de las microsporas (CMMi) y drusas (D). 100X. Contraste de fases.

Fig. 8. Corte transversal de antera. Tétrada tetraédrica de microsporas (TT) y células del tapete (T). 200X. Contraste de fases.

Fig. 9. Grano de polen joven con un núcleo (PJ), endoteco engrosado (EN) y restos de las células del tapete (T). 250X. Campo claro.

LAMINA III. Microsporogénesis y microgametogénesis

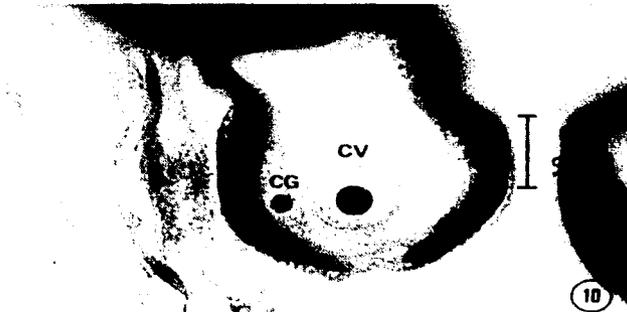


Fig. 10. Grano de polen con una célula vegetativa (CV) y una célula generatriz (CG). 500X. Campo claro.

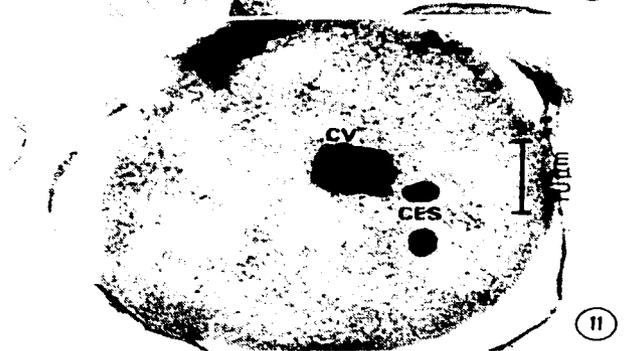


Fig. 11. Grano de polen tricelular con una célula vegetativa (CV) y dos células espermáticas (CES). 500X. Campo claro.

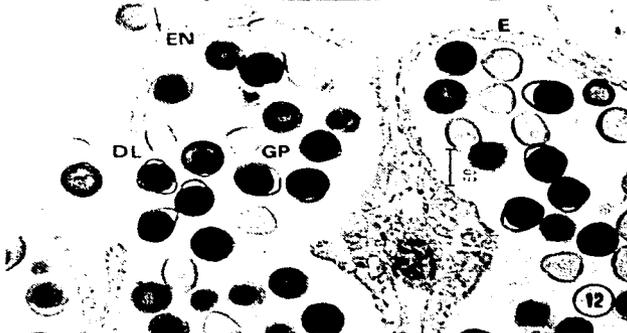


Fig. 12. Corte transversal de antera madura. Antera con dehiscencia longitudinal (DL). Epidermis (E), endotecio engrosado (EN) y granos de polen (GP). 850X. Campo claro.

LAMINA IV. Micromorfología del grano de polen.



Fig. 13. Grano de polen tricolpado, tectado con perforaciones y con espinulas (MEB).

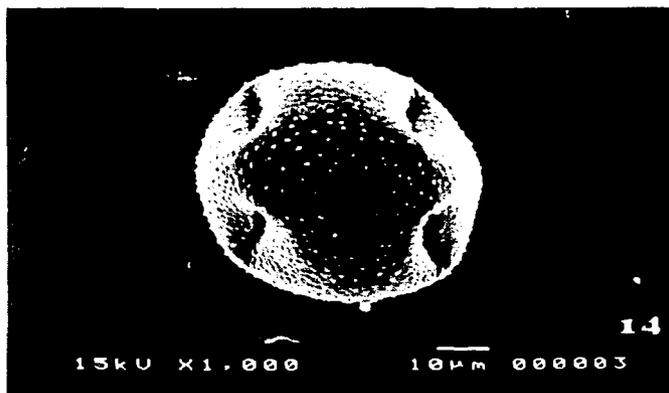


Fig. 14. Grano de polen tetraporado, tectado con perforaciones y con espinulas (MEB).

LAMINA V. Morfología del gineceo.

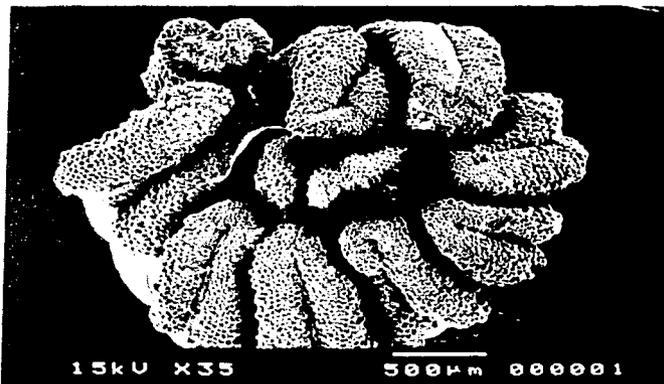


Fig. 15. Vista apical de lóbulos estigmáticos (MEB).

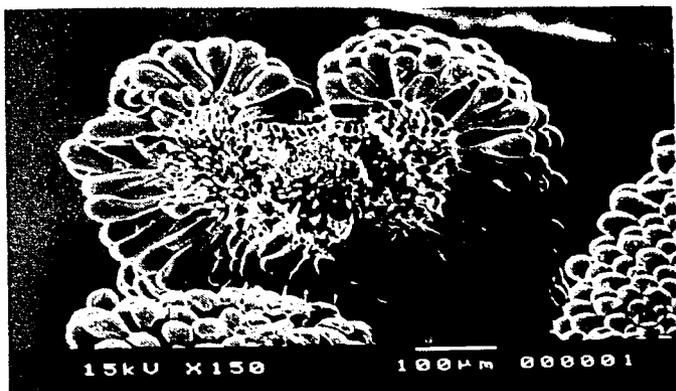


Fig. 16. Corte transversal de un lóbulo estigmático con las papilas (MEB).

LAMINA VI. Morfología del gineceo.

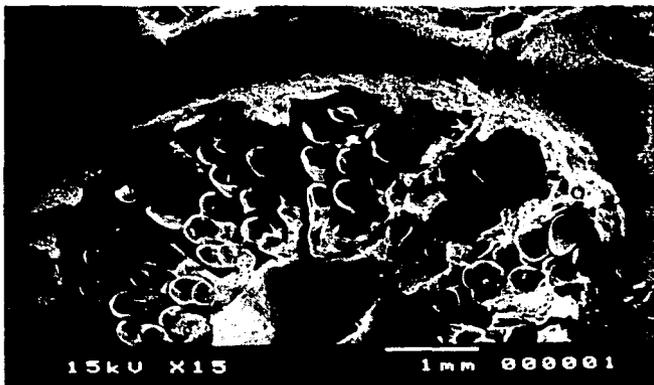


Fig. 17. Loculos del ovario (L), ovulos (O) (MEB).

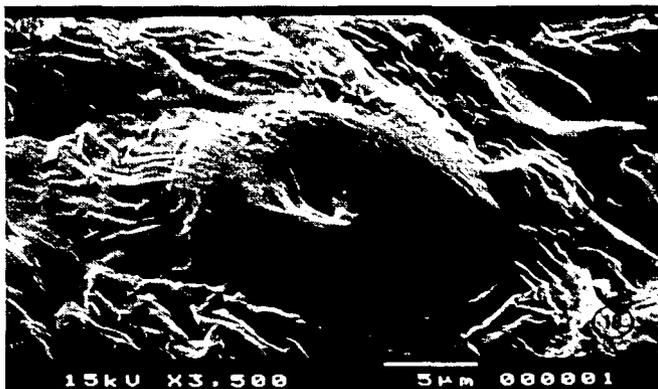


Fig. 18. Cavidad en la base del ovario (MEB).

