



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Reproducción en *Syringodium filiforme* Kützing
(Cymodoceaceae): microsporogénesis y
microgametogénesis

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

Bióloga

P R E S E N T A:

María Eugenia Bernal Gómez



DIRECTORA DE TESIS:
Dra. Guadalupe Judith Márquez Guzmán

2019
Ciudad Universitaria, CDMX



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.

1. Datos del alumno
Bernal
Gómez
María Eugenia
55198031
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
311527528

2. Datos del tutor
Dra.
Guadalupe Judith
Márquez
Guzmán

3. Datos del sinodal 1
Dra.
Brigitta Ine
van Tussenbroek
Ribbink

4. Datos del sinodal 2
Dra.
Sonia
Vázquez
Santana

5. Datos del sinodal 3
Dra.
Karina
Jiménez
Durán

6. Datos del sinodal 4
M. en C.
Rubí
Bustamante
García

7. Datos del trabajo escrito
Reproducción en *Syringodium filiforme* Kützing (Cymodoceaceae): microsporogénesis y microgametogénesis
47 p
2019

Agradecimientos académicos

Agradezco a la Facultad de Ciencias y a todos los profesores que me dieron clase durante mi trayectoria académica, pues fueron fundamentales en mi formación como bióloga.

Al Laboratorio de Desarrollo en Plantas, por brindarme el espacio, equipo y conocimientos para llevar a cabo el trabajo. A la Dra. Judith Márquez, la Dra. Margarita Collazo, la Dra. Sonia Vázquez, al M. en C. Ricardo Wong y a la M. en C. Mónica Pérez por sus enseñanzas, apoyo y seguimiento durante todo este tiempo.

Al Programa de Apoyo a Proyectos para la Innovación y mejoramiento de la Enseñanza (PAPIME), por la beca otorgada como parte del proyecto PE206318 “Los pastos marinos mexicanos: las plantas invisibles”.

A la M. en C. Guadalupe Barba, por su apoyo en la colecta del material y durante mi breve estancia en Puerto Morelos.

A la M. en C. Berenit Mendoza Garfias, por las asesorías sobre el procesamiento, montaje y toma de fotomicrografías en el Microscopio Electrónico de Barrido del Instituto de Biología de la UNAM.

A la M. en F. P. Ana Isabel Bieler Antolín y al M. en C. Alejandro Martínez Mena, del Laboratorio de Microcine de la Facultad de Ciencias de la UNAM, por el tiempo y paciencia invertidos en la toma de micrografías.

A los miembros del jurado, Dra. Brigitta Ine van Tussenbroek Ribbink, Dra. Judith Márquez Guzmán, Dra. Sonia Vázquez Santana, Dra. Karina Jiménez Durán y M. en C. Rubí Bustamante García; por las valiosas observaciones que contribuyeron a mejorar el trabajo.

A Rubí Bustamante García y Martha Martínez Gordillo, por hacer que me enamorara perdidamente de las plantas.

Agradecimientos a título personal

A mamá y papá, por todo el amor y apoyo incondicional que me han brindado. Por esforzarse día a día con tal de hacer realidad nuestros sueños, por aguantar mis locuras por más grandes que sean, por todos los consejos, regaños y estímulos que me hacen crecer como persona. Jamás habrá palabras suficientes para agradecer lo que han hecho por mí...soy la persona que soy gracias a ustedes.

A mi hermano, Nene, por acompañarme en cada paso, por tantos momentos de alegría, risas y flojera que hemos compartido. Por todas las sonrisas, peleas y regaños que me han hecho valorar tanto a mi mejor compañero de vida. No cualquiera puede decir que ha estado conmigo desde el primer segundo (que quede claro que yo soy la que te ha aguantado y no al revés).

A mis otros hermanos, Oscar y Rodri. Gracias Rodri, por tantas aventuras y por siempre ser el que tiene la culpa. Y Gracias, Casc, porque reír contigo se ha vuelto de mis pasatiempos favoritos.

A mi tía Silvia, por todos los años que me has cuidado y consentido, por todo lo que me has enseñado y por todo el amor que me has dado. Definitivamente no hubiera llegado hasta aquí sin tu ayuda.

A mi familia en general, por tanto apoyo y amor.

A Carlita, Elena, May, Oscar, Itzel, Jime, Mirna, Yair, Clo y a todos mis amigos; por su amistad, por tantas experiencias, risas, pláticas profundas y mundanas, porque sin ustedes el camino no hubiera sido tan divertido. A Paola, por tantos años de amistad, por presentarme a uno de los principales grupos funcionales de la carrera, por todo lo que hemos aprendido, reído y disfrutado juntas, por ayudarme a terminar la tesis a base de cafés...¡eres la mejora!

Al Representativo de Fútbol Rápido de la UNAM, por tantas experiencias, por inculcarme disciplina y constancia, por enseñarme a nunca rendirme, por recordarme que siempre puedo dar más y que cada minuto de esfuerzo vale la pena. Gracias por darme a una familia con la que siempre puedo contar.

Al Equipo de Buceo de la Facultad de Ciencias, por formarme no sólo como buzo sino como persona. Por tantos momentos de alegría y narcosis y por enseñarme que el buceo no es sólo una herramienta, es un estilo de vida.

To my Australian fam: Julian, Sammy, Madeline, Lucy, Ina, Akhtar Ali and Tobi; for all the moments of joy, support and learning that we spent together.

To my Dive La Trobe fam, for being such an awesome group of people, for always being willing to give the biggest of your smiles, for all the laughter and underwater moments we spent together. Thank you for teaching me that 14,352 km of distance are only a couple of bubbles away! Once a Dive LaTrober...always a Dive LaTrober!

Al grupo de “CactoParásitosMarinos”, por hacerme parte de los seminarios, por todas las discusiones, risas y comida que pasamos juntos.

A todos mis amigos de Desplant, por hacer que mi estancia en el laboratorio fuera tan agradable, por todas las bromas, chismes, risas y parafina que compartimos.

A la Universidad Nacional Autónoma de México, por ser mi segundo hogar, por darme la oportunidad de crecer como persona, por permitirme defender tus colores como deportista, por darme la satisfacción de sentir cómo se enchina la piel con una “Goya”, por enseñarme a ser una estudiante más comprometida y por prepararme para afrontar los retos de ser profesionista, por tantas experiencias y satisfacciones. ¡Gracias porque me lo has dado todo!

A ti, querido lector, por interesarte en los pastos marinos. Espero que lo que escribí te sea de ayuda, que contenga la respuesta que buscas o que te obligue a hacer más preguntas.

A mi Tata

“...siempre estaré con ella, en las flores, en la laguna, en las noches bajo las estrellas ...”

- Marisol Martín del Campo-

CONTENIDO

RESUMEN	8
1. INTRODUCCIÓN	9
2. ANTECEDENTES	10
2.1 Importancia de los pastos marinos.....	10
2.2 Taxonomía y distribución.....	11
2.3 Familia Cymodoceaceae	12
2.4 <i>Syringodium filiforme</i>	13
2.5 Desarrollo y morfología del androceo en la familia Cymodoceaceae.....	14
3. OBJETIVOS	16
3.1 General:.....	16
3.2 Particulares:.....	16
4. ZONA DE COLECTA	17
5. MATERIALES Y MÉTODOS	18
6. RESULTADOS	20
6.1 Descripción de la inflorescencia masculina.....	20
6.2 Desarrollo del androceo con MEB.....	23
6.3 Desarrollo de la pared de la antera.....	27
6.4 Microsporogénesis y microgametogénesis.....	28
7. DISCUSIÓN	36
7.1 Descripción de la inflorescencia masculina y desarrollo del androceo.....	36
7.2 Desarrollo de la pared de la antera.....	38
7.3 Microsporogénesis y microgametogénesis.....	39
8. CONCLUSIONES	41
REFERENCIAS	42

RESUMEN

Syringodium filiforme es una especie dioica de angiospermas marinas que se distribuye en el Gran Caribe. En el presente trabajo se propuso una terminología para describir las inflorescencias masculinas de *S. filiforme* y se describió la micromorfología del desarrollo del androceo a través de microscopía electrónica de barrido (MEB) y la estructura mediante técnicas anatómicas. Este estudio se realizó con flores e inflorescencias de individuos colectados en Puerto Morelos, Quintana Roo, México.

Los resultados muestran que las flores masculinas están agrupadas en inflorescencias cimosas y son flores aperiantadas. Las anteras poseen cuatro tecas bisporangiadas y presentan dehiscencia longitudinal y extrorsa. El análisis de las secciones obtenidas comprueban que el desarrollo de la pared de las anteras es de tipo básico, el tapete es plasmodial, la citocinesis es sucesiva y los granos de polen son filiformes.

Esta investigación complementa trabajos preexistentes sobre la biología reproductiva de la especie y sienta las bases para entender la adaptación de las angiospermas al ambiente marino y para el desarrollo de estrategias dirigidas a la conservación de praderas marinas, actualmente amenazadas por el cambio climático.

1. INTRODUCCIÓN

La microsporogénesis y microgametogénesis son procesos en el desarrollo de órganos y estructuras reproductivas masculinas en las plantas. Estos procesos relativos a la reproducción sexual constituyen el objeto de estudio de la embriología vegetal y adquieren relevancia al ser aplicados en el campo de la sistemática, evolución, ecología y restauración de ecosistemas (Tobe, 1989).

Los pastos marinos son plantas adaptadas al medio acuático. Son importantes ya que constituyen un ecosistema que funge como hábitat para etapas juveniles de animales marinos, participan en el flujo de nutrientes y mejoran la calidad de vida al proveer de diversos servicios ecosistémicos a las comunidades (Verweij *et al.*, 2008; Unsworth *et al.*, 2012). Para que estos organismos prevalezcan, la reproducción sexual es fundamental; ya que promueve la variabilidad genética, enmascara genes deletéreos y mantiene estables a las poblaciones (Williams, 1975).

A pesar de la importancia que representa el estudio de la reproducción sexual, la información que existe sobre el desarrollo de las flores, frutos y semillas de pastos marinos es incompleta y se carece de estudios recientes. El continuo uso y desuso que se le da a los términos y estructuras y el uso frecuente de referencias imprecisas o de difícil acceso, han dificultado la realización de estudios comparativos y análisis integrativos en este grupo de plantas marinas.

Particularmente en la familia Cymodoceaceae, a pesar de que de alguna manera se han estudiado todos los géneros que la comprenden, la mayoría de las investigaciones se limitan a describir la morfología externa de las flores; sin incluir detalles anatómicos ni información sobre el desarrollo.

Siendo aún más específicos, la problemática que se presenta en el caso de *S. filiforme*, es que se han utilizado términos poco claros para describir las inflorescencias y los trabajos referentes a la micromorfología y desarrollo floral no han sido completados.

Con el propósito de sumar información relativa a las estructuras reproductoras de pastos marinos y complementar los trabajos realizados por Cox *et al.* (1990) y Tomlinson y Posluszny (1978), en el presente trabajo se estudió la morfología, micromorfología y desarrollo de las flores masculinas de *S. filiforme*.

2. ANTECEDENTES

Los pastos marinos son angiospermas adaptadas al ambiente marino. En un principio, se establecieron cuatro características para catalogar a una planta como pasto marino: (i) estar adaptada a sobrevivir en un medio salino, (ii) desarrollar todo su ciclo de vida completamente sumergida, (iii) poseer un sistema de anclaje al sustrato que le permita resistir al oleaje y las corrientes y (iv) presentar polinización hidrófila (Arber, 1920). En trabajos más recientes, se mencionan tres características más: (i) habitar exclusivamente ambientes marinos o estuarinos, (ii) presentar hojas especializadas carentes de estomas y (iii) presentar paredes celulares con polisacáridos sulfatados y otros polisacáridos reminiscentes de algas (Olsen *et al.*, 2016).

2.1 Importancia de los pastos marinos

Los pastos marinos desempeñan un papel fundamental en los ecosistemas marinos debido a que fungen como productores primarios al convertir la luz solar y el dióxido de carbono en moléculas orgánicas aprovechables para otros organismos. También participan activamente en la formación de suelo y retención del sustrato (Widdows *et al.*, 2008); lo que no sólo actúa como hábitat para otras especies, sino que constituye una barrera física contra procesos de erosión y fuertes oleajes (Christianen *et al.*, 2013). Además, intervienen en el flujo de oxígeno y captura de carbono y contribuyen como fuente de alimento y refugio de animales juveniles y adultos (Verweij *et al.*, 2008; Yarbrow y Carlson, 2008; Unsworth *et al.*, 2012; Howard *et al.*, 2014). En las poblaciones de pastos marinos, se encuentra una gran diversidad de organismos; como hidrozoarios, esponjas, crustáceos, moluscos, protozoarios, equinodermos, poliquetos y hasta microorganismos degradadores, como algas y diatomeas. Aunado a éstos, convergen también animales transitorios que ramonean en las praderas; como tortugas, manatíes, dugongos, rayas y tiburones (Romeu, 1996).

Las praderas de pastos marinos también proveen servicios ecosistémicos económicos y culturales. Varias de las especies que habitan en ellas representan la principal fuente de ingreso de algunas comunidades, son parte del atractivo turístico del lugar y fomentan un sentido de pertenencia y cuidado del ambiente en la población (Di Carlo y McKenzie, 2011).

2.2 Taxonomía y distribución

A nivel mundial, se reportan aproximadamente 72 especies de pastos marinos, pertenecientes a 13 géneros y 6 familias (Short *et al.*, 2011). Recientemente se describió una nueva especie del género *Ruppia*, *R. mexicana*, por lo que el número actualizado de especies de pastos marinos es de 73 (den Hartog *et al.*, 2016).

Las angiospermas marinas forman un grupo funcional, no sistemático, por lo que las especies que lo representan están agrupadas en diferentes familias, sin tener que estar estrechamente relacionadas filogenéticamente. Pertenecen a las familias Hydrocharitaceae (con los géneros *Enhalus*, *Halophila* y *Thalassia*), Posidoniaceae (género *Posidonia*), Cymodoceaceae (géneros *Amphibolis*, *Cymodocea*, *Halodule*, *Syringodium* y *Thalassodendron*), Ruppiaceae (género *Ruppia*), Zosteraceae (géneros *Zostera* y *Phyllospadix*) y Zannichelliaceae (género *Lepilaena*); todas dentro del orden Alismatales en el clado de las monocotiledóneas (APG IV, 2016). Análisis filogenéticos realizados con las secuencias *rbcL* y *trnL* del cloroplasto han puesto en evidencia que los pastos marinos forman un grupo polifilético con al menos tres orígenes evolutivos diferentes (Les *et al.*, 1997; Procaccini *et al.*, 1999; Li y Zhou, 2009) [Fig. 1].