LAMINA VII. Megasporogénesis y megagametogénesis.

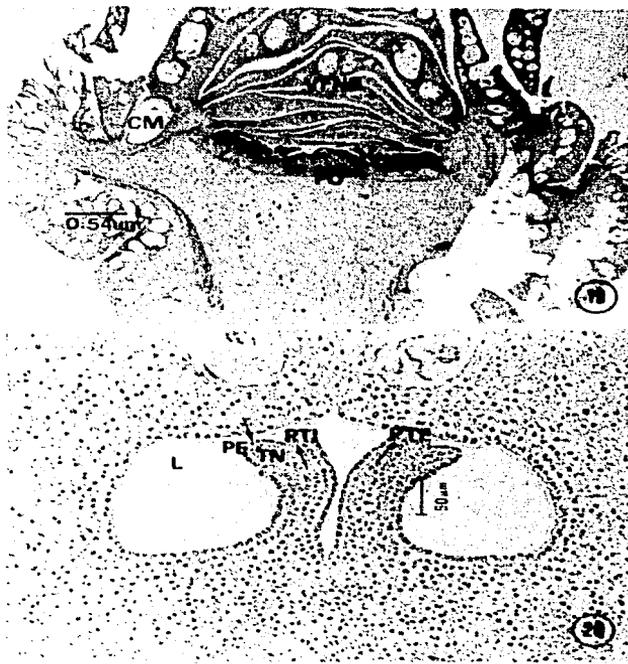


Fig. 19. Corte longitudinal de un botón floral. Primordios de anteras (PA), primordios de óvulos (PO), canales mucilaginosos (CM) y verticilos florales no sexuales (VFNS). 5.9X. Campo claro.

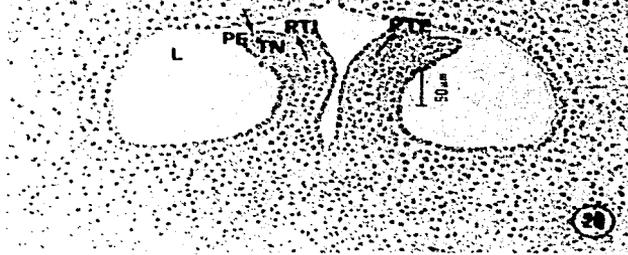


Fig. 20. Corte longitudinal de primordios de óvulos. Primordios del tegumento externo (PTE), lóculo del ovario (L), primordios del tegumento interno (PTI), protodermis (PE), y tejido nucelar (TN). 50X. Contraste de fases.



Fig. 21. Corte longitudinal de óvulo. Primordio de tegumento externo (PTE), primordio de tegumento interno (PTI), célula madre de las megasporas (CMMe) y célula parietal (CP). 200X. Contraste de fases.

LAMINA VIII. Megasporogénesis y megagametogénesis.

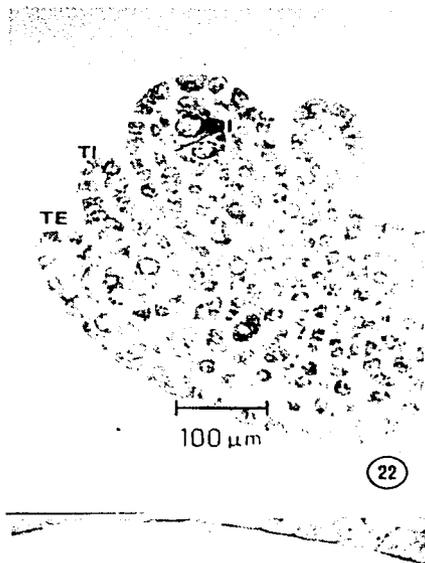


Fig. 22. Corte longitudinal de óvulo. Primera división meiótica de la célula madre de la megaspóra, produciendo una díada (DI), tegumento externo (TE) y tegumento interno (TI). 200X. Contraste de fases.



Fig. 23. Corte longitudinal de óvulo. Segunda división meiótica solo en la célula díada calazal (DIC), célula díada micropilar (DIM), tegumento externo (TE) y tegumento interno (TI). 200X. Campo claro.

LAMINA IX. Megasporogénesis y megagametogénesis.



Fig. 24. Triada de megasporas (TM). 200X. Campo claro.

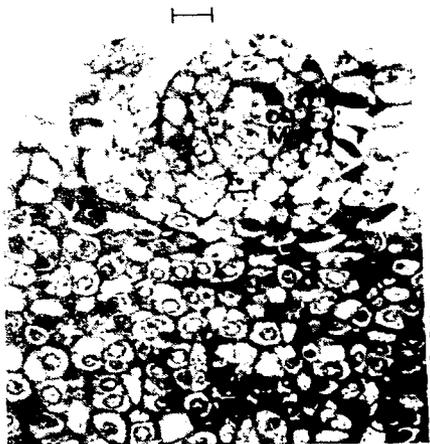


Fig. 25. Megaspora calazal funcional (MCF), células en degeneración (CD). 200X. Campo claro.

LAMINA X. Megasporogénesis y megagametogénesis.



Fig. 26. Corte longitudinal de saco embrionario. Sinergidas en degeneración (S), ovocélula (O), núcleos polares (NP) y granos de almidón (AL). 250X. Campo claro.



Fig. 27. Corte longitudinal de saco embrionario. Sinergidas (S), núcleos polares (NP) y antipodas (AN). 200X. Campo claro.

LAMINA XI. Megasporogénesis y megagametogénesis.

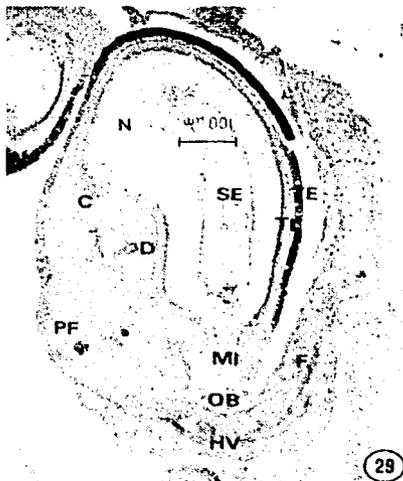


Fig. 28. Corte longitudinal de saco embrionario. Sinergidas (S), antipodas (AN) y almidón (AL). 100X. Campo claro.



Fig. 29. Corte longitudinal del óvulo en antesis. Funiculo (F), Haz vascular (HV), protuberancia funicular (PF), saco embrionario (SE), tegumento externo (TE), tegumento interno (TI), micrópilo (Mi), obturador (OB), calaza (C), nucela (N) y drusas (D). 31.2X. Campo claro.



Fig. 30. Óvulo en flor en antesis. Se observa la protuberancia funicular (PF), el funiculo (F) y el obturador (OB) (MEB).

LAMINA XII. Desarrollo del embrión, endospermo y perispermo.

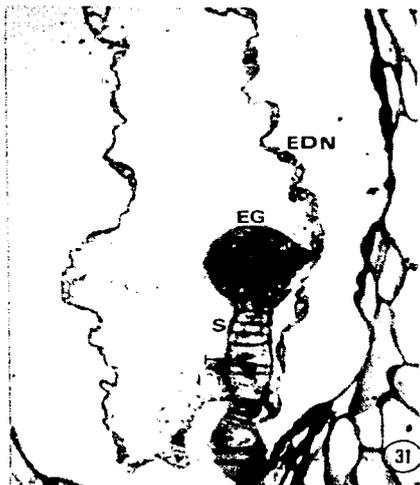


Fig. 31. Corte longitudinal de embrión en etapa globular (EG), suspensor (S) y endospermo nuclear (EDN). 125X. Campo claro.