Los pastos marinos se distribuyen ampliamente en casi todo el mundo, siendo el sureste Asiático y el suroeste Australiano los centros de mayor diversidad (Spalding *et al.*, 2003). Se establecen sobre fondos arenosos o lodosos en la zona intermareal y hasta profundidades cercanas a los 50 m (Borg, Micallef y Schembri, 2006). En lugares cercanos a la playa, con poca profundidad, crecen en forma de praderas densas; mientras que, en aguas profundas, se distribuyen en parches pequeños y escasos (van Tussenbroek *et al.*, 2010). Son organismos que se reproducen de manera sexual y asexual; y aunque predomina la segunda, la reproducción sexual juega un papel importante en el mantenimiento de las poblaciones y la variabilidad genética (van Tussenbroek *et al.*, 2009).

En México, se encuentran cuatro familias (Cymodoceaceae, Hydrocharitaceae, Ruppiaceae y Zosteraceae), representadas por 7 géneros de pastos marinos; *Halodule*, *Syringodium*, *Halophila*, *Thalassia*, *Ruppia*, *Zostera* y *Phyllospadix* (Romeu, 1996; den Hartog *et al.*, 2016).

2.3 Familia Cymodoceaceae

La familia Cymodoceaceae, a la cual pertenece *S. filiforme*, se caracteriza por incluir plantas unisexuales, con tallo simpodial, con hojas de tres o más nervaduras paralelas, con numerosas células con taninos, flores solitarias, en pares o en inflorescencias en cimas o tirso, aperiartadas, flores masculinas con dos anteras, polen filiforme y flores femeninas con dos ovarios con uno, dos o tres estilos filiformes (Mabberley, 1997; den Hartog y Kuo, 2006).

La familia está integrada por 17 especies aceptadas, que se distribuyen en cinco géneros: *Amphibolis*, *Cymodocea*, *Halodule*, *Syringodium* y *Thalassodendron* (Short *et al.*, 2011; The Plant List, 2013). En México se encuentran tres especies: *Halodule beaudettei*, *Halodule wrightii* y *Syringodium filiforme* (Ramírez, 2013).

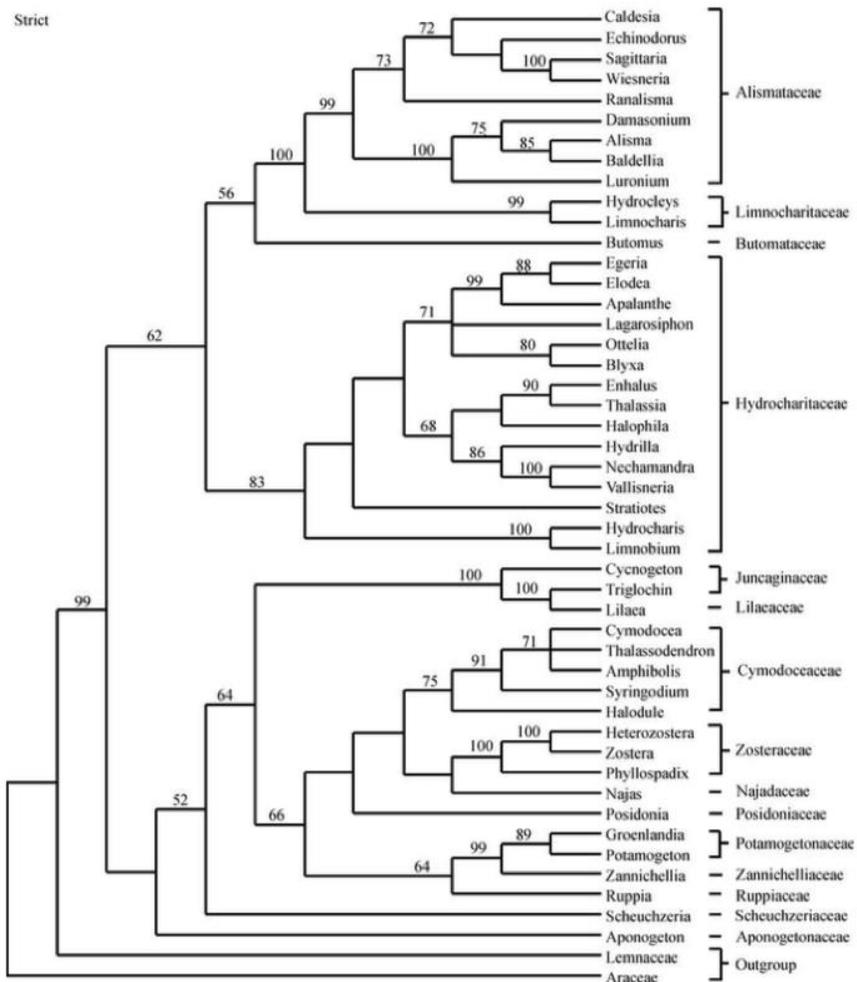


Figura 1. Cladograma basado en secuencias del gen *rbcL* y caracteres morfológicos. Muestra las relaciones filogenéticas dentro del orden Alismatales. Tomado de Li y Zhou, 2009

2.4 *Syringodium filiforme* Kützing

Syringodium filiforme es una planta marina dioica, con brotes dimórficos e inflorescencias cimosas, al menos en alguna etapa del desarrollo. La flor femenina se caracteriza por ser aperiantada, bicarpelar unilocular, con dos estigmas filiformes sin papilas y un óvulo (Cox *et al.*, 1990).

La flor masculina presenta anteras con numerosas células con taninos, cuatro pares de microsporangios cubiertos por brácteas, dehiscencia longitudinal y polen filamentososo (Tomlinson y Posluszny, 1978).

Se distribuye en el Gran Caribe¹, desde Florida hasta Venezuela, incluyendo el Golfo de México, el Mar Caribe y las Bermudas [Fig. 2] (Short *et al.*, 2010). *S. filiforme* se encuentra restringida a la zona submareal, principalmente a bajas profundidades, entre 0.5 y 10 m. Sin embargo, se puede encontrar hasta los 18 m (Phillips y Meñez, 1988).



Figura 2. Distribución de *Syringodium filiforme*. Tomado de Short *et al.*, 2010.

¹ El Gran Caribe es una región del Atlántico occidental que comprende el Golfo de México, el Mar Caribe, las Bermudas y el litoral del norte de Brasil (Salazar-Vallejo, 2000).

2.5 Desarrollo y morfología del androceo en la familia Cymodoceaceae

En lo referente a estudios sobre anatomía y desarrollo del androceo en la familia Cymodoceaceae, existen publicaciones sobre morfología floral de *Cymodocea serrulata*, *C.nodosa*, *Halodule wrightii*, *Amphibolis antarctica*, *A. griffithii*, *Thalassodendron ciliatum* y *T. pachyrizhum*. Sólo se han incluido estudios anatómicos en el caso de *Amphibolis* (McConchie, Ducker y Knox, 1982), *Halodule* (Gómez, 2011) y *Thalassodendron* (Ducker, Pettitt y Knox, 1978; Kuo y Kirkman, 1987). De estos últimos, sólo en *Amphibolis* y *Halodule* se ha descrito la formación del grano de polen [Tabla 1].

Refiriéndose específicamente a *S. filiforme*, existen investigaciones sobre la morfología general del fruto, semilla y germinación (McMillan, 1981; 1983; McMillan y Bragg, 1987) y sólo una referencia sobre la morfología de los órganos reproductivos y la polinización (Cox *et al.*, 1990). Un antecedente más reciente corresponde al trabajo de Guzmán-Trampe (2009), sobre el desarrollo del fruto y la semilla, banco de semillas y germinación.

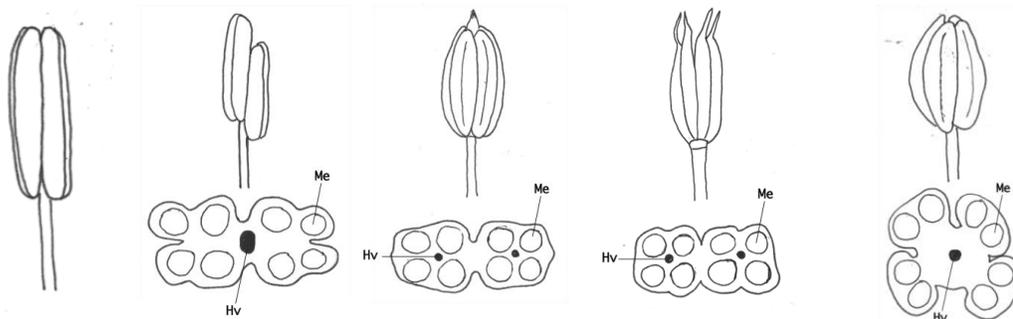
En cuanto a trabajos anatómicos y micromorfológicos referentes a la morfología y al desarrollo de las flores, se cuenta con la investigación de Tomlinson y Posluszny (1978). En dicho trabajo, se describe la morfología de las flores desde etapas tempranas y se concluye que el término “flor” en la familia Cymodoceaceae se ha utilizado para referirse a las estructuras individuales asociadas a brácteas especializadas. Además, se propone que de las especies que conforman a dicha familia, *Syringodium filiforme* es la que muestra menos evidencia de que el androceo esté conformado por dos anteras fusionadas y retoma la sugerencia de den Hartog (1970) al decir que, de ser cierto que son dos anteras las que están involucradas, entonces el eje que las une no es un filamento² sino un pedicelo³. También se advierte la presencia de un “perianto vestigial” en la flor masculina, y se propone como evidencia de que existe una “flor verdadera”. Por último, advierte sobre la necesidad de realizar estudios anatómicos y morfológicos adicionales que permitan un mejor entendimiento sobre el desarrollo y biología reproductiva de la especie. En este contexto se inscribe la presente investigación.

² Filamento: la parte estéril del estambre que sostiene la antera (Moreno, 1984).

³ Pedicelo: soporte individual de una flor que forma parte de una inflorescencia (Moreno, 1984).

Tabla 1. Morfología del androceo en la familia Cymodoceaceae (Hv= haz vascular, Me= microsporangio, * = sin información).

Género (especie estudiada)	<i>Cymodocea</i> (<i>C. serrulata</i> y <i>C. nodosa</i>)	<i>Halodule</i> (<i>H. wrightii</i>)	<i>Thalassondendron</i> (<i>T. pachyrrhizum</i>)	<i>Amphibolis</i> (<i>A. antarctica</i> y <i>A. griffithii</i>)	<i>Syringodium</i> (<i>S. isoetifolium</i> y <i>S. filiforme</i>)
No. de anteras	<i>C. serrulata</i> : Dos anteras con dos tecas unidas en un mismo nivel <i>C. nodosa</i> : una antera con dos sacos polínicos unidos por un conectivo	Dos anteras fusionadas	2 fusionadas con un apéndice terminal	2 fusionadas con apéndices terminales	*
No. de Microsporangios	*	4	4 lóculos por antera	4 lóculos por antera	4 pares
Tipo de fusión de las anteras	Unidas a la misma altura	Unidas a diferentes alturas	Lateral	Lateral	*
Haz vascular	*	Dos independientes que se fusionan en algún punto	Un haz vascular que se extiende desde la base de la flor, se bifurca a la altura de la bráctea más interna. Los 4 lóculos rodean un haz vascular.	Un haz vascular que se divide en 2. Los 4 lóculos rodean un haz vascular.	*
Brácteas	*	Una bráctea que cubre a las anteras por completo	De 4 a 6, con vaina y lámina, alternadas, todas excepto la más interna presentan ligula. La última encierra la inflorescencia (2 flores)	*	Dos por flor
Flor	Flor solitaria	Flor solitaria	Inflorescencia con 2 flores	Inflorescencia con 2 flores	Inflorescencia cimosa
Polen	Filiforme	Filiforme	Filiforme, enrollado, sin exina	Filiforme, enrollado	Filiforme
Tipo de tétrada	*	Isobilateral	*	Isobilateral	*
Referencias	Caye y Meinesz, 1985 den Hartog y Kuo, 2006 Kirkman, 1975	Gómez, 2011	Kuo y Kirkman, 1987	Ducker, Petit y Knox, 1978 McConchie, Ducker y Knox, 1982	Tomlinson y Posluszny, 1978



3. OBJETIVOS

3.1 General:

Describir el desarrollo de la flor masculina de *Syringodium filiforme*.

3.2 Particulares:

- Definir el tipo de desarrollo que presenta la pared de la antera.
- Definir el tipo y tiempo de persistencia del tapete.
- Describir la microsporogénesis y microgametogénesis.
- Proponer terminología para describir las inflorescencias masculinas de *S. filiforme*.

4. ZONA DE COLECTA

La colecta del material biológico se llevó a cabo entre los años 2002 y 2007 en las instalaciones de la Unidad Académica de Sistemas Arrecifales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la Universidad Nacional Autónoma de México; en Puerto Morelos, Quintana Roo, México [Fig. 3]. El sitio de muestreo forma parte de la Laguna Arrecifal de Puerto Morelos, que a su vez pertenece al Parque Nacional Arrecife de Puerto Morelos, en el Caribe Mexicano. El clima de la región es cálido subhúmedo, con temporadas de lluvias marcadas, con una temperatura promedio de 26.3 °C. El trabajo de campo se realizó en la franja litoral, la cual presenta sustrato arenoso de origen calcáreo y praderas marinas dominadas por *Thalassia testudinum* y *Syringodium filiforme*.

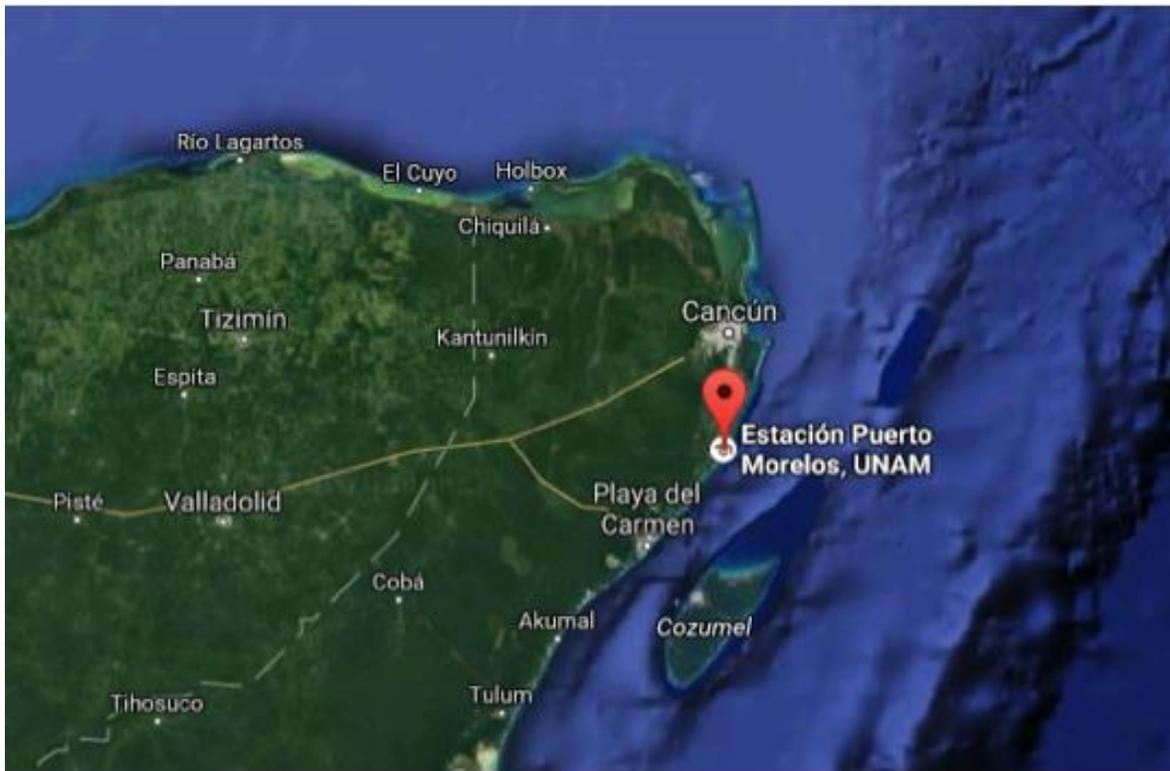


Figura 3. Zona de colecta. Tomado de Google, INEGI, 2018.