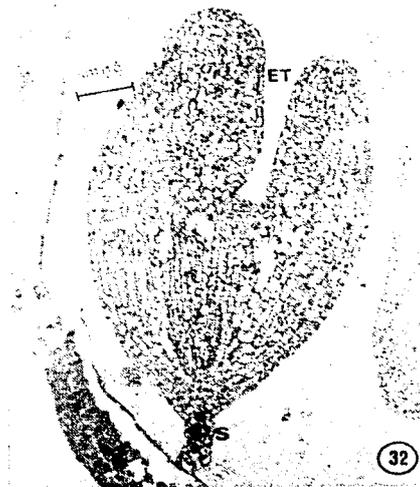


Fig. 32. Corte longitudinal de embrión en etapa de torpedo temprano (ET) y suspensor (S). 62.5X. Campo claro.

LAMINA XIII. Desarrollo del embrión, endospermo y perispermo.

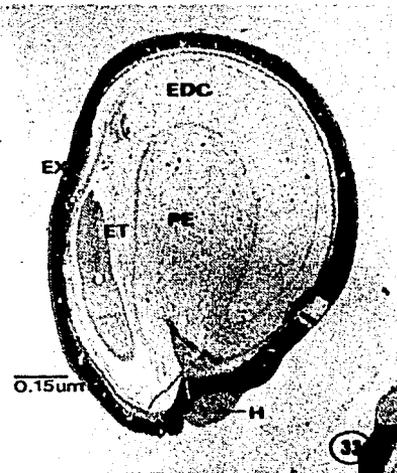


Fig. 33. Corte longitudinal de semilla. Embrión en etapa de torpedo (ET), endospermo celularizado (EDC), perispermo (PE), hilo (H) y exotesta (EXT). 20X. Campo claro.

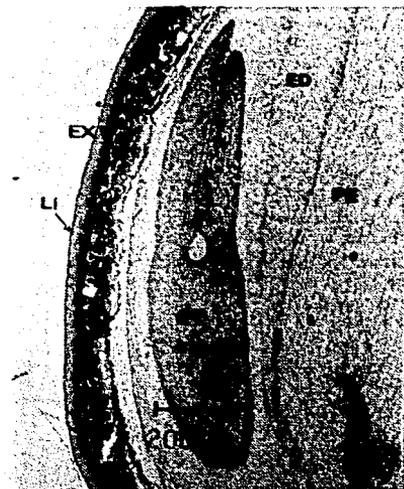


Fig. 34. Acercamiento de la figura 33. Embrión en estado de torpedo (ET), perispermo (PE), endospermo (ED), exotesta (EXT) y lignina (Li). 100X. Campo claro.

LAMINA XIV. Desarrollo del embrión, endospermo y perispermo.

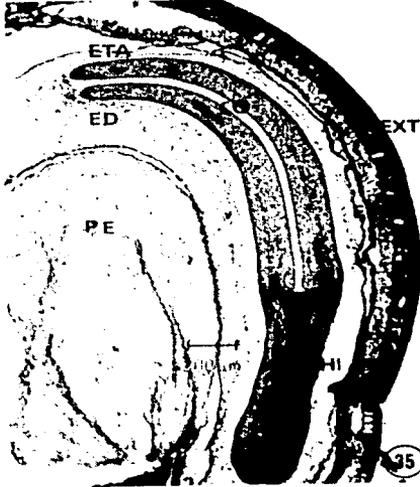


Fig. 35. Corte longitudinal de embrión en etapa de torpedo avanzada (ETA), cotiledones (CO), hipocótilo (HI), endospermo (ED), perispermo (PE), exotesta (EXT) y endotegmen (ETG). 3.2X. Campo claro.

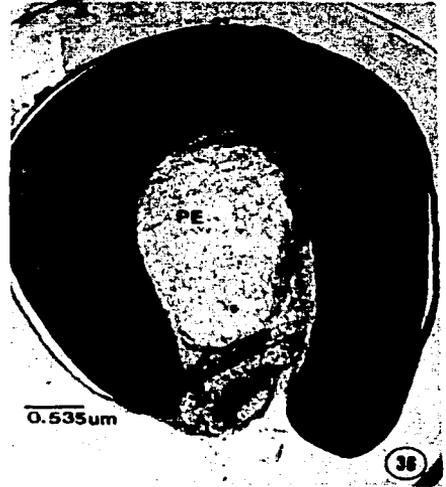


Fig. 36. Corte longitudinal de semilla madura sin cubierta seminal. Embrión (EM) y perispermo (PE). 20X. Campo claro.

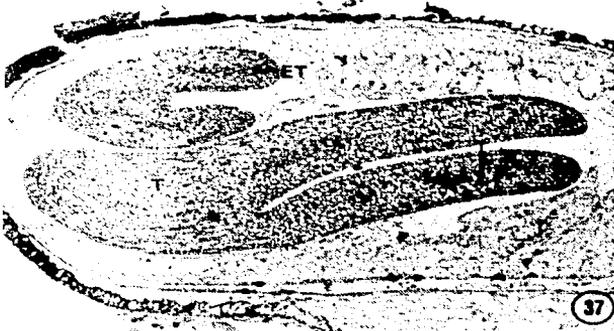


Fig. 37. Corte longitudinal de semilla. Embrión en etapa de torpedo temprano (ET) y torpedo (T). 28X. Campo claro.

LAMINA XV. Desarrollo de la cubierta seminal.

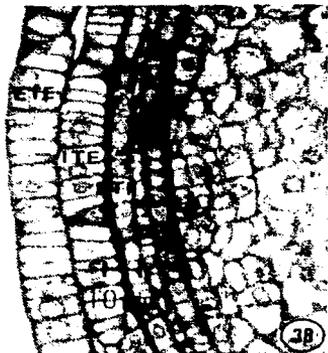


Fig. 38. Corte longitudinal de tegumentos de un óvulo en preantesis. Epidermis externa del tegumento externo (ETE), epidermis interna del tegumento interno (ITE), epidermis externa del tegumento interno (ETI), capa de parénquima (P), epidermis interna del tegumento interno (ITI). 200X. Campo claro.

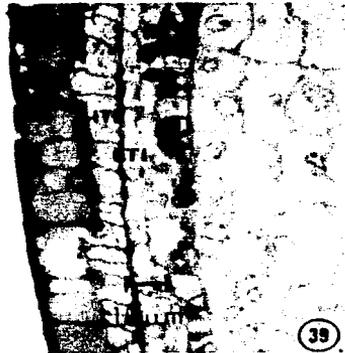


Fig. 39. Corte longitudinal de tegumentos de óvulo en antesis. Epidermis externa del tegumento externo con taninos (ETE), epidermis interna del tegumento externo (ITE), epidermis externa del tegumento interno (ETI), capa de parénquima (P), epidermis interna del tegumento interno (ITI). 200X. Campo claro.



Fig. 40. Corte longitudinal de cubierta seminal. Exotesta con taninos (EXT), mesotesta (MT), endotesta (ET), exotegmen (EXTG), mesotegmen (MTG) y endotegmen con taninos (ETG). 100X. Campo claro.



Fig. 41. Corte longitudinal de cubierta seminal. Exotesta con taninos (EXT), mesotesta (MT), endotesta (ET), exotegmen (EXTG), mesotegmen (MTG) y endotegmen con taninos (ETG). 150X. Campo claro.

LAMINA XVI. Desarrollo de la cubierta seminal.