5. MATERIALES Y MÉTODOS

Se utilizaron muestras de flores masculinas de *S. filiforme* fijadas en FAA (formaldehído/etanol 96%/ácido acético/agua destilada, 2:10:1:7), colectadas entre 2002 y 2007 en Puerto Morelos, Quintana Roo, México. El tratamiento inicial de las muestras consistió en remover el exceso de sal y arena con agua y deshidratar el material gradualmente hasta etanol al 70% (30% y 50%, una hora en cada etanol). Posteriormente, las inflorescencias fueron disectadas bajo el microscopio estereoscópico, removiendo las brácteas de cada flor.

Habiendo concluido la disección del material, se llevaron a cabo las siguientes técnicas histológicas y micromorfológicas (López *et al.*, 2005; Márquez-Guzmán *et al.*, 2016):

Microscopía electrónica de barrido (MEB)

Para conocer la morfología externa durante el desarrollo de las flores masculinas, el material que fue disectado se deshidrató gradualmente hasta etanol absoluto (85%, 90%, 100%, 100%; una hora en cada concentración). Enseguida, se colocó en bolsas de papel cebolla y fue desecado a punto crítico con CO₂ en una desecadora Emitech K850. Una vez desecadas, las flores se montaron en portamuestras con cinta de carbono con pegamento doble cara para después ser cubiertas con oro en una ionizadora Quorum Q150R ES. Posteriormente, se observaron en el microscopio electrónico de barrido HITACHI SU1510 y se obtuvieron fotomicrografías.

Técnicas histológicas

Se obtuvo la longitud de cada flor masculina (mm), midiendo desde la base hasta el ápice de las tecas. Se establecieron las siguientes categorías: 1 [0, 0.7), 2 [0.7, 1.4), 3 [1.4, 2.2), 4 [2.2, 2.9) y 5 [2.9, ∞) y 6 [anteras dehiscentes]. Las anteras clasificadas en categorías fueron deshidratadas gradualmente en etanol (85%, 90%, 100%, 100%; una hora en cada concentración). Subsecuentemente, fueron infiltradas con mezclas de LR-White - etanol absoluto 1:3, LR-White - etanol absoluto 1:1 y LR-White - etanol absoluto 3:1 (dos horas en cada mezcla). Posteriormente, fueron embebidas durante 24 horas en LR-White

puro. La inclusión del material en LR-White se realizó utilizando cápsulas de gelatina; la polimerización se llevó a cabo en ausencia de oxígeno y a 56 °C durante 12 horas. Se realizaron cortes semifinos de 0.5 - 1 μm con un ultramicrotomo RMC-MT 990, utilizando cuchillas de vidrio.

Las secciones obtenidas fueron teñidas con azul de toluidina 0.5%, las preparaciones fueron montadas con Entellan y observadas al microscopio óptico. Se realizaron micrografías con un fotomicroscopio Olympus Provis AX70. A pesar de que inicialmente se definieron seis etapas, éstas únicamente tuvieron relación con las primeras y las últimas etapas del desarrollo. Es decir, las etapas de desarrollo no van en función de la longitud de la flor, por lo que no se tomaron en cuenta para realizar las descripciones.

6. RESULTADOS

6.1 Descripción de la inflorescencia masculina

Syringodium filiforme presenta inflorescencias determinadas con arquitectura cimosa de origen axilar. A partir de la zona axilar de cada rama principal se deriva a su vez otra rama, de tal manera que se forma una inflorescencia compuesta [Figs. 4a, 5a].

Las flores masculinas están agrupadas en pares (cada flor se origina en la zona axilar de la anterior), cada par está cubierto por una bráctea (bráctea de primer orden) [Figs. 4b, e]. Debajo de esta primera bráctea existe una segunda (bráctea de segundo orden), que se encuentra presente sólo en una de las dos flores del par; generalmente en la que se encuentra hacia la periferia de la inflorescencia [Figs. 4c, d y 5b, c]. De manera individual, cada flor está envuelta por una - en ocasiones dos - brácteas de tercer orden [Fig. 4e].

Las brácteas de primer y tercer orden son de ovadas a ampliamente ovadas, frecuentemente asimétricas, de 7.4 a 12.6 (21) mm de largo por 4.6 a 8 mm de ancho, con aristas saliendo de la escotadura apical, base truncada y márgenes enteros; son glabras y se unen al pedicelo de forma decurrente [Fig. 4e]. Las brácteas de segundo orden son obovadas, frecuentemente asimétricas, de 4 a 5.6 mm de largo por 3.4 a 4.5 mm de ancho, con ápices de retusos a obcordados, base truncada y márgenes enteros; son glabras y su forma de inserción es sésil [Figs. 4c, d y 5b, c].

Las flores masculinas de *S. filiforme* son aperiantadas. El androceo está constituido por anteras dorsifijas con cuatro tecas biesporangiadas; es decir, ocho microsporangios [Figs. 4f, 5d].

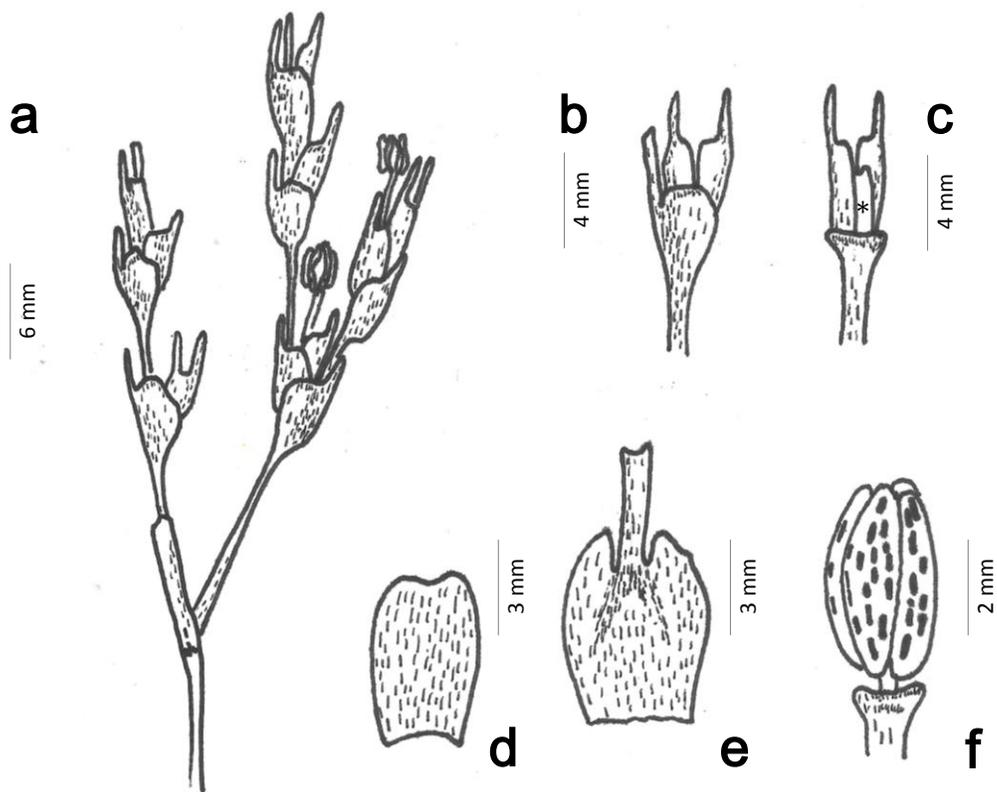


Figura 4. Inflorescencia masculina de *Syringodium filiforme*.

a. Inflorescencia masculina. **b.** Par de flores masculinas cubiertas por brácteas de primer y tercer orden. **c.** Par de flores masculinas cubiertas por brácteas; la bráctea de primer orden fue removida. El asterisco (*) destaca la presencia de una bráctea de segundo orden. **d.** Bráctea de segundo orden. **e.** Bráctea de primer y tercer orden. **f.** Flor masculina sin brácteas.

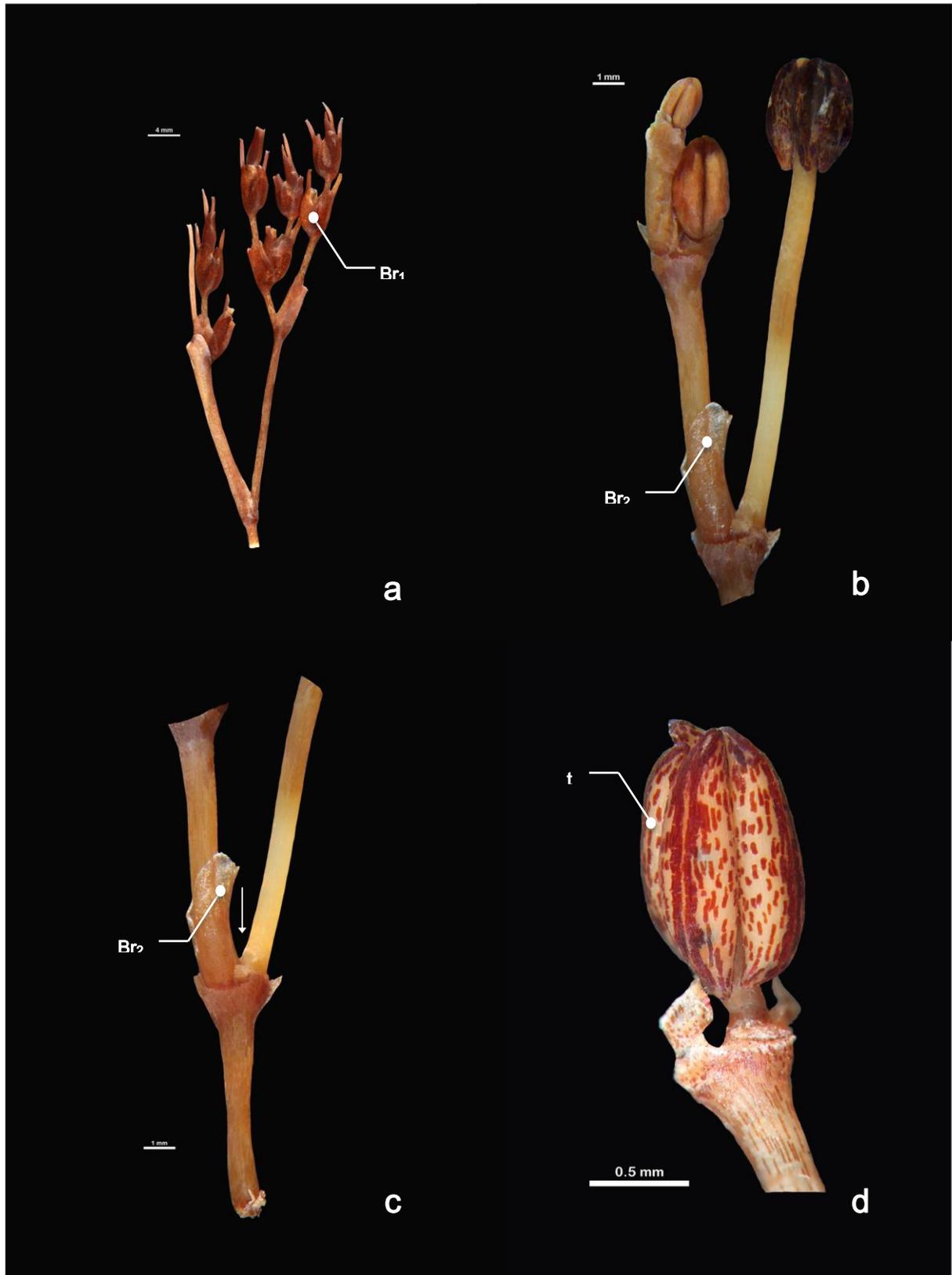


Figura 5 . Morfología de la inflorescencia masculina de *Syringodium filiforme*.
a. Vista lateral de la inflorescencia masculina. **b.** Inflorescencia masculina sin brácteas. Se muestran tres flores en diferentes etapas de desarrollo. **c.** Base de la inflorescencia, vista lateral. La flecha indica el punto de inserción de las ramas de la inflorescencia. **d.** Flor masculina, vista lateral. No hay perianto.
 Br₁= brácteas de primer orden, Br₂= brácteas de segundo orden, t = teca.

6.2 Desarrollo del androceo con MEB

El desarrollo del androceo comienza con un primordio floral ovoide compacto, cubierto por brácteas [Fig. 6a]. En la segunda etapa, se observa que el primordio se alarga y se ensancha y que, junto con éste, la bráctea que lo cubre de manera frontal, lo hace también [Figs. 6b, c, d]. Posteriormente, la zona apical del primordio se aplana [Figs. 6e, f] y los extremos laterales se expanden, formando dos lóbulos. Durante el desarrollo de estos lóbulos, se observa que uno de ellos se muestra más elongado y de mayor tamaño que el otro, lo que indica que su desarrollo es asimétrico [Figs. 7a, b].

Ulteriormente, se presentan invaginaciones en los dos lóbulos, quedando ambos bilobados. Dichos plegamientos se van haciendo más marcados, hasta que se obtiene como resultado cuatro lóbulos que se distinguen claramente [Figs. 7c, d]. Más tarde en el desarrollo, esos cuatro lóbulos formarán cada una de las tecas de la flor.

Durante ese proceso, los cuatro lóbulos comienzan a elongarse y a elevarse sobre un eje vertical; contrastando con la zona del centro, que permanece plana [Figs. 7e, f]. Posteriormente, estas cuatro estructuras se muestran protuberantes y bien definidas, pudiendo distinguir entre éstas y el tejido conectivo que las une. A pesar de que las tecas ya se observan definidas, unas parecen más desarrolladas que otras; además de que su tamaño no es proporcional con el tamaño del conectivo, pues se ven pequeñas a comparación de éste [Fig. 7g]. De manera subsiguiente, las tecas seguirán en crecimiento, hasta llegar a ser proporcionalmente más grandes que el conectivo [Figs. 7h, 8a].

En una etapa más avanzada, las líneas de dehiscencia comienzan a hacerse visibles en cada teca [Fig. 8b], las cuales empiezan a tomar una forma fusiforme con los ápices redondeados; el conectivo que las une queda a la mitad, no aparece en el ápice de los lóbulos [Fig. 8c]. Más tarde, la línea de dehiscencia queda bien definida y el ápice de las tecas es agudo [Fig. 8d].

Consecutivamente, se alcanza a distinguir una estructura que eleva a las tecas y que queda oculto por el crecimiento de ellas; es decir, que no sobresale. Posiblemente se trate de un filamento [Figs. 8e, f]. Finalmente, las tecas se abren por las líneas de dehiscencia, pudiéndose observar granos de polen filiformes que salen agrupados. La dehiscencia es longitudinal y extrorsa, ya que no se produce hacia el eje floral, sino hacia el exterior [Figs. 8g, h].

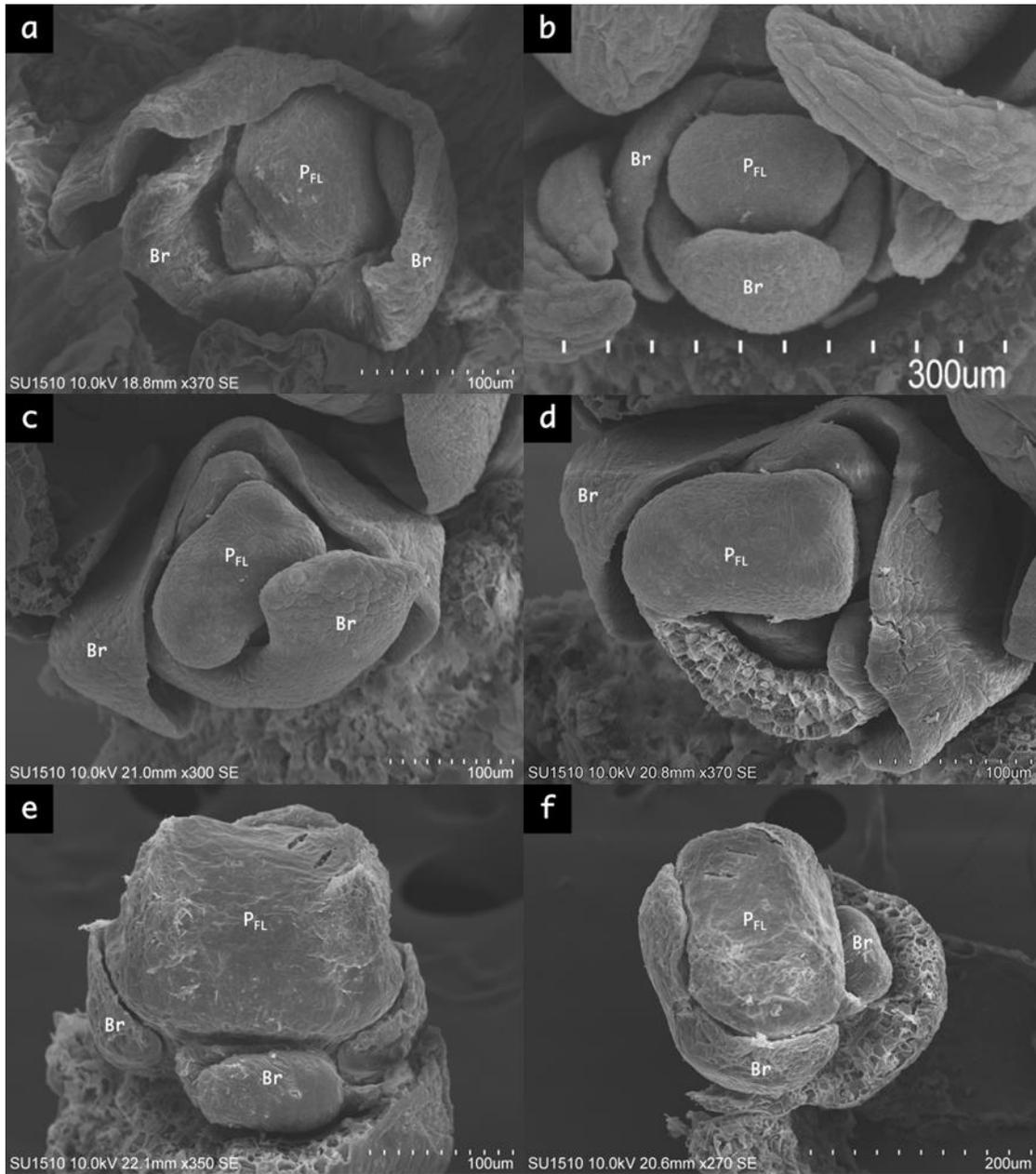


Figura 6. Ontogenia de la flor masculina de *Syringodium filiforme* (MEB).

a. Primordio floral compacto. **b.** Primordio floral elongando. **c.** Vista superior, la bráctea frontal también se elonga. **d.** Primordio alargado, la bráctea frontal fue removida. **e.** Vista frontal del primordio, la zona apical se observa plana. **f.** Zona apical del primordio. Br= bráctea, P_{FL} = primordio floral.

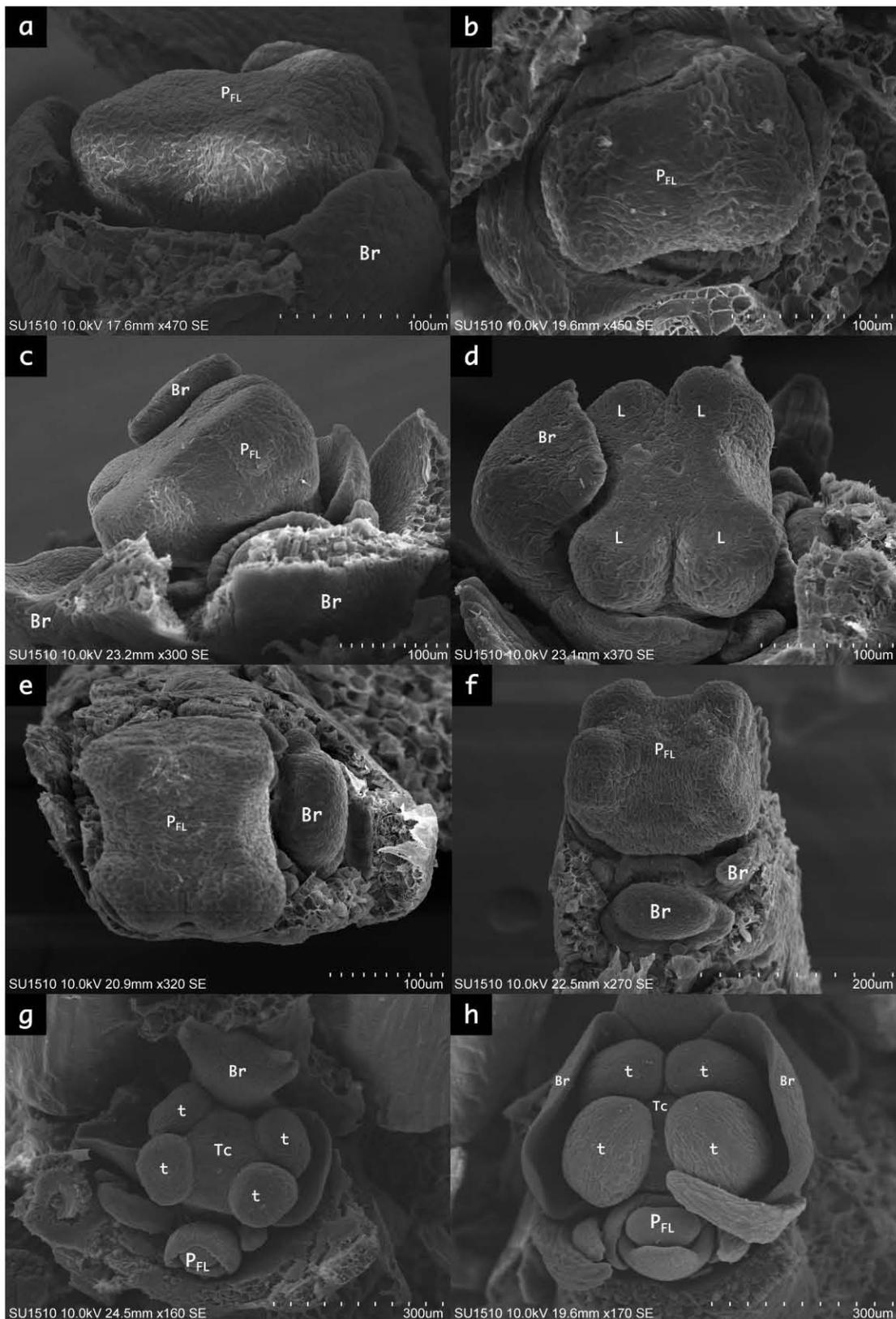


Figura 7. Ontogenia de la flor masculina de *Syringodium filiforme* (MEB).

a. Primordio con dos lóbulos en formación, vista lateral. **b.** Desarrollo diferencial en lóbulos del primordio. **c.** Lóbulos bilobados, vista lateral. **d.** Primordio con cuatro lóbulos, vista superior. **e.** Lóbulos del primordio elongando en un eje vertical, vista apical. **f.** Lóbulos del primordio elongando en un eje vertical, vista frontal. **g.** Vista apical de la flor, ya se distinguen las tecas y el tejido conectivo. **h.** Vista apical de la flor. Se observa que las tecas se expanden más que el conectivo. Br=bráctea, L= lóbulo, P_{FL}= primordio floral, t= teca, Tc = tejido conectivo.

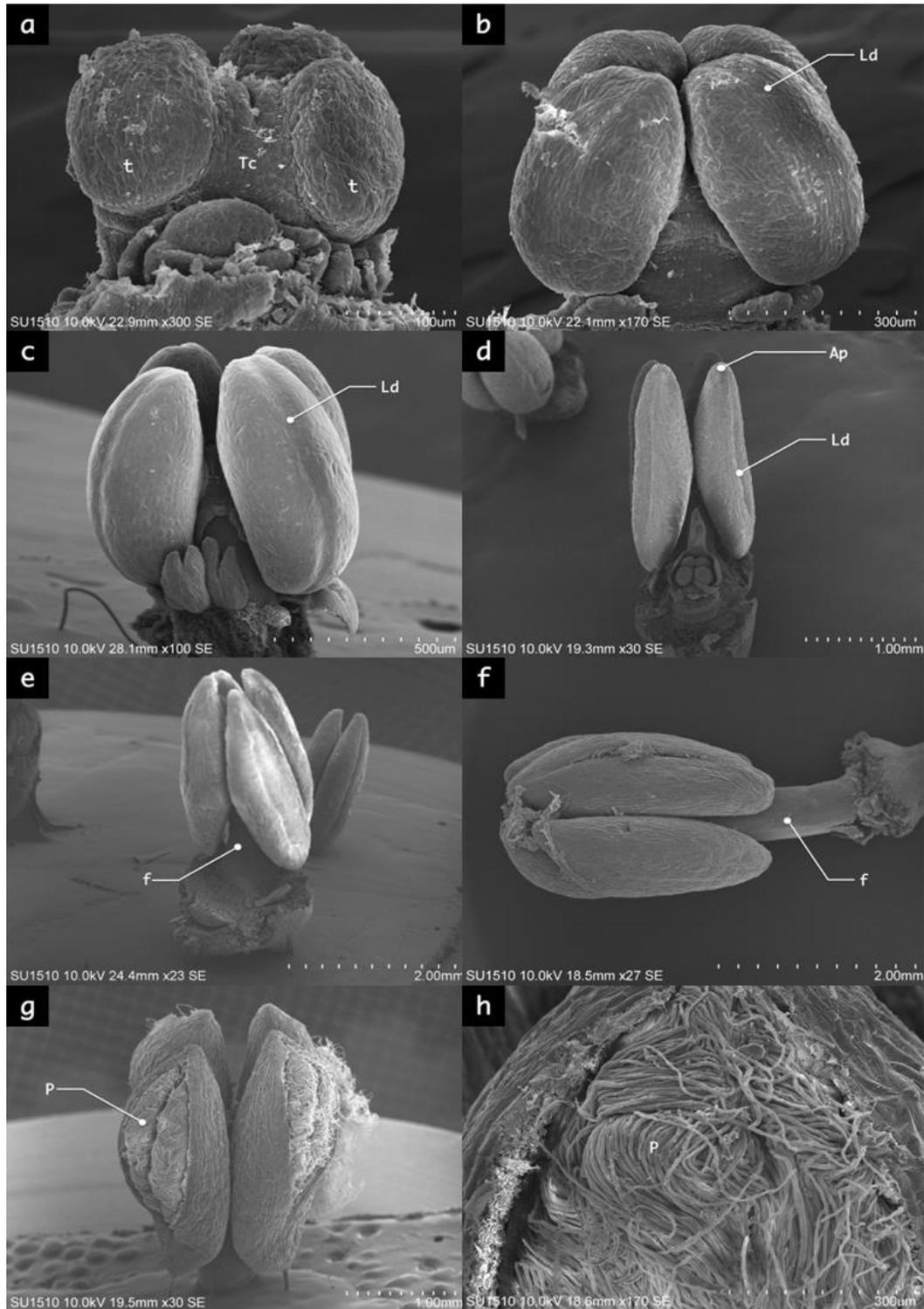


Figura 8. Ontogenia de la flor masculina de *Syringodium filiforme* (MEB).

a. Vista lateral de la flor en donde se observa que las tecas son proporcionalmente más grandes que el conectivo. **b.** Flor en una etapa temprana del desarrollo, la línea de dehiscencia comienza a ser visible en cada teca. **c.** Vista lateral de la flor, la línea de dehiscencia ya es evidente. **d.** Flor en una etapa avanzada del desarrollo, el ápice de las tecas es agudo y la línea de dehiscencia está bien definida. **e, f.** Vista lateral de una flor en etapa avanzada del desarrollo, se distingue una estructura que eleva a las tecas; posiblemente un filamento. **g.** Anteras dehiscentes, se observan masas de granos de polen. **h.** Acercamiento a los granos de polen; se observa que son filiformes. f= filamento, Ld= línea de dehiscencia, P= polen, t= teca, Tc = tejido conectivo.

6.3 Desarrollo de la pared de la antera

En las primeras etapas del desarrollo de la flor masculina, se observa una masa de células meristemáticas delimitada por una capa uniestratificada de protodermis [Figs. 9b, c]. Esta capa se diferencia posteriormente en una capa epidérmica monoestratificada que presenta abundantes células con taninos.

Las células que subyacen a la epidermis (células arquesporales), se dividen periclinalmente, dando origen a la capa parietal primaria y células esporógenas. Las células de la capa parietal primaria se dividen de igual forma, dando origen a las capas parietales secundarias interna y externa [Fig. 9d]. Posteriormente, las divisiones periclinales de la capa parietal secundaria externa forman el endotecio y una de las capas medias; mientras que la división de las células de la capa parietal secundaria interna da origen a una segunda capa media y al tapete [Fig. 9e].