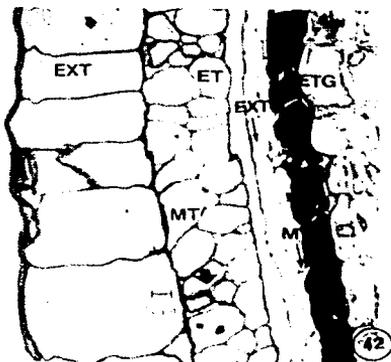


Fig. 42. Corte longitudinal de cubierta seminal tratada con cloro. Exotesta (EXT), mesotesta (MT), endotesta (ET), exotegmen (EXTG), mesotegmen (MTG) and endotegmen con taninos (ETG). 100X. Campo claro.



Fig. 43. Corte longitudinal de cubierta seminal. Exotesta con taninos y engrosamiento de la pared periclinal externa (EXT), mesotesta (MT), endotesta (ET), y endotegmen con taninos (ETG). 150X. Campo claro.

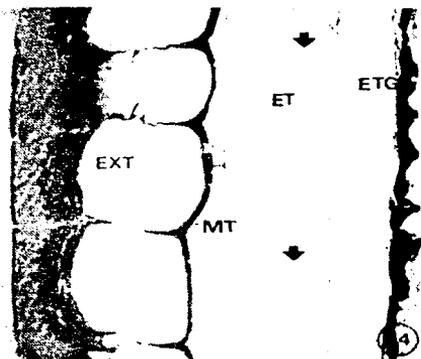


Fig. 44. Corte longitudinal de cubierta seminal tratada con cloro. Exotesta (EXT), mesotesta (MT), endotesta (ET), y endotegmen con taninos (ETG). 100X. Campo claro.



Fig. 45. Corte longitudinal de cubierta seminal de semilla madura. Exotesta con taninos (EXT), mesotesta (MT), endotesta (ET), y restos de endotegmen con taninos (ETG). 200X. Campo claro.

LAMINA XVII. Micromorfología de semilla.

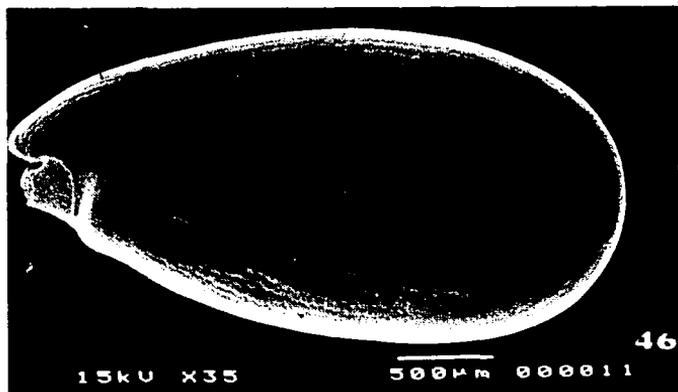


Fig. 46. Semilla madura (MEB).

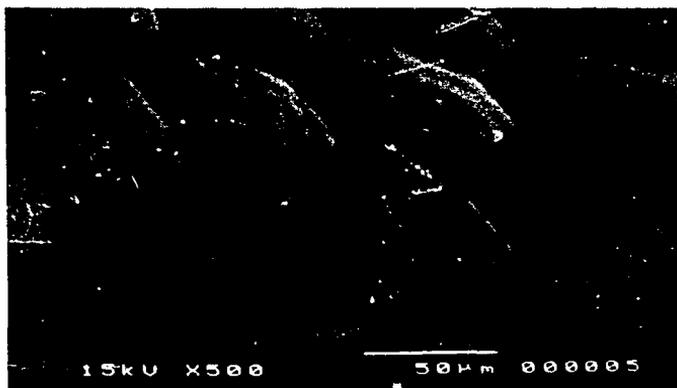


Fig. 47. Células de la cubierta seminal en forma hexagonal (MEB).

LAMINA XVIII. Micromorfología de semilla.

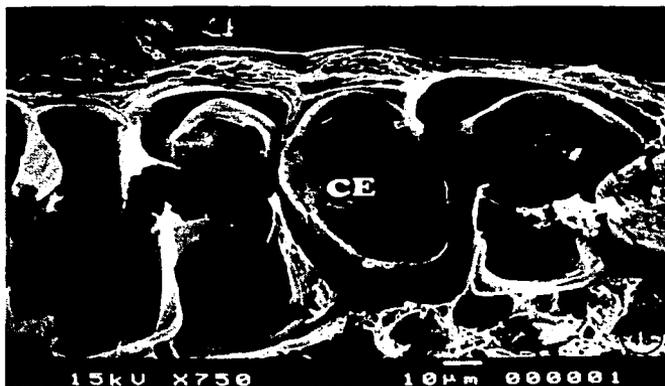


Fig. 48. Células de la exotesta (CE) con taninos (MEB).

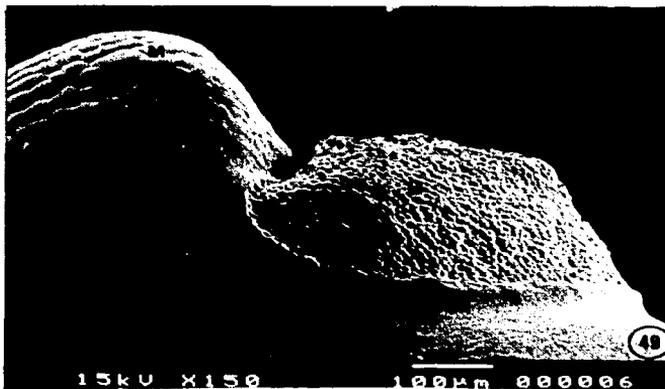


Fig. 49. Vista lateral de la zona del hilo (H) y el micrópilo (M). Protuberancia formada por los restos del funículo (MEB).

LAMINA XIX. Micromorfología de semilla.



Fig. 50. Vista frontal de la zona hilo-micrópilo donde se observa los restos del funículo (F), la entrada del haz vascular (HV) y el micrópilo (M) (MEB).

DISCUSIÓN

GINECEO

❖ Morfología externa

Una estructura no reportada en ningún miembro de la familia de las cactáceas y encontrada en *Pereskia lychnidiflora* corresponde a las cavidades, que pueden ser estomas o poros, en la base del ovario. Estas cavidades pueden indicar una función secretora, aunque es poco probable ya que las cavidades quedan ocultos por el techo del ovario, de tal forma que si lo que secretan es alguna sustancia (néctar) para atraer algún polinizador, ésta no queda a su alcance, aunque la secreción también podría tratarse de alguna sustancia aromática. Sería importante determinar con exactitud si estas cavidades son estomas o poros y además si es que éstas corresponden a la salida de alguna sustancia producida por células secretoras o no tiene ninguna relación con esta función.

El tipo de ovario en *Pereskia lychnidiflora* es súpero, característica solo encontrada en los miembros de la subfamilia Pereskioideae, mientras que en el resto de la familia es de tipo ínfero. Se considera a esta posición del ovario como un carácter plesiomórfico dentro de la familia.

El tipo de placentación en *Pereskia lychnidiflora* corresponde al tipo axilar, como lo ha descrito Boke (1963), mientras que en la propia subfamilia se ha reportado basal y parietal como en *P. aculeata*, *P. grandiflora* y *P. bleo* (Tiagi, 1967). En las demás subfamilias es parietal.

❖ Megasporangio

El origen de los tegumentos, el cual es dérmico, es un carácter prácticamente desconocido para la familia Cactaceae, pues solamente se ha descrito en *Astrophytum myriostigma* (Engleman, 1960) y *Pachycereus militaris* (Nuñez *et al.*, 2001) y ahora en *Pereskia lychnidiflora*.

Se reporta como una característica general para la familia un espacio de aire entre los tegumentos cerca de la calaza, pero en *Pereskia lychnidiflora* se encontró otro espacio de aire entre el tegumento interno y la nucela en la misma región. Para *Thelocactus bicolor* (Engleman, 1960) se presenta una cámara de aire en el micrópilo adyacente a la nucela.

Se ha reportado que en general para la familia y en particular para *Opuntia dillenii* (Maheshwari y Chopra, 1955), *O. arautiaca* (Archibald, 1939) y *Pachycereus militaris* (Nuñez *et al.*, 2001) los tegumentos son biestratificados, mientras que en *O. vulgaris* (Ganong, 1898) son triestratificados. En *Pereskia lychnidiflora* se encontró que las flores en antesis poseen óvulos con tegumentos bi y triestratificados.

Antes de la antesis el óvulo presenta la epidermis externa del tegumento externo y la epidermis interna del tegumento interno llenos de taninos en *Pereskia lychnidiflora*, lo cual difiere de lo que ocurre en *Astrophytum myriostigma* (Engleman, 1960), donde el depósito de taninos ocurre después de que se ha llevado a cabo la doble fecundación. El inicio de la depositación de taninos puede variar en los miembros de las tres subfamilias, sin embargo, no se tienen los datos suficientes para compararlos.

El haz vascular que recorre el funículo solo llega hasta la zona de la calaza, mismo que fue reportado para *Opuntia aurantiaca* (Archibald, 1939), *Pachycereus militaris* (Nuñez *et al.*, 2001) y que es característico para toda la familia.

En la zona donde el funículo y la calaza se unen, en *Pereskia lychnidiflora* se encontraron drusas, característica no reportada para ninguna otra especie de las que se han estudiado.

Para la familia en general y para cada subfamilia se reporta al menos un miembro con la presencia de capucha nucelar, la cual no fue encontrada en *Pereskia lychnidiflora*.

❖ Megasporogénesis

Aunque el carácter del arquesporio multicelular es un carácter para la familia, en *Mammillaria tenuis*, *Opuntia ficus-indica*, *Zygocactus truncata* (Johri *et al.*, 1992) y *Pereskia lychnidiflora* el arquesporio está constituido por una sola célula. Mientras que en *Pereskia aculeata*, *P. grandiflora* y *P. bleo* (Tiagi, 1967) se presentan una ó 2 células arqueporiales. Es un carácter que necesita ser analizado en un mayor número de especies para poder decir, con toda seguridad, si el carácter pluricelular o unicelular es el que caracteriza a la familia Cactaceae ó este carácter es variable en la misma.

Aún cuando se reporta como carácter para la familia tétradas de megasporas lineales o en forma de T y en algunas especies tríadas, en el género *Pereskia* se reporta una tétrada de megasporas (Archibald, 1939) siendo la calazal la megaspora funcional. Tiagi (1967) reporta tétradas lineales y en forma de T y en algunos casos tríadas en *P. aculeata*, *P. grandiflora* y *P. bleo*. Sin embargo en *Pereskia lychnidiflora*, la segunda

división meiótica tiene lugar solo en la célula diada calazal dando origen a una triada, siendo la megaspora calazal la que da origen al saco embrionario; lo mismo ocurre para *Rhipsalis* (Mauritzon, 1934; en Archibald, 1939), *Astrophytum myriostigma* (Engleman, 1960) y *Pachycereus militaris* (Nuñez *et al.*, 2001). En *Opuntia dillonii* (Maheshwari y Chopra, 1955), *Mammillaria tenuis*, *Zygocactus truncatus* (Engleman, 1960) y *O. ficus-indica* (Johri *et al.*, 1992) es posible observar triadas o lótradas de megasporas, donde la megaspora funcional es la calazal. En *Opuntia arauntiacae* (Archibald, 1939) se origina una triada pero la megaspora funcional es la micropilar, lo que origina un tipo de desarrollo de saco embrionario diferente del Polygonum

❖ Megagametogénesis

En *P. lychnidiflora* el desarrollo del saco embrionario es del tipo Polygonum, igual que el reportado para el resto de las subfamilias. Además es un saco embrionario monospórico, lo cual contrasta con *Opuntia aurantiaca* el cual es bispórico y la megaspora micropilar da origen al saco embrionario, por lo que se determina que el tipo de desarrollo es Allium con la variante de que la megaspora funcional no es la calazal. El reinvestigar el tipo de desarrollo en esta última especie es imprescindible, pues por los resultados obtenidos en diferentes investigaciones, parece ser que el tipo de desarrollo del saco embrionario en toda la familia Cactaceae es del tipo Polygonum, aun más en los miembros del género *Opuntia*, donde todos los casos estudiados corresponden a este tipo de saco embrionario, por lo que es importante emprender la reinvestigación en esta especie, que es la única que se aparta de este patrón general encontrado en la familia.

En cuanto a las antípodas efímeras, se considera que este carácter es universal para la familia Cactaceae.

ANTERA

❖ Microsporangio

El desarrollo de la pared de la antera es de tipo monocotiledóneo, lo cual solo se ha reportado de forma específica para *Pachycereus militaris* (Nuñez *et al.*, 2001). Este tipo de desarrollo de la pared de la antera en la familia Cactaceae, de acuerdo con Davis

(1966) no corresponde ni al tipo más primitivo (Básico) ni al más avanzado (Reducido) de desarrollo de la pared.

El tejido de la antera presenta drusas desde etapas muy tempranas del desarrollo, lo cual es compartido con *Pachycereus militaris* (Nuñez *et al.*, 2001).

❖ Microsporogénesis

Las tétradas de microsporas son tetraédricas y no se presentan decusadas como ha sido reportadas para otros miembros de la familia e incluso en especies del mismo género.

❖ Microgametogénesis

El grano de polen maduro al momento de la dispersión es tricolular, característica general para la familia, y como es usual para plantas de clima cálido.

SEMILLA

Se reporta la presencia de un opérculo, estructura definida por Bregmany Bouman (1983) como la forma más elaborada de germinación por medio de un labio de la semilla, el cual permite que la semilla se abra como una caja, ya que la parte micropilar es empujada por la radícula en emergencia. El opérculo está reportado para las subfamilias Pereskioideae y Cactoideae, pero en este trabajo no se realizaron pruebas de germinación, por lo que no es posible determinar si lo posee o no.

El tejido de reserva que permanece en la semilla madura es el perispermo, por lo que se considera una semilla perispermica. El perispermo también se presenta en las otras dos subfamilias, pero en los géneros más avanzados como *Mammillaria* y *Cereus* (Tiagi, 1970) está ausente. Una tendencia evolutiva pudiera ser la presencia de abundante perispermo en las semillas menos evolucionadas e irse reduciendo hasta desaparecer en las semillas de especies más evolucionadas dentro de la familia Cactaceae.

Un carácter que comparten las tres subfamilias es la presencia de proteínas en el embrión como el principal material de reserva.

La poliembrionía, característica reportada para la familia (Tiagi, 1970; Johri *et al.*, 1992), fue encontrada en *Pereskia lychnidiflora*, en donde se observan dos embriones coexistiendo, ambos con la presencia de suspensor. No se pudo distinguir cual es el embrión cigótico y cual es el adventicio, pero un hecho importante es que solo uno de ellos persiste hasta la madurez, así que en la semilla madura solo hay un embrión.

❖ Cubierta seminal

La exotesta es la capa más engrosada y dura en donde se concentran los taninos, por lo cual Corner (1976) describe a la semilla de las cactáceas como exotestal.

En *Pereskia lychnidiflora* la testa tiene multiplicación de estratos durante su desarrollo, lo cual es totalmente opuesto con lo reportado para la familia y en especial con lo investigado por Maheshwari y Chopra (1955) en *Opuntia dillenii*, en donde los tegumentos son biestratificados y no sufren ninguna división mitótica posterior a la etapa de antesis. En las cactáceas en las cuales se ha estudiado el desarrollo de la cubierta de la semilla, la exotesta y endotegmen se llenan de taninos y presentan un engrosamiento en sus paredes, las capas más externas del tegmen se colpsan al igual que las células más internas de la testa, aún cuando estas últimas persisten por más tiempo.