Finalmente, los estratos de la pared de la antera de *Syringodium filiforme* quedan definidos de la manera siguiente: epidermis monoestratificada, endotecio formado por una sola capa, capa media con dos a tres estratos y un tapete multiestratificado (entre tres y cuatro estratos) [Figs. 10b, c, d].

Las células epidérmicas se mantienen durante todo el desarrollo de la antera. Dichas células presentan inclusiones de taninos, los cuales son sintetizados tempranamente -desde el momento en que las tecas están diferenciadas una de otra- y se mantienen hasta la dehiscencia de las anteras [Fig. 10c].

Las células del endotecio se observan rectangulares en corte transversal (algunas de ellas se deforman por la presencia de células taniníferas en la epidermis, que ejercen presión sobre ellas), con núcleos evidentes, pero citoplasma inconspicuo en las primeras etapas de desarrollo [Figs. 10c, d]. Después de la meiosis de las células madres de las microsporas, en las etapas en las que los granos de polen comienzan a elongarse, las células del endotecio presentan gránulos de sustancias de reserva [Fig. 12d]. El endotecio no presenta engrosamientos de la pared en ninguna etapa del desarrollo.

Las células de las capas medias también se observan rectangulares en corte transversal, pero más delgadas que las del endotecio; los núcleos son evidentes, pero el citoplasma es inconspicuo [Fig.10d]. Al igual que en el endotecio, algunas de las células presentan gránulos con sustancias de reserva durante las etapas posteriores a la meiosis [Fig. 12d].

Las células que conforman las capas medias son persistentes; no degeneran aún cuando los granos de polen ya se hayan elongado [Figs. 14c, d].

En cuanto a las células del tapete, en las primeras etapas del desarrollo se observan cúbicas, con núcleos y citoplasma conspicuos [Fig. 10d]. En etapas posteriores, estas células se alargan y comienzan a degenerar, los protoplastos quedan libres en el lóculo de la antera y rodean a los microsporocitos [Figs. 11d, 12d, 13d]; lo que sugiere la presencia de un tapete tipo plasmodial o ameboideo.

6.4 Microsporogénesis y microgametogénesis

Las células subepidérmicas que conforman el tejido arquesporial en las primeras etapas, se dividen mitóticamente y aumentan su tamaño, diferenciándose así en células madre de las microsporas; el núcleo y el citoplasma se hacen evidentes. Durante esta etapa, la mayoría de las células que conforman el tapete se encuentran íntegras [Figs. 10c, d].

Una vez que va a iniciar la meiosis, las células madre de la microspora se rodean de una pared de calosa, aislándose entre sí y del tapete. Después de la primera división meiótica, se logran observar grupos de dos células separadas por una pared gruesa; a los cuales se les conoce como díadas. Las dos células que conforman la díada pasarán por una segunda división meiótica, formando así una tétrada de microsporas. Durante este proceso, las paredes de las células del tapete se observan mayormente degeneradas; con el contenido citoplasmático vertido hacia el lóculo de la antera [Figs. 11b, c, d].

Posteriormente, las microsporas que conforman las tétradas se separan, dando lugar a granos de polen jóvenes [Figs. 12b, c, d]. Enseguida, por medio de divisiones mitóticas, se generan dos células en cada grano de polen: una célula vegetativa y una célula generatriz. Además, los granos de polen comienzan a elongarse [Figs. 13b, c, d]. Las células del tapete han degenerado por completo.

En una última etapa, los granos de polen crecen, se elongan y se vuelven filiformes, los restos del tapete han desaparecido y el septo que separa a los dos microsporangios queda notablemente adelgazado [Figs. 14b, c, d]. Finalmente, el septo se rompe, las células del estomio se degradan y los granos de polen filiformes entrelazados son liberados al exterior [Figs. 15a, b, c, d]. La dehiscencia de las anteras es longitudinal y extrorsa.

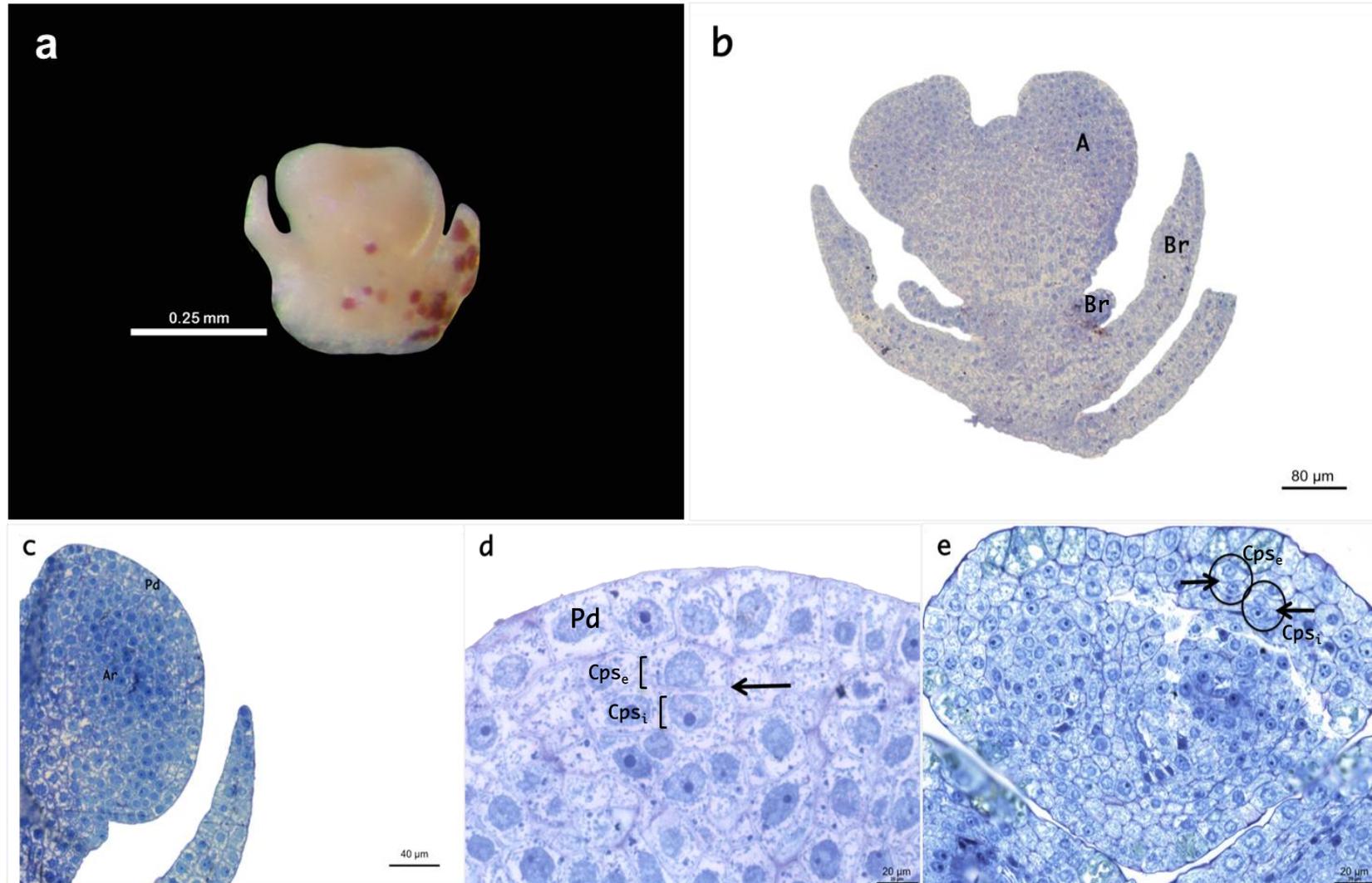


Figura 9. Desarrollo de la pared de la antera de *Syringodium filiforme*.

a. Flor masculina en una etapa temprana del desarrollo. **b.** Sección longitudinal de la flor, vista panorámica. **c.** Sección longitudinal de una teca durante las primeras etapas de diferenciación. **d.** Sección transversal de la pared de la antera. La flecha señala divisiones periclinales en las células subepidérmicas. **e.** Sección transversal de una de las tecas. Las flechas y óvalos señalan divisiones periclinales en las capas parietales. A= antera, Ar= células arqueporiales, Br= bráctea, Cps_e = capa parietal secundaria externa, Cps_i = capa parietal secundaria interna, Pd= protodermis.

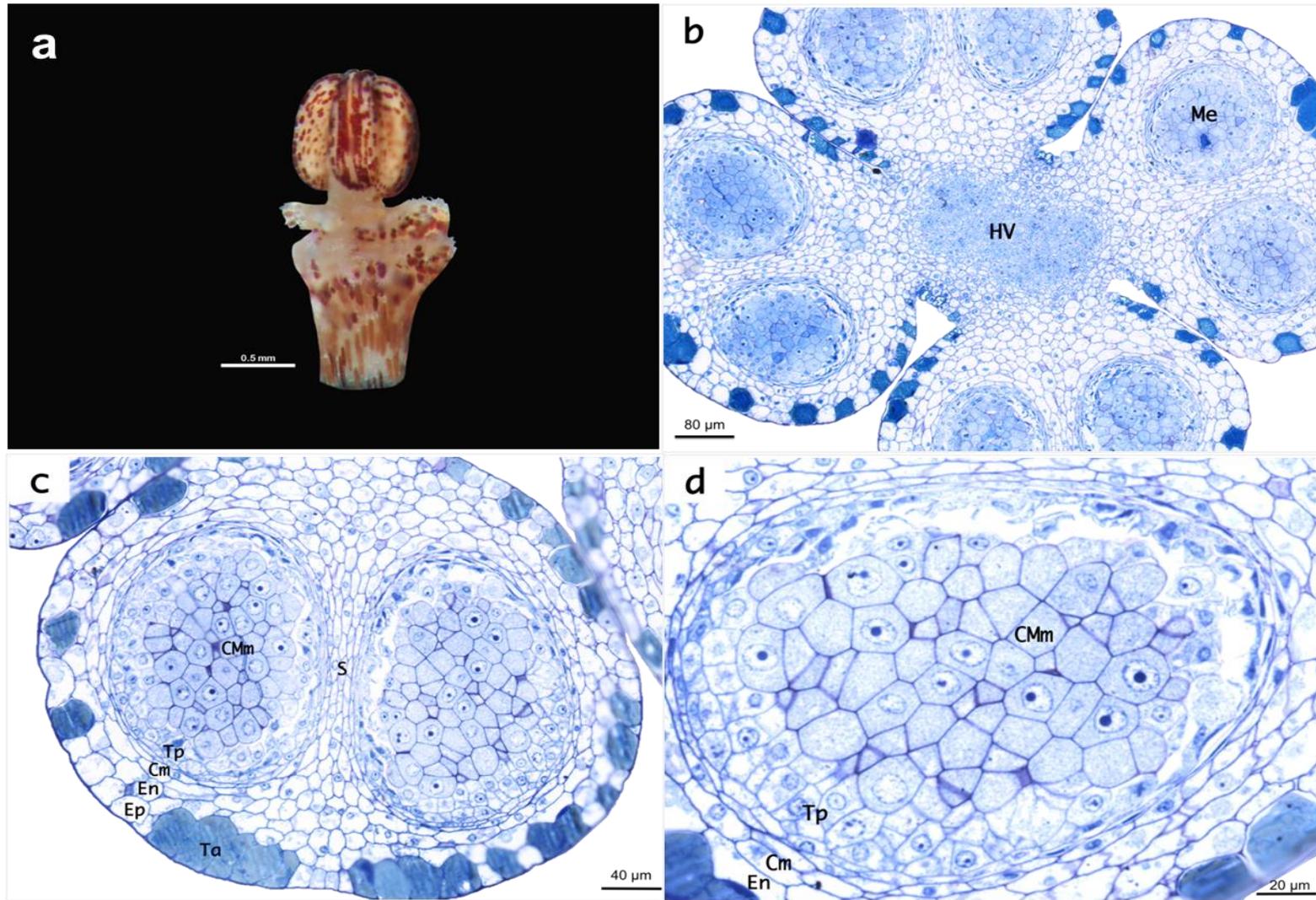


Figura 10. Desarrollo de la pared de la antera de *Syringodium filiforme*.

a. Flor masculina en una etapa temprana del desarrollo. **b.** Sección transversal de la flor, vista panorámica. **c.** Sección transversal de una de las tecas, microsporangios en etapa de células madre de las microsporas. **d.** Acercamiento a las células madre de las microsporas y a la pared de la antera. Cm= capas medias, CMm= células madre de las microsporas, En= endotecio, Ep= epidermis, HV= haz vascular, Me= microsporangio, S= septo, Ta= taninos, Tp= tapete.

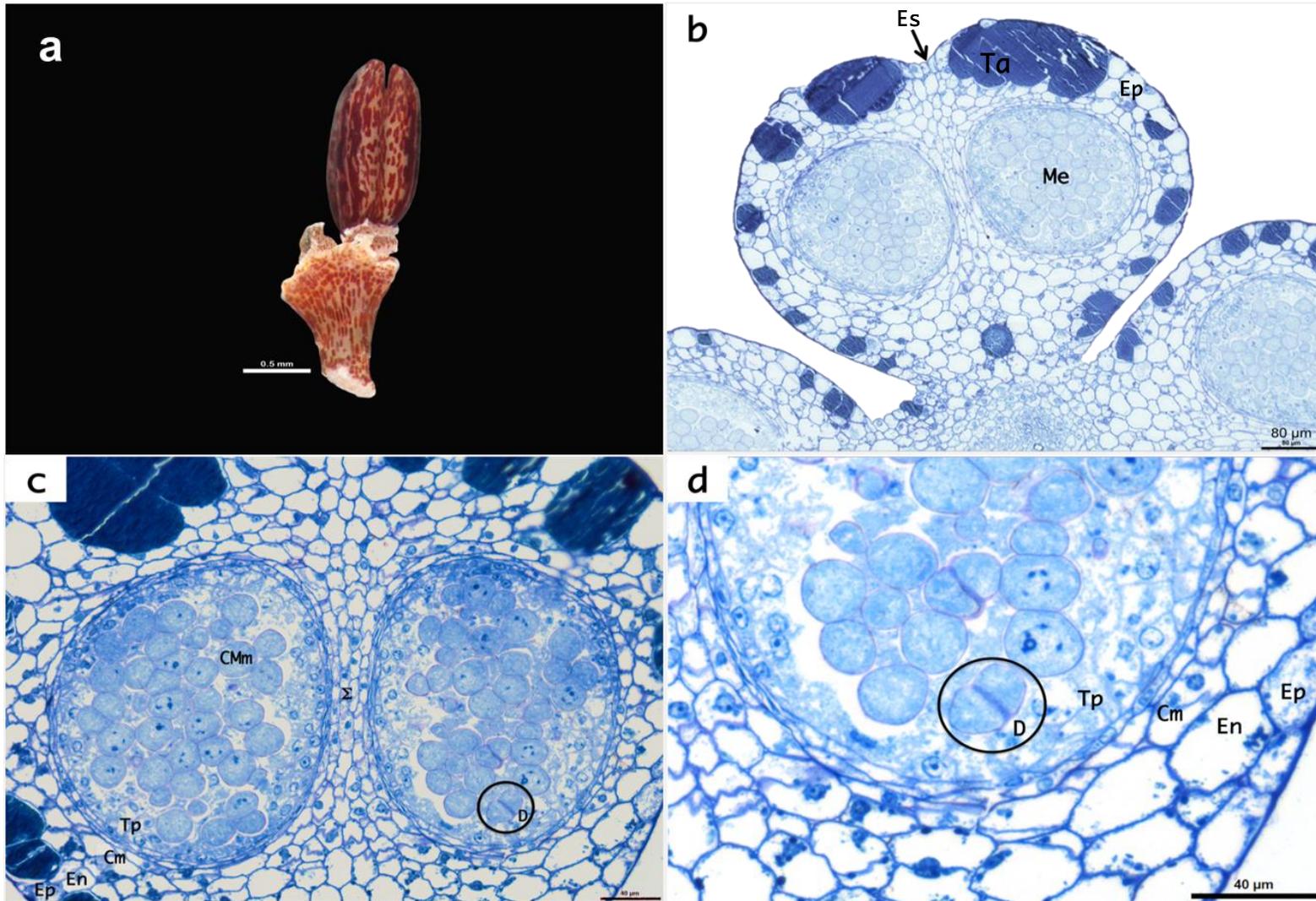


Figura 11. Desarrollo de la pared de la antera y formación del grano de polen en *Syringodium filiforme*.

a. Flor masculina. **b.** Sección transversal de la flor, vista panorámica. **c.** Sección transversal de una de las tecas, se observan díadas dentro de los microsporangios. **d.** Acercamiento a las díadas y a la pared de la antera. Cm= capas medias, CMm= células madre de las microsporas, D= díada, En= endotecio, Ep= epidermis, Es= estomio, Me= microsporangio, S= septo, Ta= taninos, Tp= tapete.

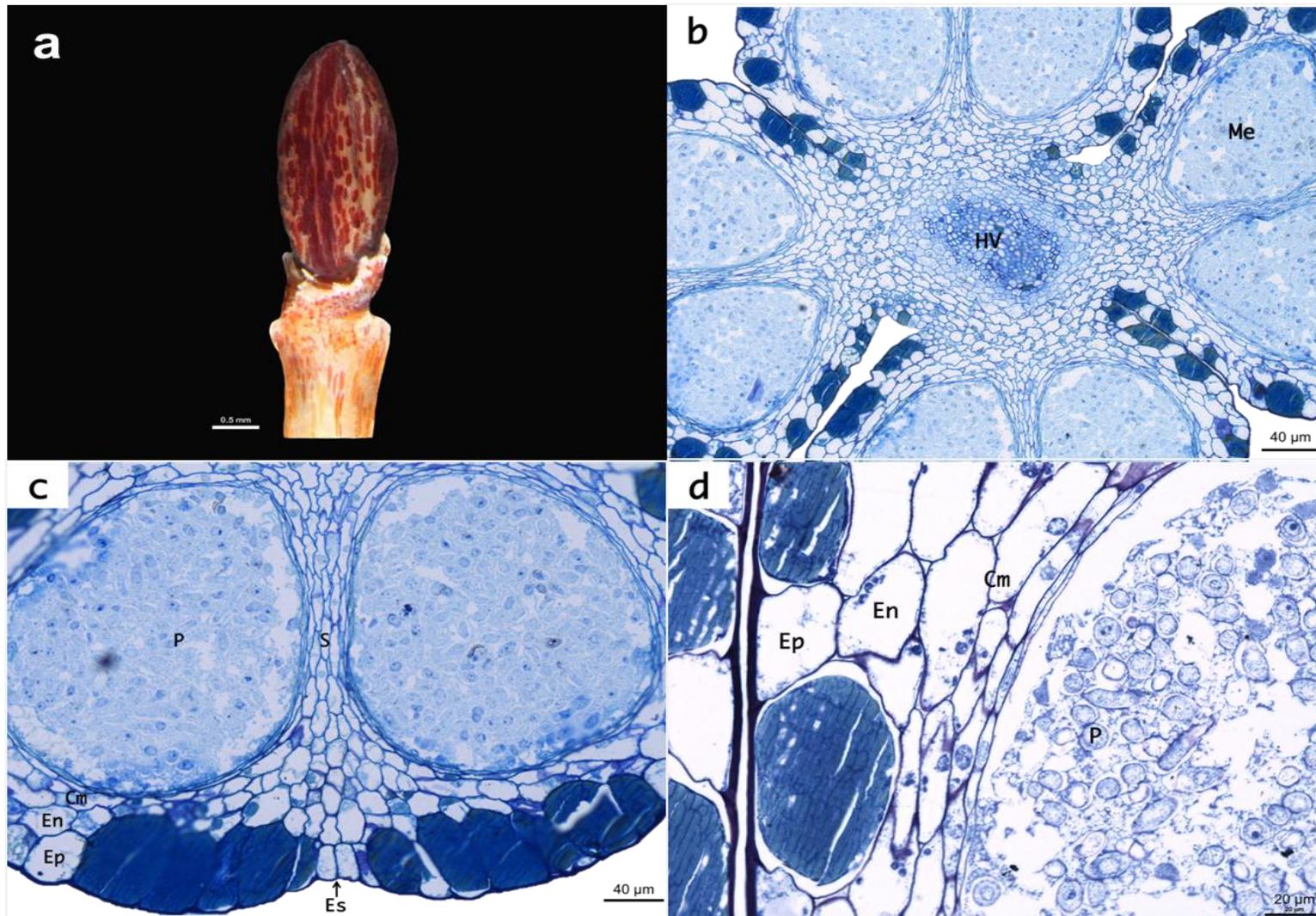


Figura 12. Desarrollo de la pared de la antera y formación del grano de polen en *Syringodium filiforme*.

a. Flor masculina. **b.** Sección transversal de la flor, vista panorámica. **c.** Sección transversal de una de las tecas, se observan granos de polen jóvenes dentro de los microsporangios. **d.** Acercamiento a la pared de la antera y granos de polen. Algunos de estos últimos, se están elongando. Cm= capas medias, En= endotecio, Ep= epidermis, Es= estomio, HV= haz vascular, Me= microsporangio, P=polen, S= septo.

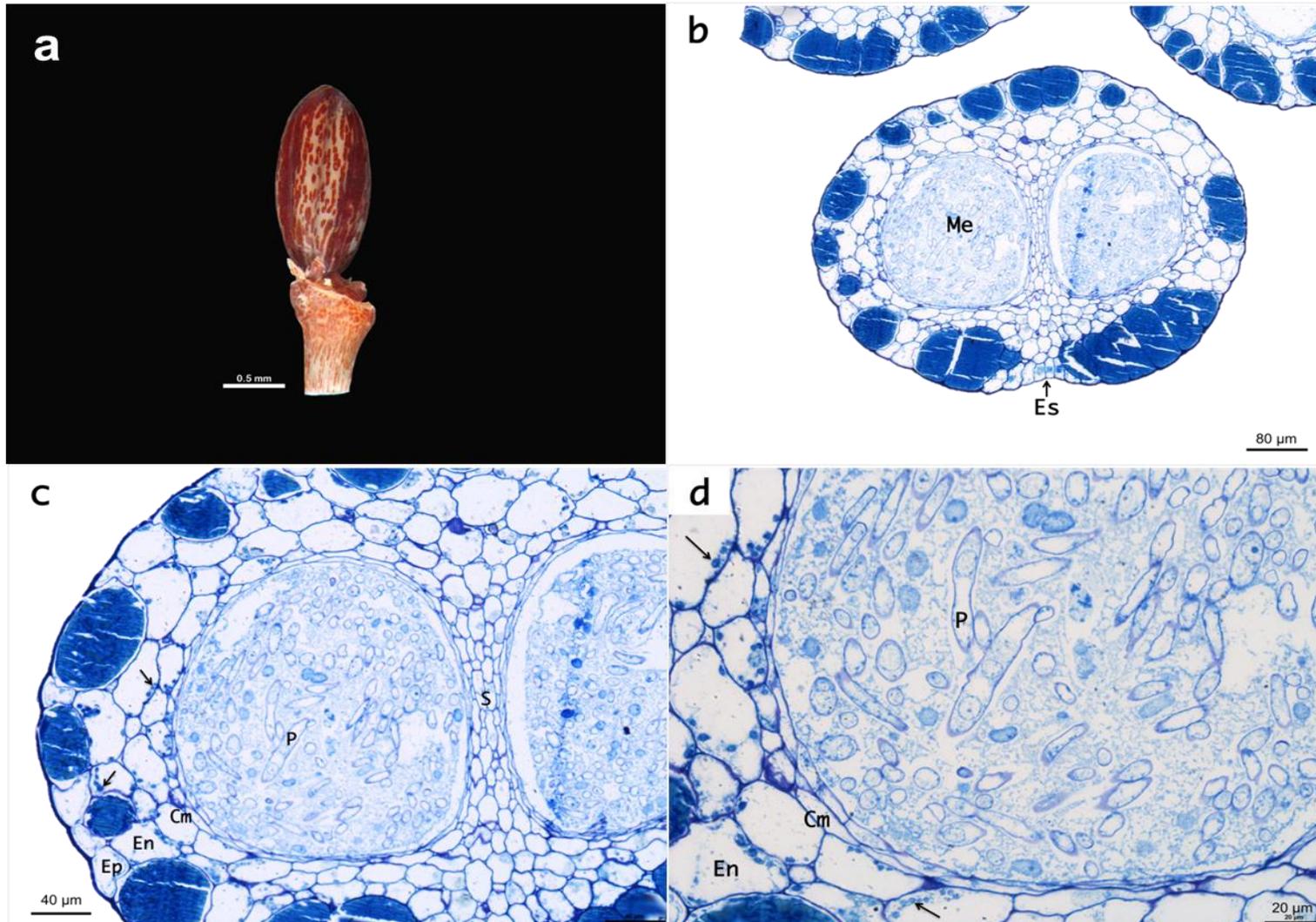


Figura 13. Desarrollo de la pared de la antera y formación del grano de polen en *Syringodium filiforme*.

a. Flor masculina en una etapa avanzada del desarrollo. **b.** Sección transversal de una de las tecas de la flor, vista panorámica. **c.** Sección transversal de una de las tecas, se observan granos de polen jóvenes dentro de los microsporangios. **d.** Acercamiento a la pared de la antera y granos de polen bicelulares. Cm= capas medias, En= endotecio, Ep= epidermis, Es= estomio, Me= microsporangio, P=polen, S= septo. Las flechas señalan gránulos de sustancias de reserva.

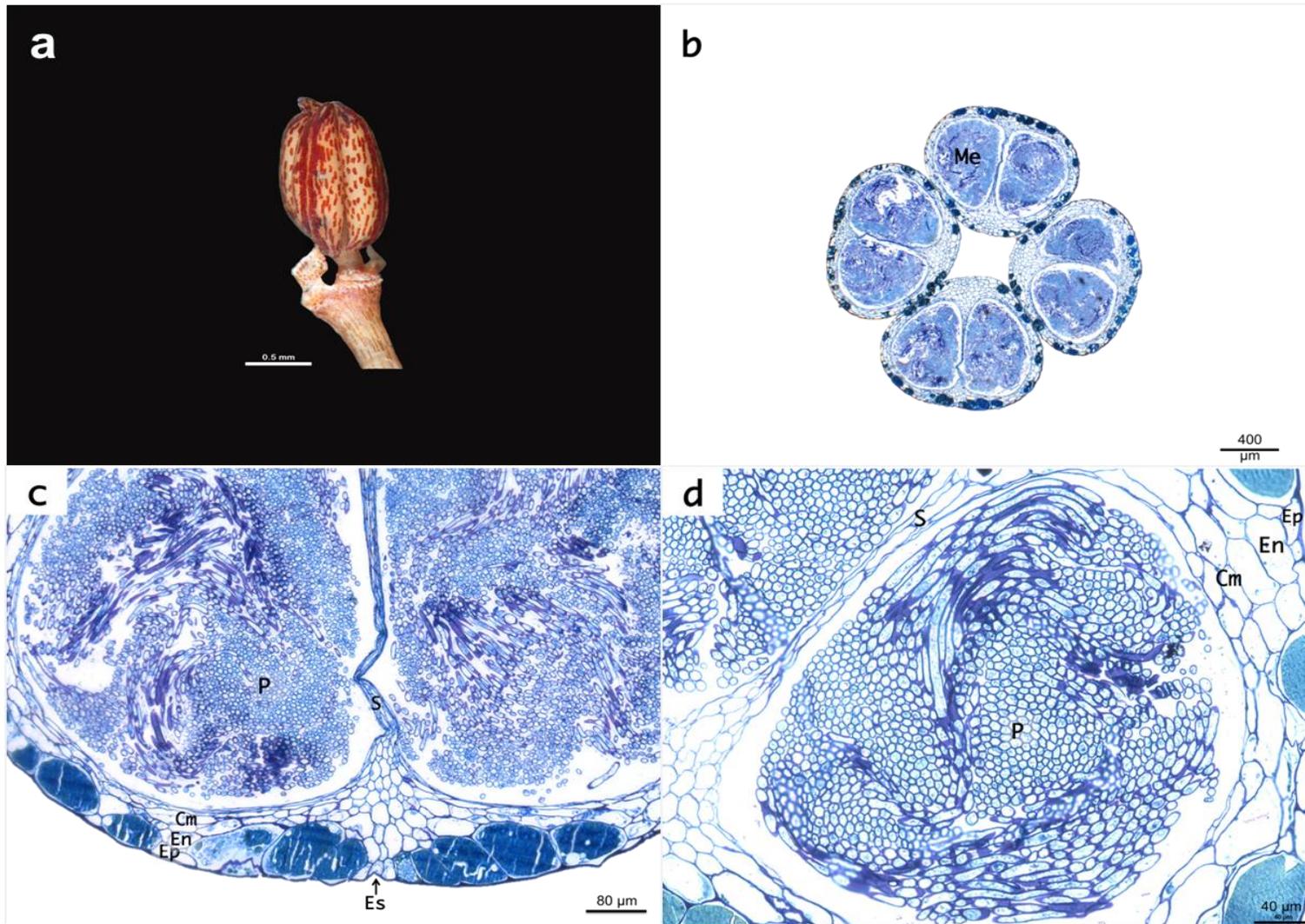


Figura 14. Septo y granos de polen de *Syringodium filiforme* en etapas avanzadas de desarrollo.

a. Flor masculina en una etapa avanzada del desarrollo. **b.** Sección transversal de la flor, vista panorámica. **c.** Sección transversal de una de las tecas, se observan granos de polen filiformes dentro de los microsporangios y el septo adelgazado. **d.** Acercamiento a la pared de la antera y granos de polen. Cm= capas medias, En= endotecio, Ep= epidermis, Es= estomio, Me= microsporangio, P=polen, S= septo.