Las diferencias en cuanto al desarrollo de la cubierta seminal en *Pereskia lychnidiflora* comparándolas con lo que ocurre en *Opuntia dillenii* son muy marcadas, ya que desde el comienzo, el óvulo en antesis está compuesto por tegumentos con 2 ó 3 estratos. Durante el desarrollo de la cubierta seminal las células de la testa puede llevar a cabo de 1 a 2 divisiones mitóticas y al final, en una semilla madura, la testa se compone de la exotesta uniestratificada, después se observan de dos a tres estratos de células, que pueden corresponder a la mesotesta uni o biestratificada y la endotesta uni o biestratificada, esto último no se pudo determinar con exactitud ya que ambas capa pueden dividirse durante el desarrollo de la semilla. Al igual que en *Opuntia dillenii*, la exotesta y el endotegmen se llenan de taninos y en la exotesta hay un engrosamiento en sus paredes siendo más evidente en la pared periclinal externa. Además tanto el mesotegmen como el exotegmen se colapsan y desaparecen.

Posiblemente una tendencia evolutiva en las cactáceas sea la reducción de estratos celulares en la cubierta seminal de la semilla madura y que en los miembros primitivos de la familia (Subfamilia Pereskioideae) una cubierta multiplicativa y formada en la madurez por varios estratos, se considere un carácter primitivo. Corner (1976) propone

que las semillas multiplicativas ocurren en familias primitivas, mientras que las más avanzadas tienen semillas con cubiertas no multiplicativas.

La semilla madura está compuesta por la exotesta y por la mesotesta y endotesta, las cuales pueden ser uni o biestratificada, además de restos del endotegmen. Sin embargo se ha reportado para la familia (Tiagi, 1970; Johri *et al.*, 1992) que la cubierta de la semilla madura solo la componen dos capas con taninos o bien como en *Mammillaria tenuis* (Tiagi, 1970) en donde solamente la exotesta persiste.

Las Cactaceae están relacionadas filogenéticamente con Aizoaceae y Portulacaceae. Buxbaum (1944, en Johri *et al.*, 1992) deriva a las cactáceas de las Phytolacaceae y considera su evolución paralela con Aizoaceae. Embriológicamente, Johri *et al.* (1992) asegura que las similitudes son más pronunciadas con Aizoaceae.

Sin embargo estudios filogenéticos basados en ADN, sugieren que la familia Cactaceae y la familia Portulacaceae están probablemente más relacionadas que el resto de las familias que integran el orden Caryophyllales. Entre las Portulacaceae, estudios en ciertos sitios de restricción del ADN indican un origen común para las Cactaceae con *Portulaca* (Anderson, 2001).

CONCLUSIONES

El estudio embriológico en la familia Cactaceae es incompleto. Los conocimientos que se tienen en la actualidad, en el caso particular de la subfamilia Pereskioideae, son aún menores y aquellos trabajos que se han realizado no toman en cuenta en su totalidad los caracteres embriológicos propuestos por varios autores (Palser, 1975; Stuessy, 1990; Tobe, 1989; y Johri *et al.*, 1992), los cuales son considerados de importancia taxonómica.

En este trabajo se realizó un estudio detallado del desarrollo embriológico de *Pereskia lychnidiflora* tomando en cuenta los caracteres propuestos por los autores antes mencionados.

Las aportaciones de este trabajo para la subfamilia son:

- Gineceo

Arquesporio unicelular, monospórico, tegumentos de origen dérmico, espacio de aire entre el tegumento interno y la nucela, recorrido del haz vascular hasta la calaza, presencia de cavidades en la base del ovario, presencia de drusas en la calaza, depósitos de taninos en la epidermis externa del tegumento externo y en la epidermis interna del tegumento interno desde el comienzo del desarrollo del saco embrionario

- Androceo

Desarrollo de la antera de tipo monocotiledóneo y drusas en tejido conectivo presentes desde etapas muy tempranas en el desarrollo de la antera.

- Semilla

Testa multiplicativa, cubierta seminal madura compuesta por una exotesta uniestratificada, mesotesta y endotesta uni o biestratificada.

Probablemente el carácter multiplicativo de los tegumentos así como el ovario súpero son las únicas características embriológicas encontradas en *Pereskia lychnidiflora*, que posiblemente corresponden a caracteres plesiomórficos para la familia.

La presencia de las cavidades alrededor del estilo debe ser investigada en el resto de la familia, pues posiblemente este hallazgo esté relacionado con la evolución de los nectarios florales.

LITERATURA CONSULTADA

- Anderson E. F. 2001. *The cactus family*. Timber Press. Portland, Oregón.
- Archibald E. E. 1939. The development of the ovule and seed of jointed cactus (*Opuntia aurantiaca*. Lindley). South African Journal of Science 36: 195-211.
- Arias M. S. 1997. Distribución General. En: *Suculentas mexicanas. Cactáceas*. CONABIO, SEMARNAP, UNAM y CVS. México D. F. 17-25p.
- Arreola N. 1997. Formas de vida y características morfológicas. En: *Suculentas mexicanas. Cactáceas*. CONABIO, SEMARNAP, UNAM y CVS. México. 27-35p.
- Barthlott W. y D. R. Hunt. 1993, Cactaceae. En: Kubitzki K., Rohwer J. G. y Bittrich V. *The families and genera of vascular plants*. Vol II. Flowering Plants, Dicotyledons. Springer-Verlag, Berlin.
- Boke, N. H. 1963. Anatomy and development of the flower and fruit of *Pereskia pititache*. Amer. J. Bot. 50: 843-858.
- Boke, N. H. 1966. Ontogeny and structure of the flower and fruit of *Pereskia aculeate*. Amer. J. Bot. 53: 534-542.
- Boke, N. H. 1968. Structure and development of the flower and fruit of *Pereskia diaz-romeroana*. Amer. J. Bo. 55: 1254-1260.
- Boke, N. H. 1980. Developmental morphology and anatomy in Cactaceae. BioScience 30 (9): 605-610.
- Bravo-Hollis H. 1978. *Las cactáceas de México*. Volumen I. Universidad Nacional Autónoma de México. México. D. F.
- Bravo-Hollis H. 1997 Introducción. En: *Suculentas mexicanas. Cactáceas. México*. CONABIO, SEMARNAP, UNAM y CVS. 10-12 p.
- Bravo-Hollis H y L. Scheinvar. 1995. *El interesante mundo de las cactáceas*. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología y FCE. México.
- Bregman R. y F. Bouman. 1983. Seed germination in Cactaceae. Botanical Journal of the Linnean Society 86:357-374.