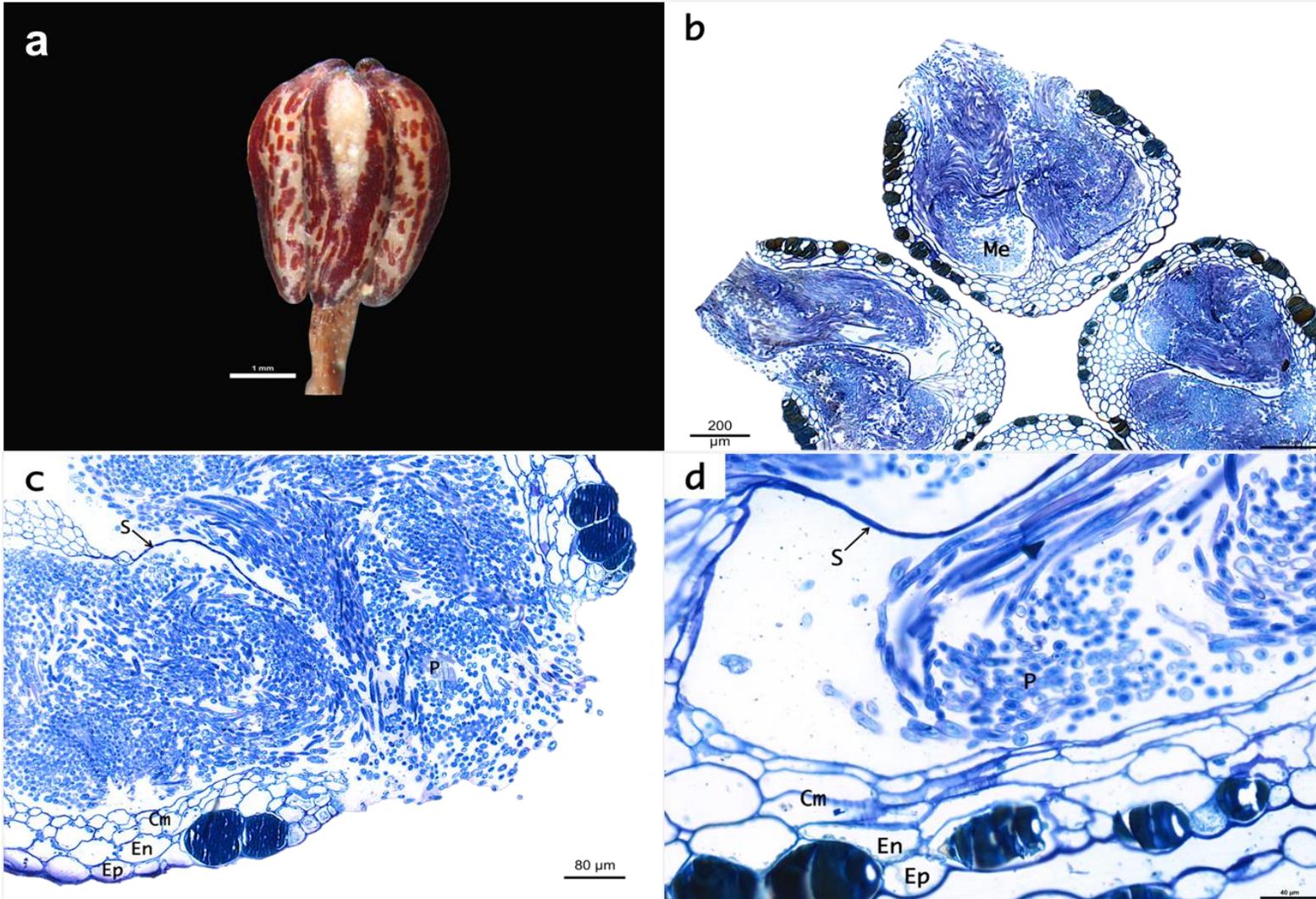


Figura 15. Dehiscencia en *Syringodium filiforme*.

a. Antera dehiscente. **b.** Sección transversal de la flor, vista panorámica. **c.** Sección transversal de una de las tecas, se observan granos de polen filiformes saliendo de los microsporangios debido a la ruptura del estomio. **d.** Acercamiento a la pared de la antera y granos de polen. Cm= capas medias, En= endotecio, Ep= epidermis, Me= microsporangio, P=polen, S= septo.

7. DISCUSIÓN

En el presente estudio se describieron los cambios morfológicos externos a lo largo del desarrollo de la flor masculina de *Syringodium filiforme*, a través de fotomicrografías de microscopía electrónica de barrido (MEB). Así mismo, se describieron los procesos de microsporogénesis y microgametogénesis a partir de cortes histológicos.

De acuerdo a la forma en la que fueron presentados, los resultados se discuten a continuación:

7.1 Descripción de la inflorescencia masculina y desarrollo del androceo

Syringodium filiforme presenta inflorescencias axilares que han sido reportadas como inflorescencias cimosas (den Hartog y Kuo, 2006). Como término botánico, una cima es una inflorescencia definida, en la que la flor terminal es la primera en desarrollarse (Moreno, 1984; Valencia *et al.*, 2012). Sin embargo, el desarrollo de la inflorescencia de *S. filiforme* ha sido descrito como acropétalo (Cox, Elmqvist, Tomlinson, 1990), que es un término que se refiere a que la inflorescencia se desarrolla desde la base hacia el ápice. Dicho patrón de desarrollo la convertiría entonces en una inflorescencia indefinida, que por lo tanto no podría ser clasificada como inflorescencia cimosa. Esta discordancia ha dado pie al uso de términos poco claros en algunos trabajos, como “inflorescencia esencialmente cimosa” o “inflorescencia superficialmente paniculada” (Tomlinson y Posluszny, 1978).

En el presente trabajo se resolvió dicha discordancia utilizando como indicador que cada flor de la inflorescencia surge a partir de la axila de una flor anterior (Fig.7h). Tomando en cuenta sólo una de las dos ramas y considerando que la primera flor en desarrollarse es el eje principal y que de ahí surgen el resto de las flores, entonces estaríamos hablando de una cima de tipo monocasío. Ahora bien, siendo que la inflorescencia comprende dos ramas y usando como referencia el punto de inserción en la base de la misma, se resuelve que una de las dos ramas representa el eje principal y es la primera en desarrollarse; mientras que la rama adyacente - al igual que las flores de cada rama individual- se desarrolla después. Por lo tanto, se propone que la inflorescencia de *S. filiforme* es una cima compuesta de tipo monocasío de monocasios.

Con referencia a la flor como unidad, se ha reportado que las flores masculinas en la familia Cymodoceaceae presentan dos anteras dorsalmente connadas (den Hartog y Kuo, 2006). En *Halodule*, esta hipótesis es apoyada porque las anteras se fusionan a diferente nivel, además de que secciones histológicas demuestran que cada antera de la flor presenta un haz vascular, los cuales se fusionan en el conectivo (Gómez, 2011). En *Amphibolis* y *Thalassodendron*, la evidencia de dos anteras está representada por la presencia de apéndices terminales en las anteras y un haz vascular que se divide en dos, cada uno de los cuales queda rodeado por los cuatro microsporangios de cada antera (Ducker, Petit y Knox, 1978; Kuo y Kirkman, 1987). En contraste con los géneros mencionados, Tomlinson y Posluszny (1978) sugieren que *Syringodium* muestra poca evidencia de fusión de anteras y refieren la propuesta de Markgraf (1936) – quien considera a cada grupo de cuatro microsporangios como una flor – y den Hartog (1970), que sugirió que de ser dos anteras, el eje que las une sería un pedicelo y no un filamento (citado por Tomlinson y Posluszny, 1978).

A partir de la morfología externa, se puede sugerir que la estructura que sostiene a las tecas es un filamento; pues de ser un pedicelo, deberíamos ser capaces de apreciar una estructura que corresponda al receptáculo, y no es así. Así mismo, analizando la micromorfología, se podría descartar que cada grupo de cuatro microsporangios (dos tecas) constituyan una flor, pues se observa que los ocho microsporangios (cuatro tecas) se originan a partir de un solo meristemo. Sin embargo, hay trabajos que muestran que a partir de un solo meristemo, puede tener origen una inflorescencia completa (Landrein y Prenner, 2013). Desde otro punto de vista, se planteó analizar el número de haces vasculares presentes, y determinar su origen para así poder establecer si hay algún indicio de fusión de anteras; tal como Gómez (2011) lo reporta para *Halodule*. Sin embargo, los cortes no revelan claramente el número de haces vasculares ni su origen. Se propone analizar la ontogenia de la flor, incluyendo las brácteas que la cubren, de tal forma que se llegue a una conclusión basada en el origen y número de brácteas, así como la presencia de posibles remanentes del perianto.

7.2 Desarrollo de la pared de la antera

Una característica notoria de la pared de las anteras de *Syringodium filiforme* es la presencia de taninos en la epidermis. Esta particularidad ha sido reportada como un mecanismo de defensa contra la herbivoría, protección contra los rayos ultravioleta y como barrera contra infecciones fúngicas y bacterianas (McMillan, 1984; Vergeer y Develi, 1997; Arnold y Targett, 2002). La presencia de taninos en la epidermis es una condición que también ocurre en *Halodule*, de la familia Cymodoceaceae (Gómez, 2011) y en Posidoniaceae, otra familia que contiene especies de pastos marinos (Ma *et al.*, 2012).

En cuanto a las capas subepidérmicas, en *S. filiforme*, la capa parietal secundaria externa da origen al endotecio y a un estrato de la capa media y la capa parietal secundaria interna origina otro estrato de la capa media y el tapete. De acuerdo a la clasificación de Davis (1996), este patrón de desarrollo de la pared de la antera corresponde al tipo básico. Dentro de la familia Cymodoceaceae, este mismo tipo de desarrollo ha sido reportado para *Halodule wrightii* (Gómez, 2011). En contraste, Davis (1996) reporta que, en la familia Hydrocharitaceae, el tipo de desarrollo es monocotiledóneo.

Cuando la antera ya está diferenciada, la primera capa debajo de la epidermis es el endotecio, que por definición, es la capa que termina formando el tejido encargado de la apertura mecánica de las tecas (Alonso, 2011). Esta capa de la pared de la antera se caracteriza por presentar engrosamientos en la pared tangencial interna de las células; al menos en la mayoría de las angiospermas (Bhojwani y Bhatnagar, 1999). Sin embargo, en *S. filiforme*, dichos engrosamientos no se logran apreciar en ninguna etapa del desarrollo. Esto podría significar que el mecanismo de dehiscencia de las anteras recae únicamente en procesos de lisis enzimática en el estomio y muerte celular programada en las células del septo y no por presiones diferenciales entre la epidermis y el endotecio (Wilson *et al.*, 2011). La ausencia de engrosamientos en las células del endotecio también ha sido reportada en otras especies de pastos marinos e inclusive en otras plantas acuáticas (Batygina y Shamrov, 1981).

Debajo del endotecio se encuentran las capas medias, las cuales generalmente almacenan almidón y otras sustancias de reserva. En *S. filiforme*, existen dos estratos de capa media, formadas como resultado de la división de las dos capas parietales secundarias. En

Halodule wrightii se reportó también la presencia de dos estratos de capa media, mientras que en *Amphibolis antartica* se han logrado observar entre tres y cuatro (Ducker, Pettitt y Knox, 1978; Gómez, 2011).

La última capa subepidérmica es el tapete, que constituye la capa más interna de la pared de la antera. El tapete de *S. filiforme* es multiestratificado y de tipo plasmodial – de acuerdo a la clasificación de Goebel (1905) – pues el contenido protoplasmático es liberado hacia el lóculo de la antera, de tal manera que queda rodeando a las células madre de las microsporas y microsporas. Furness y Rudall (1997) reportan que este tipo de tapete se presenta en 18 familias de plantas monocotiledóneas. Así mismo, está reportado que en el orden Alismatales (al que pertenecen los pastos marinos), tanto el clado Alismatides como la familia Araceae presentan tapete plasmodial (Furness y Rudall, 2001). En cuanto al número de capas, Yamashita (1976) reporta una capa de células en el tapete en *Halodule pinifolia* y *Halodule uninervis*. Gómez (2011) encuentra dos capas en *H. wrightii* y Ducker, Pettitt y Knox (1978) reportan entre tres y cuatro capas en el tapete de *A. antartica*. Lo anterior obliga a pensar que el número de capas en el tapete es un carácter variable dentro de la familia Cymodoceaceae e incluso puede variar dentro de un mismo género.

7.3 Microsporogénesis y microgametogénesis

En el proceso de microsporogénesis, las células madre de la microspora se dividen por meiosis y dan origen a cuatro células haploides (microsporas). En ese proceso, dependiendo del momento en el que se forma la pared celular, existen dos tipos de citocinesis: simultánea y sucesiva. En el caso de *S. filiforme*, es posible afirmar que la citocinesis es sucesiva por la presencia de díadas, las cuales son resultado de la formación de pared celular desde la primera división de la meiosis.

Después de la meiosis, las microsporas comienzan a alargarse hasta formar granos de polen filiformes. Esto significa que, en *S. filiforme*, la elongación de los granos de polen es posterior a la división reduccional, y no previo a ella, como pasa en la familia Zosteraceae (Rosenberg, 1901; Harada, 1948; Stewart y Rüdénberg, 1980). La presencia de granos de polen filiformes es un carácter exclusivo de pastos marinos (no se encuentra en otras plantas acuáticas). Está presente en todas las especies de la familia Cymodoceaceae y también en Posidoniaceae y Zosteraceae (Ackerman, 2006), pero no en las especies de la familia Hydrocharitaceae, por lo que se ha planteado que es una convergencia. Esta

convergencia se ha propuesto como una ventaja adaptativa para las especies que la presentan, pues la forma alargada de los granos de polen permite que éstos viajen, roten y crucen entre las líneas de corriente; de tal forma que la probabilidad de que impacten con los estigmas, aumenta (Ackerman, 1995).

Otra cuestión sobre los granos de polen, es la relacionada con el número de núcleos presentes al momento de su liberación. Este tipo de información puede ser útil al momento de realizar inferencias sobre viabilidad, almacenamiento, tasa respiratoria y tipo de incompatibilidad (Márquez, 2013). En el presente trabajo, se tiene suficiente información para afirmar que al menos son dos núcleos; pero no se puede descartar la posibilidad de que sean tres. Se recomienda obtener fotomicrografías más detalladas, que permitan esclarecer definitivamente esta situación. En la familia Cymodoceaceae, a pesar de que hay trabajos en los que se ha afirmado que en todas sus especies los granos de polen son tricelulares, en realidad existe poca evidencia de ello.

8. CONCLUSIONES

En este trabajo se describió el desarrollo de las anteras de *Syringodium filiforme*, así como la conformación de la pared de la antera y la formación de los granos de polen. En ese sentido, los hallazgos más relevantes fueron:

- Las inflorescencias masculinas de *S. filiforme* son cimbras compuestas de tipo monocasio de monocasios y están conformadas por flores aperiantadas. El androceo comprende cuatro tecas bisporangiadas; es decir, ocho microsporangios en total. La dehiscencia de las anteras es longitudinal y extrorsa.
- La pared de las anteras de *S. filiforme* está conformada por: epidermis monoestratificada con taninos abundantes, endotecio formado por una sola capa de células cuyas paredes no presentan engrosamientos, de dos a tres capas medias y un tapete multiestratificado que se vuelve plasmodial. El desarrollo de la pared de las anteras es de tipo básico.
- En el proceso de meiosis, la citocinesis es sucesiva. Los granos de polen son filiformes.