- Buxbaum F. 1953. *Morphology of cacti. Section II. The flower*. Abbey Gaeden Press. Pasadena.
- Corner. E. J. H. 1976. *The seed of dicotyledons*. Vol I. Cambridge University Press.
- Curtis P. J. 1986. *Microtecnia vegetal*. Trillas. México. D. F.
- Davis G. L. 1966. *Systematic embryology of theaAngiosperms*. John Wiley and Sons, New York.
- Engleman M. E. 1960. Ovule and seed development in certain cacti. *Amer. J. Bot.* 47: 460-467.
- Ganong W. F. 1898. Upon polyembryony and its morphology in *Opuntia vulgaris*. *Bot. Gaz.* 25 (4): 221-229.
- García, E. 1981. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*, UNAM. México.
- Gibson, C. y P. S. Nobel. 1986. *The cactus primer*. Harvad University Press. Cambridge, Massachusetts.
- Guzmán C. 1997 Grupos taxonómicos. En: *Suculentas mexicanas. Cactáceas*. CONABIO, SEMARNAP, UNAM y CVS. México. D. F. 37- 41p
- INEGI. 1988. *Los municipios de Oaxaca. Colección de los municipios de México*. Secretaria de Gobernación y Gobierno del estado de Oaxaca.
- Johri B. M., K. B. Ambergaskar, P. S. y Srivastava. 1992. *Comparative embryology of angiosperms*. Vol. I. Springer-Verlay. New York.
- Leuenberger B. 1980. Notas sobre la distribución de *Pereskia lychnidiflora* D. C. en México. *Cact. Suc. Mex.* 25: 55-59.
- Leuenberger B. 1986. *Pereskia (Cactaceae)*. Memoirs. New York. *Bot. Gard.* 41: 1-141.
- López, C. M., J. Márquez y G. M. Sánchez. 1998. *Técnicas para el estudio del desarrollo en angiospermas*. Facultad de Ciencias -UNAM. México. D.F.
- Maheshwari P. y Chopra R. N. 1955. The structure and development of the ovule and seed of *Opuntia dillenii* Haw. *Phytomorphology* 5: 112-122.

**ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA**

- Nuñez M.C., E. M. Engleman y J. Márquez. 2001 Embriología de *Pachycereus militaris* (Audut) Hunt (Cactaceae). Bol. Soc. Bot. México 68:5-13.
- Palser B. F. 1975. *The bases of angiosperms phylogeny: embryology*. Ann. Missouri Bot. Gard. 62:621-646.
- Rzedowski J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, Mexico. D. F.0
- Ross R. 1982. Initiation of stamens, carpels, and receptacle in the Cactaceae. Amer. J. Bot. 69(3): 369-379.
- Stuessy T. F. 1990. *Plant taxonomy. The systematic evaluation of comparative data*. Columbia University Press. New York.
- Tiagi Y. D. 1967. Contribution to the embryology of the genus *Pereskia*. Proc. 54th Indian. Sci. Congr. (Hyderabad) Pr III Abstr. 324-325.
- Tiagi Y. D. 1970. Cactaceae. En: Seshachar B. R. Ed. Proceedings of the symposium on comparative embryology of angiosperms. Bulletin of the Indian National Science Academy 41: 30-35.
- Tobe H. 1989. The embryology of angiosperms: its broad application to the systematic and evolutionary study. Bot. Mag. Tokio 102 351-367.
- Torres C. R., R. Torres., P. Dávila y J. L. Villaseñor 1997. *Listados florísticos de México XVI. Flora del Distrito de Tehuantepec. Oaxaca*. Universidad Nacional Autónoma de México. México. D. F.
- Walter, S. C. S. Campbell, E. A. Kellogg, P. F. Stevens 1999. *Plant systematics. A phylogenetic approach*. Sinauer Associates. Inc. Massachusetts.

ANEXO 1

Las generalidades embriológicas de las cactáceas se resumieron en tres cuadros comparativos

GINECEO

Gineceo	Generalidades	Pereskioideae	Opuntioideae	Cactoideae
Ovario	Ovario semisúpero a infero, placentación basal a parietal.	Ovario súpero a semisúpero placentación basal-axilar, basal o parietal como en <i>P. aculeata</i> , <i>P. grandiflora</i> y <i>P. bleo</i> .	Ovario infero, placentación parietal.	Ovario infero, placentación parietal.
Descripción del óvulo	Óvulos bitégmicos, crassinucelados, anátropos, hemianátropos, campilótropos o circinótropos	En <i>Pereskia</i> los óvulos son anátropos cuando jóvenes y campilótros en la madurez.	En <i>Pereskia</i> y <i>Opuntia</i> los óvulos son circinótropos.	En <i>Zygocactus</i> los óvulos son anátropos cuando jóvenes y campilótros en la madurez. En <i>Mammillaria</i> y <i>Rhipsalis</i> son hemircinótropos.
Micrópilo	Endóstomo	Endostomo en <i>P. aculeata</i> , <i>P. grandiflora</i> y <i>P. bleo</i> .	-	Endostomo en <i>Pachycereus militans</i> .
Arquesporio	Multicelular	En <i>P. aculeata</i> , <i>P. grandiflora</i> y <i>P. bleo</i> el arquesporio consiste de una a dos células.	En <i>O. dillenii</i> y <i>O. ficusindica</i> una célula del arquesporio da lugar a una célula parietal que da origen al tejido parietal, aunque en la primera también se ha observado dos células arquesporiales. En <i>O. aurantiaca</i> dos células arquesporiales se dividen simultáneamente para formar diadas gemelas.	En <i>M. tenuis</i> , y <i>Zygocactus truncatus</i> una célula del arquesporio hipodérmico corta una célula parietal que da lugar al tejido parietal. En <i>Astrophytum myriostigma</i> el arquesporio esta formado de 1-5 células.
División meiótica de la célula madre de las megasporas	Se forman tétradas lineales o en forma de T y en algunas veces se presentan tríadas.	En <i>Pereskia</i> se forma una tétrada de megasporas, siendo la calazal la funcional. En <i>P. aculeata</i> , <i>P. grandiflora</i> y <i>P. bleo</i> , se forman tétradas lineales o en forma de T y en algunos casos tríadas, la megaspora funcional es la calazal.	En <i>O. dillenii</i> y <i>O. ficusindica</i> se forma una tétrada lineal o en forma de T o bien una tríada. La megaspora funcional es la calazal. En <i>O. aurantiaca</i> se forma una tríada y es la calazal la que sufre la 2ª división meiótica, pero es la micropilar la funcional.	En <i>M. tenuis</i> , y <i>Z. truncatus</i> se produce una tríada o una tétrada lineal o en forma de T, la megaspora funcional es la calazal. En <i>Rhipsalis</i> , <i>Pachycereus militans</i> y <i>A. myriostigma</i> se forma una tríada de megasporas, la diada micropilar no se divide y la megaspora funcional es la calazal. En <i>Thelocactus</i>

				<i>bicolor</i> y <i>Toumeyia papyracantha</i> la megaspora funcional es la calaza.
Saco embrionario	Desarrollo tipo Polygonum, con antípodas efímeras, las cuales pueden llegar a ser binucleadas. El saco embrionario contiene granos de almidón.	En <i>P. aculeata</i> , <i>P. grandiflora</i> y <i>P. bico</i> el desarrollo es de tipo Polygonum	En <i>O. dillenii</i> y <i>O. ficusindica</i> el desarrollo es del tipo Polygonum. La primera exhibe un aparato filiforme. En <i>O. aurantiaca</i> el saco embrionario es bispóico.	En <i>M. tenuis</i> , <i>P. militans</i> y <i>Z. truncatus</i> el desarrollo es del tipo Polygonum. En la primera las sinérgidas son ganchudas y exhiben un aparato filiforme.
Nucela	Curva, las células de la epidermis producen una capucha nucelar.	En <i>P. amapola</i> var <i>argentina</i> hay capucha nucelar.	En <i>Opuntia</i> las células terminales de la epidermis nucelar depositadas inmediatamente abajo del micrópilo llegan a ser altamente elongadas. En <i>O. aurantiaca</i> se forma una capucha nucelar.	En <i>Zygocactus</i> las células terminales de la epidermis nuclear depositadas inmediatamente abajo del micrópilo llegan a ser altamente elongadas. En <i>Rhipsalis</i> , <i>A. myriostigma</i> , <i>T. papyracantha</i> se forma una capucha nucelar.
Funiculo	Desarrollan en la parte ventral papilas glandulares, mientras que las células del interior son más engrosadas.	En <i>Pereskia</i> hay papilas y no se presentan funículos ramificados.	En <i>O. dillenii</i> y <i>O. aurantiaca</i> hay funículos ramificados. En <i>Nopalea</i> y <i>O. dillenii</i> la superficie interna del funículo presenta papilas.	En <i>Rhipsalis</i> , <i>P. militans</i> , <i>Cereus</i> y <i>A. myriostigma</i> hay papilas en el funículo. Este último presenta granos de almidón en el funículo. En <i>P. militans</i> hay funículos ramificados.
Protuberancia funicular	-	Presente	-	En <i>Astrophytum</i> , <i>Thelocactus</i> , <i>P. militans</i> , <i>Toumeyia</i> , <i>Rhipsalis</i> y <i>Zygocactus</i> se presenta una protuberancia funicular.
Tegumentos	Se presenta un espacio de aire entre los tegumentos cerca de la calaza. El tegumento externo e interno están formados por dos estratos excepto en la región apical.	<i>P. amapola</i> , <i>P. aculeata</i> , <i>P. grandiflora</i> y <i>P. bico</i> se presenta un espacio de aire entre los tegumentos.	En <i>O. aurantiaca</i> y <i>O. dillenii</i> los tegumentos son biestratificados y presentan un espacio de aire entre los tegumentos; mientras que en <i>O. vulgaris</i> son triestratificados. En <i>O. dillenii</i> se presentan óvulos gemelos que comparten ambos tegumentos o bien solo el tegumento externo.	En <i>A. myriostigma</i> y <i>P. militans</i> los primordios del tegumento son de origen dérmico. En esta especie como en <i>T. bicolor</i> existe un espacio de aire entre los tegumentos y una cámara de aire en el micrópilo, adyacente a la nucela.
Haz vascular	-	-	En <i>O. aurantiaca</i> llega hasta la calaza.	En <i>P. militans</i> llega hasta la calaza.