La reproducción sexual en plantas juega un papel importante al mantener poblaciones genéticamente variables. En ese sentido, conocer el desarrollo y características embriológicas de las especies, nos permite hacer inferencias sobre aspectos como su historia evolutiva y sus relaciones filogenéticas. Particularmente en los pastos marinos, nos permiten dilucidar cuáles fueron los factores que les han permitido adaptarse al ambiente acuático.

Este estudio aporta conocimiento sobre las flores masculinas de *Syringodium filiforme* y retoma la importancia de estudiar el desarrollo, anatomía y embriología de los pastos marinos. Como perspectivas a futuro, queda conocer la naturaleza de la estructura que sostiene a las anteras (saber si es filamento o pedicelo), dilucidar si el androceo de *S. filiforme* está conformado por una antera con ocho microsporangios o dos anteras fusionadas con cuatro microsporangios cada una y determinar el tipo de tétradas que resultan de la meiosis. También, hace falta conocer la estructura de los granos de polen y si son bicelulares o tricolulares al momento de su liberación.

REFERENCIAS

- Ackerman, JD. (1995). Convergence of filiform pollen morphologies in seagrasses: functional mechanisms. *Evolutionary Ecology*, 9: 139-153.
- Ackerman, JD. (2006). Sexual Reproduction of Seagrasses: Pollination in the Marine Context. En: Larkum A., R. Orth y Duarte, C. *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation*. Dordrecht: Springer. pp: 89-109.
- Alonso, J. (2011). *Manual de histología vegetal*. Madrid: Ediciones Mundi-Prensa.
- Angiosperm Phylogeny Group APG. (2016). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181: 1-20.
- Arber, A. (1920). *Water Plants. A Study of Aquatic Angiosperms*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Arnold, T. y Targett, N. (2002). Marine tannins: the importance of a mechanistic framework for predicting ecological roles. *Journal of Chemical Ecology*, 28: 1919-1934.
- Batygina, T. y Shamrov, I. (1981). Embryology of Nymphaeales and Nelumbonales, I. Anther Development. *Botanicheskii Zhurnal*, 66: 1694-1709.
- Bhojwani, S. y Bhatnagar, S. (1999). *The Embryology of Angiosperms* (4ª ed.). Nueva Delhi: Vikas Publishing House PVT LTD.
- Borg, JA., Micallef, MA., y Schembri, PJ. (2006) Spatio-temporal variation in the structure of a deep water *Posidonia oceanica* meadow assessed using non-destructive techniques. *Marine Ecology*, 27: 320-327.
- Christianen, M., Belzen, J., Herman, P., Katwijk, M., Lamers, L., van Leent, P., y Bouma, T. (2013). Low-Canopy Seagrass Beds Still Provide Important Coastal Protection Services. *PLoS ONE*, 8 (5). doi:10.1371/journal.pone.0062413
- Caye, G. y Meinesz, A. (1985). Observations on the vegetative development, flowering and seeding of *Cymodocea nodosa* (Ucria) Ascherson on the Mediterranean Coasts of France. *Aquatic Botany*, 22: 277-289.
- Cox P., Elmqvist, T. y Tomlinson, P. (1990). Submarine Pollination and Reproductive Morphology in *Syringodium filiforme* (Cymodoceaceae). *Biotropica* 22(3): 259-265.
- Davis, G. (1996). *Systematic embryology of Angiosperms*. EUA: John Wiley and sons.

- den Hartog, C. (1970). *The Seagrasses of the World*. Amsterdam: Publishing North Holland Co. 275 pp.
- den Hartog, C. y Kuo, J. (2006). Taxonomy and Biogeography of Seagrasses. En: Larkum A., R. Orth y C. Duarte. *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation*. Dordrecht: Springer. pp: 1-23.
- den Hartog C., van Tussenbroek, B.I., Wong, J.G.R., Mercado, P. y Márquez, J.G. (2016). A new *Ruppia* for Mexico: *Ruppia mexicana* n.sp. *Aquatic Botany*, 131: 38-44.
- DiCarlo, G. y McKenzie, L. (2011). *Seagrass training manual for resource managers*. EUA: Conservation International.
- Ducker, S., Pettit, M., y Knox, B. (1978). Biology of Australian Seagrasses: Pollen Development and Submarine Pollination in *Amphibolis antarctica* and *Thalassodendron ciliatum* (Cymodoceaceae). *Australian Journal of Botany*. 26: 265-285.
- Furness, C. y P. Rudall. (1997). Systematics of Acorus: ovule and anther. *International Journal of Plant Sciences*, 158:640-651.
- Furness, C, y P. Rudall. (2001). Pollen and anther characters in monocots systematics. *Grana*, 40:17-25. doi: 10.1080/00173130152591840
- Goebel, K. (1905). *Organography of plants* (Vol.2). Oxford: Claredon Press.
- Gómez, I. (2011). Microsporogénesis y microgametogénesis de *Halodule wrightii* Ascherson, un pasto marino del Caribe mexicano. Tesis de Licenciatura (Bióloga). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Google, INEGI. (2018). Imagen satelital de la Estación Puerto Morelos, UNAM. Recuperado de <https://www.google.com.mx/maps/place/Estaci%C3%B3n+Puerto+Morelos,+UNAM/@20.8680659,-87.9551679,346299m/data=!3m1!1e3!4m5!3m4!1s0x0:0xe36f9ef84f1d5a69!8m2!3d20.8685329!4d-86.8684871!6m1!1e1>
- Guzmán-Trampe, S. (2009). Desarrollo del fruto y semilla, banco de semillas y germinación de *Syringodium filiforme* Kütz. Tesis de Licenciatura (Bióloga). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Harada, I., (1948) Nuclear type and formation of filament-like pollen in *Zostera*. *Japanese Journal of Genetics*, 23: 13–14.

- Howard, J., Hoyt, S., Isensee, K., Pidgeon, E., Telszewski, M. (eds.). (2014). *Coastal Blue Carbon: Methods for assessing carbon stocks and emissions factors in mangroves, tidal salt marshes, and seagrass meadows*. Virginia, EUA: Conservation International, Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO, International Union for Conservation of Nature.
- Kirkman, H. (1975). Male floral structure in the marine angiosperm *Cymodocea serrulata* (R. Br.) Ascherson & Magnus (Zannichelliaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 70: 267-268.
- Kuo, J. y H. Kirkman. (1987). Floral and seedling morphology and anatomy of *Thalassodendron pachyrhizum* den Hartog (Cymodoceaceae). *Aquatic Botany*. 29:1-17.
- Landrein, S. y Prenner, G. (2013). Unequal Twins? Inflorescence Evolution in the Twinflower Tribe Linnaeae (Caprifoliaceae s.l.). *International Journal of Plant Sciences*, 174: 200-233.
- Les, D., Cleland, M. y Waycott, M. (1997). Phylogenetic studies in Alismatidae, II: Evolution of Marine Angiosperms (Seagrasses) and Hydrophily. *Systematic Botany*, 22(3): 443-463.
- Li, X. y Zhou, Z. (2009). Phylogenetic studies of the core Alismatales inferred from morphology and rbcL sequences. *Progress in Natural Science*, 19: 931-945.
- López, M. , Márquez, J. y Murguía, G. (2005). *Técnicas para el estudio del desarrollo en angiospermas*. (2ª edición) México: Facultad de Ciencias, UNAM.
- Ma, G., Zhang, X., Bunn, E. y Dixon, K. (2012). Megasporogenesis and embryogenesis in three sympatric *Posidonia* seagrass species. *Aquatic Botany*, 100: 1-7.
- Mabberley, D.J. (1997). *The plant-book: a portable dictionary of the vascular plants*. Cambridge University Press.
- Markgraf, F. (1936). Blütenbau und Verwandtschaft bei den einfachsten Helobiae. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, 54: 191-229.
- Márquez-Guzmán, J., Wong, R., Pérez-Pacheco, M., López-Curto, L. y G. Murguía-Sánchez. (2016). *Técnicas de laboratorio para el estudio del desarrollo en angiospermas*. (1ª edición) México: Facultad de Ciencias, UNAM.
- Márquez, J. (2013). Desarrollo del androceo. En: Márquez J. M. Collazo, M. Martínez, A. Orozco y S. Vázquez. *Biología de angiospermas*. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 632 p.

- McConchie, C., Ducker, S. y Knox, R. (1982). Biology of Australian Seagrasses: Floral Development and Morphology in *Amphibolis* (Cymodoceaceae). *Australian Journal of Botany*, 30: 251-264.
- McMillan, C. (1981). Seed reserves and seed germination for two seagrasses, *Halodule wrightii* and *Syringodium filiforme*, from the Western atlantic. *Aquatic Botany* 11: 279-296.
- McMillan, C. (1983). Seed germination in *Halodule wrightii* and *Syringodium filiforme* from Texas and the U.S. Virgin Islands and the Philippines. *Aquatic Botany* 15: 217-220.
- McMillan, C. (1984). The condensed tannins (proanthocyanidins) in seagrasses. *Aquatic Botany*, 20: 351-357.
- McMillan, C. y L. Bragg. (1987). Comparison of fruits of *Syringodium* (Cymodoceaceae) from Texas, the U.S. Virgin Islands and the Philippines. *Aquatic Botany* 28 (1). 97-100.
- Moreno, N. (1984). *Glosario Botánico Ilustrado*. México: Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos.
- Olsen, J., Rouzé, P., Verhelst, B., Lin, *et al.* (2016). The genome of the seagrass *Zostera marina* reveals angiosperm adaptation to sea. *Nature*, 530: 331-335. doi:10.1038/nature16548
- Phillips, R. y Meñez, E. (1988). *Seagrasses*. Smithsonian Contributions to the Marine Sciences. Vol. 34. Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- Procaccini, G., Mazzella, L., Alberte, RS. y Les, D. (1999). Chloroplast tRNA^{Leu} (UAA) intron sequences provide phylogenetic resolution of seagrass relationships. *Aquatic Botany*, 62: 269-283.
- Ramírez, P. (2013). Cymodoceaceae. En: Lot, A., R. Medina y Chiang, F. *Plantas acuáticas mexicanas: una contribución a la Flora de México*. (Vol. 1). México: Instituto de Biología, UNAM.
- Romeu, E. (1996). Pastos marinos, una cuna para la biodiversidad. *Biodiversitas*. CONABIO. 5: 10-14.
- Rosenberg, O. (1901). Über die Pollenbildung von *Zostera*. *Meddh. Stockh. Hogskolas. Bot Inst* 4: 3-21.
- Salazar-Vallejo, S. (2000). Biogeografía marina del gran Caribe. *Interciencia*, 25(1): 7-12

- Short F.T., T.J.R. Carruthers, B. van Tussenbroek y Zieman, J. (2010). *Syringodium filiforme*. The IUCN Red List of Threatened Species 2010: e.T173378A7003203. Página en red: <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2010-3.RLTS.T173378A7003203>. Consultado el 2 de mayo de 2016.
- Short, F., Polidoro, B., Livingstone, S., Carpenter, K., Bandeira, S., Sidik-Bujang, J. *et al.* (2011). Extinction risk assessment of the world's seagrass species. *Biological Conservation*, 144: 1961-1971.
- Spalding, M., M.Taylor, C. Ravilious, F. Short, y Green, E. (2003). The distribution and status of seagrasses. En E.Green y F. Short. *World Atlas of Seagrasses*, pp. 5-19. Berkeley: University of California Press.
- Stewart, J., y Rüdénberg, L. (1980). Microsporocyte Growth and Meiosis in *Phyllospadix torreyi*, a Marine Monocotyledon. *American Journal of Botany*, 67(6): 949-954.
- The Plant List. (2013). Versión 1.1. "Cymodoceaceae". Página en red: <http://www.theplantlist.org/1.1/browse/A/Cymodoceaceae/>. Consultada el 17 de septiembre de 2016.
- Tobe, H. (1989). The Embryology of Angiosperms: Its Broad Application to the Systematic and Evolutionary Study. *The Botanical Magazine*. 102: 351-367.
- Tomlinson, P. y Posluszny, U. (1978). Aspects of Floral Morphology and Development in the seagrass *Syringodium filiforme* (Cymodoceaceae). *Botanical Gazette*. 139(3):333-345.
- Unsworth, R., Collier, K., Henderson, G., y McKenzie, L. (2012). Tropical seagrass meadows modify seawater carbon chemistry: implications for coral reefs impacted by ocean acidification. *Environmental Research Letters*, 7. doi:10.1088/1748-9326/7/2/024026
- Valencia, S., Martínez, M., Cruz, R., Jiménez, J., y Rodríguez, E. (2012) *Glosario Ilustrado de Embriofitas*. México: Facultad de Ciencias, UNAM.
- van Tussenbroek, B.I., J. Márquez y Wong, J.G.R. (2009). Phenology of marine angiosperms (seagrasses): reproductive synchrony in the sea. En: Gamboa, A., A. Orozco y F. Cruz. *Functional Diversity of Plant Reproduction*. Trivandrum.
- van Tussenbroek, B.I. , G. Barba, J.G.R. Wong, J.K. van Dijk y Waycott, M. (2010). *Guía de los pastos marinos tropicales del Atlántico oeste*. México: Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM.
- Vergeer, L., y Develi, A. (1997). Phenolic acids in healthy and infected leaves of *Zostera marina* and their growth-limiting properties towards *Labyrinthula zosterae*. *Aquatic Botany*, 58: 65-72.

- Verweij, M., Nagelkerken, I., Hans, I., Ruseler, S., y Mason, P. (2008). Seagrass nurseries contribute to coral reef fish populations. *Limnology and Oceanography*, 53(4): 1540-1547.
- Widdows, J., Pope, N., Brinsley, M., Asmus, H., y Asmus, R. (2008). Effects of seagrass beds (*Zostera noltii* and *Z. marina*) on near-bed hydrodynamics and sediment resuspension. *Marine Ecology Progress Series*, 358: 125-136. doi: 10.3354/meps07338
- Williams, G. (1975) *Sex and Evolution*. Princeton, N.J: Princeton University Press.
- Wilson, Z., Song, J., Taylor, B., y Yang, C. (2011). The final split: the regulation of anther dehiscence. *Journal of Experimental Botany*, 62(5): 1633–1649.
- Yamashita, T. (1976). Über die Pollenbildung bei *Halodule pinifolia* und *H. uninervis*. *Beiträge zur Biologie der Pflanzen*, 52: 217-226.
- Yarbro, L. y Carlson, P. (2008). Community Oxygen and Nutrient Fluxes in Seagrass Beds of Florida Bay, USA. *Estuaries and Coasts*, 31(5): 877-897.