Fecundación	Ocurre la doble fecundación, el tubo polínico persiste y se ha observado en el micrópilo y nucela.	En <i>P. aculeata</i> , <i>P. grandiflora</i> y <i>P. bleo</i> el tubo polínico persiste en el micrópilo.	En <i>O. aurantiaca</i> no hay doble fecundación.	En <i>A. myriostigma</i> después de la fecundación se liñe de rojo el endotegemen, la exotesta y las células epidérmicas y subepidérmicas de la calaza que delimitan la copa hilar. En <i>P. militaris</i> la fecundación es porogama.
-------------	--	---	---	--

ANDROCEO

Androceo	Generalidades	Pereskioideae	Opuntioideae	Cactoideae
Arquesporio	Generalmente consiste de una hilera de células	-	-	-
Antera	Tetrasporangiada	Bilobulada y tetrasporangiada	-	En <i>P. militaris</i> presencia de drusas en el conectivo.
División de la CMM	Citocinesis simultánea resultando tétradas tetraédricas y decusadas	En <i>P. aculeata</i> , <i>P. grandiflora</i> y <i>P. bleo</i> hay tétradas tetraédricas y decusadas.	-	-
Pared de la antera	Una capa media efímera, tapete secretor con células bi-multinucleadas, con fusión nuclear común.	En <i>P. aculeata</i> , <i>P. grandiflora</i> y <i>P. bleo</i> consiste de epidermis, endotecio fibroso, una capa media y tapete frecuentemente binucleados.	-	En <i>M. carnea</i> consiste de epidermis, endotecio fibroso, una capa media y tapete. En <i>P. militaris</i> el desarrollo es Monocotiledóneo.
Polen	Se libera tricelular, los gametos masculinos tiene una prominente cola, lo que sugiere una clase de motilidad. La ectexina es compacta y aisladamente puntibaculada, espinulada y reticulada. Se distinguen 8 tipo de polen: 3-zonocolpado, 6,9,12 y 15 pantocolpado, 9-pantoporado y 12-15 pantoporado poliedral.	Exina tectada con perforaciones y espinulas. Tricolpados a 15 pantoporados. En <i>P. aculeata</i> , <i>P. grandiflora</i> y <i>P. bleo</i> se libera tricelular.	-	En <i>P. militaris</i> se libera tricelular
Antera madura	Epidermis persistente y endotecio fibroso	Dehiscencia longitudinal	-	En <i>P. militaris</i> consiste de epidermis y endotecio engrosado.

SEMILLA

Semilla	Generalidades	Pereskioideae	Opuntioideae	Cactoideae
Descripción general	Perispermica, albuminosa, ariladas, exotestales, con estrofiolo.	Con opérculo. El micrópilo es discernible en la base adjunto al hilo. La región hilo-micrópilo es pequeña.	Sin opérculo. En <i>O. dillonii</i> las células del funículo contienen almidón. Las células internas del funículo desarrollan fibras y papilas en la parte externa, lo cual forma la pulpa.	Con opérculo
Endospermo	Nuclear	En <i>P. sacharosa</i> hay una capa de endospermo sobre la radícula. En <i>P. aculeata</i> , <i>P. grandiflora</i> y <i>P. bloo</i> el endospermo es nuclear.	En <i>Opuntia</i> es libro nuclear, pero en <i>O. aurantiaca</i> no hay endospermo.	En <i>Astrophytum</i> , <i>Thelocactus</i> , y <i>Toumeya</i> , es celularizado y se encuentra alrededor del embrión y persiste como una delgada capa al final de la radícula en la semilla madura. En <i>M. tonuis</i> el endospermo permanece libre nuclear. En <i>Cereus</i> y <i>Forocactus</i> la región calazal del endospermo nuclear desarrolla un haurorio.
Perispermo	-	Se presenta bien desarrollado y localizado entre los cotiledones e hipocótilo. Contiene almidón.	En <i>O. dillonii</i> es persistente	En géneros avanzados esta ausente. En <i>T. bicolor</i> y <i>T. papyracantha</i> persiste el perispermo y contiene almidón.
Embrión	Oblongo, globular, curvo o recto. Poliembrión nuclear o del suspensor. Degenera el cigótico y solo generalmente un embrión alcanza la madurez.	Presenta cotiledones bien desarrollados. El embrión cigótico generalmente degenera y un embrión adicional se desarrolla de la nucela.	En <i>O. dillonii</i> y <i>O. aurantiaca</i> solo 1 o raramente 2 embriones alcanzan la madurez. Embriones con 2-5 cotiledones se presentan. Cotiledones más largos que el hipocótilo. Embriones adventicios con suspensor. En <i>O. aurantiaca</i> el embrión contiene proteínas.	En miembros avanzados los cotiledones están indiferenciados mientras que en <i>A. myriostigma</i> hay un buen desarrollo del hipocótilo y los cotiledones reducidos. En <i>Astrophytum</i> , <i>Thelocactus</i> , <i>Toumeya</i> y <i>Rhipsalis</i> las divisiones tempranas del cigoto y sus derivados son transversales dando origen a un embrión filamentoso. En <i>Cereus jamaracu</i> la división es oblicua y

				<p>hay un suspensor masivo de donde nacen nuevos embriones adventicios. En <i>Mammillaria</i> hay embriones adventicios con suspensor.</p>
<p>Cubierta seminal.</p>	<p>La epidermis externa de la testa es una capa mecánica con células engrosadas, la epidermis interna tiene paredes delgadas y puede persistir. Tegumentos principalmente no multiplicativos. La cubierta seminal madura esta formada por dos capas con taninos.</p>	<p>Las células de la cubierta forman pequeñas costillas a lo largo de la periferia con filas de células de la testa rectangulares.</p>	<p>En <i>O. dillenii</i> durante el desarrollo de la semilla no hay división en los tegumentos.</p>	<p>En <i>M. tenuis</i> las paredes tangenciales externas de la epidermis tienen hoyos y la capa externa del tegumento interno es persistente. En <i>T. bicolor</i> se presenta una testa tuberculada.</p>